

ISSN 1814-733X

ISSN 1816-9775

ДС

348

ИЗВЕСТИЯ САРАТОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

Новая серия



2005

Том 5

Серия Химия. Биология. Экология

Выпуск 2

348

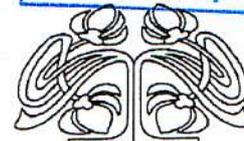


САРАТОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ Н.Г. ЧЕРНЫШЕВСКОГО

ИЗВЕСТИЯ

САРАТОВСКОГО
УНИВЕРСИТЕТА
Новая серия

Серия Химия. Биология. Экология, выпуск 2

Контрольный
экземплярНаучный журнал
2005 Том 5

Продолжение «Известий» Императорского Николаевского Университета» 1910 - 1918 и «Ученых записок СГУ» 1923 - 1962

Издается с 2001 года

СОДЕРЖАНИЕ

Научный отдел

Биология

Сачкова О.А., Коннова С.А., Игнатов В.В., Мельников Г.В. Исследование углеводов и свободных аминокислот высших водных растений

3

Симонова З.А., Кузнецов П.Е. Влияние гетероауксина на состояние гидратной оболочки наночастиц алмаза как моделей биомембран и макромолекул

7

Пискунов В.В. Характеристика местообитаний в экологических исследованиях сообществ степных птиц

10

Лобанова Л.П., Бокова О.А. Модификационная изменчивость признаков мегагаметофита табака, индуцированная фитогормонами

22

Шишкинская Н.А., Юдакова О.И., Тырнов В.С. Явление полигамитии у растений и его возможные эволюционно-генетические эффекты

25

Добрыничева Н.В., Кочанова И.С., Кашин А.С. Основные параметры системы семенного размножения в популяциях ряда видов Asteraceae

30

Степанов С.А., Коробко В.В., Даштоян Ю.В. Трансформация межметамерных отношений в онтогенезе побега пшеницы

33

Чиров П.А., Петерсон А.М., Турцева М.А. Спонтанное носительство бактерий рода *Bacillus* некоторыми видами слепней (Tabanidae) и иксодовых клещей (Ixodidae)

36

✓ **Беляченко А.В., Шляхтин Г.В.** Особенности использования наземными позвоночными животными границ биогеоценозов долин рек

44

✓ **Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г., Якушев Н.Н.** Эколого-фаунистическая характеристика авифауны севера Нижнего Поволжья

49

Глушковская-Семякина О.В., Анищенко Т.Г. Половые различия в реакциях сердечно-сосудистой системы на модуляцию симпатической активности у нормальных и стрессированных крыс

60

Леонтьев Д.С., Быкова И.Ю., Анищенко Т.Г., Кондрашова М.Н. Половые особенности энергетического обмена у крыс в условиях покоя и острого стресса

63

Малыгина А.С., Решетникова Т.Б., Евдокимова Р.М. Развитие кабинетной системы в современном школьном биологическом образовании

67

Бебякин В.М., Кулеватова Т.Б., Старичкова Н.И. Методические подходы, методы и критерии оценки адаптивности растений

69

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Главный редактор

Коссович Леонид Юрьевич

Заместитель главного редактора

Усанов Дмитрий Александрович

Ответственный секретарь

Клоков Василий Тихонович

Члены редакционной коллегии

Аврус Анатолий Ильич

Белов Владимир Николаевич

Бучко Ирина Юрьевна

Дыльников Геннадий Васильевич

Захаров Андрей Михайлович

Кабанин Вячеслав Кузьмич

Лебедева Ирина Владимировна

Левин Юрий Иванович

Мирзаханов Велихан Салманханович

Монахов Сергей Юрьевич

Первушов Евгений Михайлович

Прозоров Валерий Владимирович

Прохоров Дмитрий Валентинович

Салий Игорь Николаевич

Сперанский Дмитрий Васильевич

Федотова Ольга Васильевна

Худяков Глеб Иванович

Чумаченко Алексей Николаевич

Шляхтин Геннадий Викторович

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ СЕРИИ

Главный редактор

Шляхтин Геннадий Викторович

Заместитель главного редактора

Федотова Ольга Васильевна

Ответственный секретарь

Шиповская Анна Борисовна

Технический секретарь

Кайбелева Эльмира Исмаиловна

Члены редакционной коллегии:

Аникин Василий Викторович

Березуцкий Михаил Александрович

Болдырев Владимир Александрович

Егорова Алевтина Юрьевна

Муштакова Светлана Петровна

Степанов Сергей Александрович

Тырнов Валерий Степанович

Чернова Римма Кузьминична

Штыков Сергей Николаевич

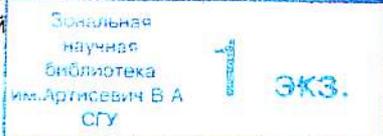
Ответственный за выпуск

Завьялов Евгений Владимирович

Зарегистрировано

в Министерстве Российской Федерации по делам печати, телерадиовещания и средств массовых коммуникаций.

Свидетельство о регистрации СМИ
ПИ № 77 1785 от 30 января 2001 года





ПРАВИЛА ОФОРМЛЕНИЯ РУКОПИСЕЙ

Журнал принимает к публикации общетеоретические, методические, дискуссионные, критические статьи, результаты исследований по всем научным направлениям.

К статье прилагается сопроводительное письмо, внешняя рецензия и сведения об авторе: фамилии, имена и отчества (полностью), рабочий адрес, контактные телефоны, e-mail.

1. Рукописи объемом не более 1 печ. листа, не более 8 рисунков принимаются в редакцию в бумажном и электронном вариантах в 1 экз.:

а) *бумажный вариант* должен быть напечатан через один интервал шрифтом 14 пунктов. Рисунки выполняются на отдельных листах. Под рисунком указывается его номер, а внизу страницы – Ф.И.О. автора и название статьи. Подрисуночные подписи печатаются на отдельном листе и должны быть самостоятельными;

б) *электронный вариант* в формате Word представляется на дискете 3,5 или пересылается по электронной почте. Рисунки представляются в виде отдельных файлов в формате PCX, TIFF или GIF.

2. Требования к оформлению текста.

Последовательность предоставления материала: индекс УДК; название статьи, инициалы и фамилии авторов, аннотация (на русском и на английском языках); текст статьи; библиографический список; таблицы; рисунки; подписи к рисункам.

В библиографическом списке нумерация источников должна соответствовать очередности ссылок на них в тексте.

Зав. редакцией

Книгина Ирина Владимировна

Художник

Соколов Дмитрий Валерьевич

Верстка

Сумина Наталья Дмитриевна

Корректор

Васильева Наталья Юрьевна

Адрес редакции

410012, Саратов, ул. Астраханская, 83
Издательство Саратовского университета

Тел.: (845-2) 52-26-89, 52-26-85

E-mail: izdat@sgu.ru

Подписано в печать 01.09.05.

Формат 60x84 1/8.

Усл. печ. л. 8,37(9).

Уч.-изд. л. 8,6.

Тираж 150 экз. Заказ 170.

Отпечатано в типографии
Издательства Саратовского университета

© Саратовский государственный
университет, 2005

CONTENTS

Scientific Part

Biology

- Sachkova O.A., Konnova S.A., Ignatov V.V., Mel'nikov G.V.** Carbohydrates and free amino acids of higher water plants 3
- Simonova Z.A., Kuznetsov P.E.** Influence of heteroauxin on the hydrated shell condition of nanoparticles of diamond as models of biomembranes and macromolecules 7
- Piskunov V.V.** Habitat descriptions in steppe birds communities investigations 10
- Lobanova L.P., Bokova O.A.** Modification variability of tobacco megagametophyte tags induced by phytohormones 22
- Shishkinskaya N.A., Yudakova O.I., Tyrnov V.S.** Polygametia phenomenon for plants and its possible evolutionarily-genetical effects 25
- Dobrynicheva N.V., Kochanova I.S., Kashin A.S.** Main system specifications of seed reproduction in several populations of Asteraceae species 30
- Stepanov S.A., Korobko V.V., Dashtoyan Yu.V.** Transformation of intermetameric relations in wheat propagule ontogenesis 33
- P.A. Chirov, A.M. Peterson, M.A. Turtseva.** Spontaneous carriage of *Bacillus* bacteria by some species of horse flies (Tabanidae) and ixodid ticks (Ixodidae) 36
- Belyachenko A.V., Shlyakhtin G.V.** Features of the usage by ground vertebrates of biogeocenosis boundaries of river valleys 44
- Zavialov E.V., Shlyakhtin G.V., Tabachishin V.G., Yakushev N.N.** Faunistic characteristics of the avifauna of the northern Lower Volga region 49
- Glushkovskaya-Semyachkina O.V., Anishchenko T.G.** Sexual differences in reactions of the cardiovascular system to sympathetic activity modulation for normal and stressed rats 60
- Leontiev D.S., Bykova I.Yu., Anishchenko T.G., Kondrashova M.N.** Sexual features of energy metabolism in rats at rest and under acute stress 63
- Malygina A.S., Reshetnikova T.B., Evdokimova R.M.** Cabinet system development in modern school biological education 67
- Bebyakin V.M., Kulevatova T.B., Starichkova N.I.** Methodical approaches, methods and estimation criteria of plant autoadaptivity 69

БИОЛОГИЯ

УДК 577.124

ИССЛЕДОВАНИЕ УГЛЕВОДОВ И СВОБОДНЫХ АМИНОКИСЛОТ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

О.А. Сачкова, С.А. Коннова, В.В. Игнатов, Г.В. Мельников

Саратовский государственный университет,
кафедра биохимии и биофизики
E-mail: biofac@sgu.ru

Показано изменение соотношения гликанов различной полимерности и свободных аминокислот в биомассе высших водных растений – рдеста пронзеннолистного и тростника обыкновенного, собранных на различающихся по степени загрязненности воды соединениями азота и углеводородами нефти участках акватории Волги в районе г. Саратова. Проведена идентификация и определение содержания свободных аминокислот в биомассе растений, выявлены аминокислоты, наиболее отчетливо реагирующие на загрязнение воды. Исследованы молекулярные массы и моносахаридный состав полисахаридов растений, обнаружены изменения, возможно, связанные с негативным воздействием окружающей среды.

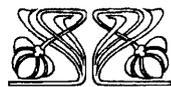
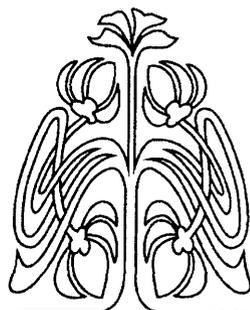
Carbohydrates and free amino acids of higher water plants

O.A. Sachkova, S.A. Konnova, V.V. Ignatov, G.V. Mel'nikov

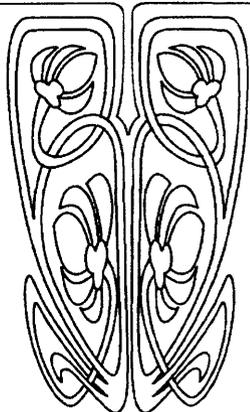
A change of the ratio of glycans of different polymerity and free amino acids in the biomass of higher water plants and common reed grass collected from several sites of the water area of the Volga river near Saratov (differing by pollution degree by compounds of nitrogen and oil hydrocarbons) was shown. Identification and content determination of 17 free amino acids in the biomass of plants were conducted, the amino acids reacting strongly to water contamination were detected. The molecular masses and monosaccharide composition of plant polysaccharides were studied, changes probably due to negative environmental stress were observed.

Проблема чистой воды в последние годы стала особенно острой в связи с высоким общим загрязнением окружающей среды. Общеизвестно, что в процессах самоочищения природных водоемов наряду с микроорганизмами важная роль принадлежит водным растениям. Макрофиты влияют на химические и физические свойства воды, служат мощным биологическим фильтром, выполняют в водоеме функции минерализации и окисления органического вещества, детоксикации различных поллютантов [1, 2, 3]. Показано, что именно погруженные высшие пресноводные растения, благодаря тесной связи с водной средой, не только наиболее остро реагируют на наличие токсических примесей в воде, но и способны служить индикаторами ее качества [4]. В ряде работ последних лет рдесты часто применяются для построения моделей распространения макрофитов на основе данных по метеоусловиям, гидрохимии воды, скорости течения и др. [5]. С точки зрения других ученых [3] макрофиты, такие как рдест пронзеннолистный, элодея канадская и другие, обладающие столь высокой экологической валентностью, не могут служить биоиндикаторами среды. Для обоснованного вывода в этом вопросе, очевидно, необходимо получение дополнительных экспериментальных данных.

Целью настоящей работы было изучение соотношения разных групп углеводов и свободных аминокислот в биомассе высших водных растений и влияния на эти показатели загрязненности воды соединениями азота и углеводородами нефти.



НАУЧНЫЙ
ОТДЕЛ





Материал и методы

В работе использовали биомассу пресноводных трав: рдеста пронзеннолистного (*Potamogeton perfoliatus* L.) и тростника обыкновенного (*Phragmites communis* Trin.). Растения собирали на мелководье реки Волги у г. Саратова в июле и сентябре 2000 г. и фиксировали двумя способами: высушиванием на воздухе и замораживанием при -20°C . Схема выделения полисахаридов представлена на рис. 1. Для освобождения от пигментов экстракт обрабатывали 10%-ным раствором $(\text{CH}_3\text{COO})_2\text{Pb}$. Смесь углеводов фракционировали гель-фильтрацией на носителе Sephadex G-50. Детекцию проводили по углеводам [6].

Для определения моносахаридного состава использовали тонкослойную и газо-жидкостную хроматографии. Тонкослойную хроматографию гидролизатов проводили на пластинках с целлюлозным покрытием. Обнаруживали сахара опрыскиванием пластинок раствором анизидинфталата в бутаноле. Газо-жидкостную хроматографию осуществляли на приборах Биохром-1 (СССР), а также Hewlett-Packard 5890 (США). Исследование содержания в биомассе растений моно-, ди-, три- и полисахаридов (см. схему на рис. 1) проводили в соответствии с процедурой, предложенной в руководстве [7].

Выделение аминокислот из растительной массы (см. рис.1) выполняли в соответствии с методикой, предложенной в работе [7] с не-

большими модификациями. Экстракты свободных аминокислот концентрировали упариванием на роторном испарителе, и смесь пропускали через хроматографическую колонку с катионитом КУ-2 в H^+ -форме. Десорбцию аминокислот выполняли с помощью 6N гидроксида аммония. Состав и содержание аминокислот в элюате определяли на аминокислотном анализаторе ААА-339 (ЧССР) с использованием натриевого ионита и стандартного набора из 17 аминокислот.

Результаты и их обсуждение

Для выявления влияния загрязнения воды на некоторые показатели химического состава растений с выбранных участков прибрежной зоны Волги у г. Саратова был проведен сбор макрофитов в конце июля 2000 г. Сотрудниками НИИОРХ (г. Саратов) получены данные об изменчивости гидрохимических показателей воды по водохранилищу [8].

Исследования показали, что по сравнению с относительно чистым участком на уровне автодорожного моста, рядом с городским водозабором (участок №1), в воде у железнодорожного моста (участок №2) выявлено увеличение азота аммонийных соединений и кремния в 1,5 раза. Кроме того, на участке №2 на поверхности воды отмечена визуально наблюдаемая нефтяная пленка (ПДК по содержанию углеводородов в воде на этом участке был превышен почти на порядок). На исследуемых уча-



Рис. 1. Схема выделения углеводов и свободных аминокислот из биомассы высших водных растений



стках рдест пронзеннолистный и тростник обыкновенный были наиболее распространенными видами среди погруженных и полупогруженных высших водных растений соответственно.

Из высушенных и из замороженных растений рдеста пронзеннолистного, собранных с участков №1 и №2, были выделены углеводы экстракцией убывающими концентрациями этанола (см. рис. 1). Фракционирование экстрактов методом гель-фильтрации позволило выявить в каждом по две углеводные фракции, разделяющиеся по молекулярной массе. Сравнение профилей элюции экстрактов из высушенной и замороженной растительной массы показало, что в процессе высушивания произошло изменение соотношения различных форм углеводов в растениях, по-видимому, за счет существенного разрушения (~на 70%) более высокомолекулярных гликанов, и увеличение содержания низкомолекулярных углеводов содержащих фракций. Анализы моносахаридного состава полисахаридов показали, что гликополимеры, которые были извлечены из замороженной биомассы, содержали галактозу, рамнозу, фукозу и глюкозу. Аналогичная экстракция высушенной биомассы показала наличие только рамнозы и глюкозы. Очевидно, что наряду с уменьшением количества высокомолекулярных гликанов при высушивании произошло также и обеднение моносахаридного состава углеводов. Таким образом, для сохранения более полного спектра гликополимеров лучшим способом фиксации растительного материала является замораживание.

Сравнительный анализ качественного состава и концентраций разных групп углеводов

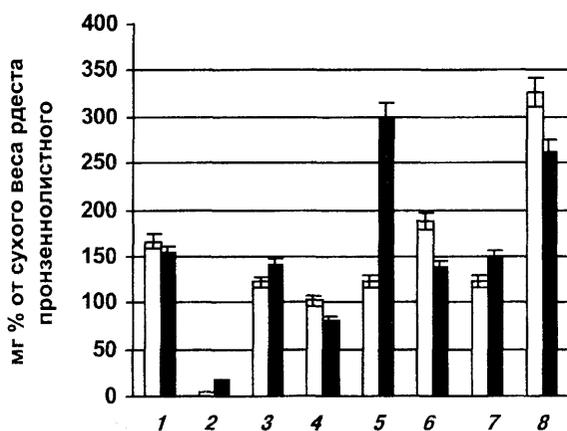
позволил выявить для каждого из исследуемых растений гликаны, наиболее отчетливо реагирующие на изменение условий окружающей среды. Так, в биомассе рдеста, собранной с загрязненного участка (№2), обнаружено повышенное содержание мальтозы на 13%, сахарозы на 78%, водорастворимых полисахаридов на 59% (рис. 2, а).

Наблюдалось также существенное (на 36%) увеличение количества моносахаридов в биомассе тростника с участка №2, сахарозы — на 22%, гемицеллюлозы — на 15%, целлюлозы — на 51%, значительное уменьшение количества водорастворимых полисахаридов — на 28% и мальтозы — на 63% по сравнению с растениями, собранными с участка №1 (рис. 2, б).

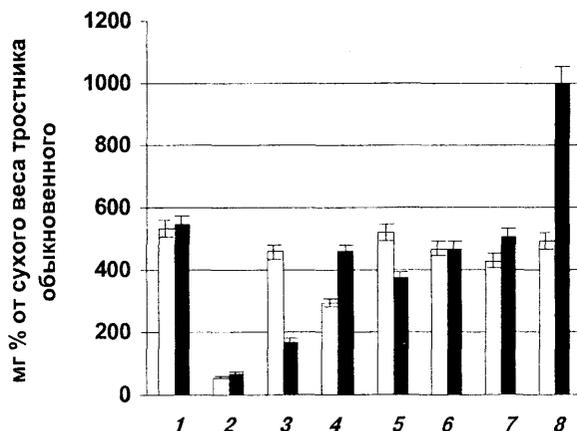
Сказывалось загрязнение воды и на моносахаридном составе высокомолекулярных углеводовсодержащих веществ, полученных из замороженной биомассы растений. Гель-фильтрация позволила разделить экстракты гликополимеров для каждого растения на две фракции, различающиеся по молекулярной массе. Первая фракция по элюционным характеристикам соответствовала декстрану с молекулярной массой 20 кДа, вторая — 6 кДа.

Таким образом, из биомассы каждого растения выделены по 4 препарата полисахаридов, гомогенных по данным гель-фильтрации. В табл.1 представлены результаты анализа моносахаридного состава полисахаридов (ПС), полученных из биомассы растений, собранных с “чистого” (№1) и “загрязненного” (№2) участков.

Полученные данные свидетельствуют о том, что рост растений в загрязненных зонах индуцирует продукцию полисахаридов, отличных от тех, что образуются в более экологически благополучных условиях.



а



б

Рис. 2. Содержание разных групп углеводов в биомассе рдеста пронзеннолистного (а) и тростника обыкновенного (б): 1 — глюкоза, 2 — сахароза, 3 — мальтоза, 4 — моносахариды, 5 — полисахариды, 6 — крахмал, 7 — гемицеллюлоза, 8 — целлюлоза; □ — участок № 1, ■ — участок № 2



Таблица 1

Моносахаридный состав полисахаридных препаратов рдеста пронзеннолистного и тростника обыкновенного

Полисахариды	Рдест пронзеннолистный		Тростник обыкновенный	
	Участок		Участок	
	№ 1	№ 2	№ 1	№ 2
ПС-1	Рамноза	Галактоза Рамноза	Глюкоза Фукоза	Глюкоза Рамноза
ПС-2	Рамноза	Фукоза Галактоза Глюкоза	Рамноза Галактуроновая кислота	Галактоза Глюкуроновая кислота

Возможно, эти полисахариды выполняют защитную функцию. Подобное предположение о роли полисахаридов высказано также и в работе [9].

Было проведено выделение и анализ аминокислот из биомассы рдеста и тростника, собранных с участков №1 и №2. Полученные результаты представлены в табл. 2.

Таблица 2

Среднее содержание свободных аминокислот в биомассе высших водных растений, собранных в 2000 г., мг% на сухой вес

№ п/п	Аминокислоты*	Рдест пронзеннолистный		Тростник обыкновенный	
		Участок		Участок	
		№ 1	№ 2	№ 1	№ 2
1	Аспарагиновая кислота	11,00	12,00	64,97	96,12
2	Треонин	16,00	11,00	24,92	14,24
3	Серин	56,00	48,00	158,42	243,86
4	Глутаминовая кислота	14,00	61,00	21,36	32,04
5	Пролин	13,00	16,00	7,12	14,24
6	Цистин	-	-	-	-
7	Глицин	3,00	11,00	9,79	15,13
8	Аланин	50,00	92,00	24,92	55,18
9	Валин	29,00	28,00	22,25	24,03
10	Метионин	11,00	1,00	4,45	6,23
11	Изолейцин	10,00	9,00	4,45	43,61
12	Лейцин	18,00	50,00	33,82	53,40
13	Тирозин	8,00	12,00	27,59	49,84
14	Фенилаланин	179,00	172,00	265,22	419,19
15	Гистидин	2,00	5,00	6,23	9,00
16	Лизин	3,00	4,00	8,01	16,02
17	Аргинин	42,00	14,00	48,06	48,95
Сумма		465 ± 10	546 ± 6	732 ± 8	1154 ± 12

*Приведены средние значения пяти определений; образцы содержали также до 1,5% триптофана.

Данные, представленные в табл. 2, позволяют заключить, что сумма свободных аминокислот в растениях, собранных с участка №2, по сравнению с растениями с участка №1, была выше на 35% у рдеста и на 37% у тростника. Повышение содержания аминокислот рдеста произошло в основном за счет глутаминовой кислоты, аланина и лейцина, а у тростника — за счет изолейцина, серина, фенилаланина, аланина и пролина. Полученные данные согласуются с литературными. Так, в

работе [10] показано наличие в биомассе рдеста пронзеннолистного от 10 до 18 аминокислот, причем к наиболее биологически активным относят дикарбоновые и гидроксикаминокислоты [9].

Таким образом, проведенные исследования позволяют говорить о влиянии высоких концентраций углеводов и других загрязняющих веществ в воде на содержание отдельных гликополимеров и свободных аминокислот в биомассе как погруженных, так и полупогру-



женных высших водных растений. Такие анализы могут быть использованы для мониторинга состояния гидроценоза, подверженного постоянному антропогенному загрязнению.

Выражаем глубокую признательность со-

трудникам НИИОРХ (г. Саратов) Ю.А. Малининой, Е.В. Сониной за помощь в сборе растительного материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Президента РФ (проект НШ1529. 2003.4).

Библиографический список

1. Мережко А.И. Роль высших водных растений в самоочищении водоемов // Гидробиол. журн. 1973. №4. С. 119–125.
2. Лукина Л.Ф., Смирнова Н.Н. Физиология высших водных растений. Киев, 1988.
3. Эйвор Л.О. Макрофиты в экологии водоема М., 1992.
4. Carbiener R., Tremoliere M.S., Mereier J.L. Aquatic macrophyte community as bioindicators of eutrophication in calcareous oligosaprobe stream waters (Upper Rhina planem, Alsace) // Vegetatio. 1990. V. 86, №1. P. 71–88.
5. Lehmann A., Castella E., Lachavanne J.B. Morphological traits and spatial heterogeneity of aquatic plants along sediment and depth gradients, Lake Geneva, Switzerland // Aquatic botany. 1997. P. 281–299.
6. Dubois M., Gilles K.A., Hamilton J.K., Rebers P.A., Smith F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances // Anal. Chem. 1956. V. 28. P. 350–356.
7. Плешков Б.П. Практикум по биохимии растений. М., 1976.
8. Шашуловская Е.А., Котляр С.Г. Мониторинг загрязняющих веществ в биогидроценозе Волгоградского водохранилища // Фундаментальные и прикладные аспекты функционирования водных экосистем: проблемы и перспективы гидробиологии и ихтиологии в XXI веке: Материалы Всерос. науч. конф. Саратов, 2001. С. 189–193.
9. Гляд В.М. Определение моно-, ди- и олигосахаридов в одной растительной пробе методом высокоэффективной жидкостной хроматографии // Физиология растений. 2002. Т. 49, №2. С. 311–316.
10. Хирная А.Н. Влияние водной среды на биохимический состав высшей водной растительности // Самоочищение и биоиндикация загрязненных вод. М., 1980. С. 109–111.

УДК 549.211

ВЛИЯНИЕ ГЕТЕРОАУКСИНА НА СОСТОЯНИЕ ГИДРАТНОЙ ОБОЛОЧКИ НАНОЧАСТИЦ АЛМАЗА КАК МОДЕЛЕЙ БИОМЕМБРАН И МАКРОМОЛЕКУЛ

З.А. Симонова, П.Е. Кузнецов

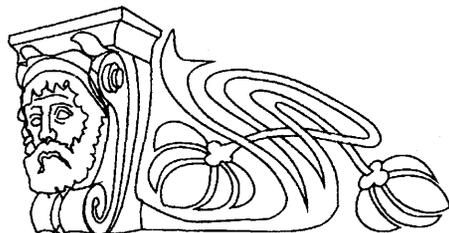
Саратовский государственный университет,
кафедра биохимии и биофизики
E-mail: biofac@sgu.ru

В настоящей работе показано, что в качестве моделей биосистем молекулярного и супрамолекулярного уровня целесообразно использовать гидрозоль наночастиц ультрадисперсного алмаза, в частности при изучении воздействия различных факторов на водное окружение биологических структур. Изучено влияние индолил-3-уксусной кислоты на состояние приповерхностной воды методом флуоресцентного зондирования. Экспериментально установлено, что определенные концентрации индолил-3-уксусной кислоты вызывают значимое снижение подвижности воды вблизи поверхности наночастиц. В работе выдвинуто и обосновано предположение, что ИУК может вызывать фазовый λ -переход в структуре сетки водородных связей приповерхностной воды.

Influence of heteroauxin on the hydrated shell condition of nanoparticles of diamond as models of biomembranes and macromolecules

Z.A. Simonova, P.E. Kuznetsov

The paper shows that nanoparticle hydrosols of ultradispersed diamond can be used as models of biosystems on the molecular and supramolecular level,



in particular, in analysis of the influence of different factors on the water environment of biological structures. The influence of indolyl-3-acetic acid on the near-surface water state by fluorescent probing was studied. Some concentrations of indolyl-3-acetic acid have been established to significantly decrease the water motility near the surface of nanoparticles. A supposition is put forward and justified that indolyl-3-acetic acid may induce phase λ -transition in the hydrogen bond network of the near-surface water.

Гетероауксин, или индолил-3-уксусная кислота (ИУК) – известный стимулятор роста растений. Однако механизм его биологического действия до конца не известен. Считают, что первичная, быстрая реакция на ИУК, осуществляемая за 10–15 мин, происходит из-за снижения рН в водной фазе клеточной стенки при индукции гетероауксином мембранного насоса, перекачивающего ионы H^+ . Вторичная, медленная реакция на ауксин обусловлена, видимо, синтезом, или актива-



цией ферментов, катализирующих образование полисахаридов [1].

В самые последние годы обнаружен, выделен и охарактеризован белок АВР1 — предполагаемый рецептор ауксина. Представлены некоторые доказательства того, что этот белок действительно является рецептором. Так, обнаружено связывание ауксина с АВР1: константы связывания ауксина и его структурных аналогов хорошо коррелируют с их стимулирующим эффектом, определенным по скорости роста растений. Вместе с тем эти доказательства носят скорее косвенный характер и полной уверенности в том, что АВР1 — действительно рецептор ауксина, до сих пор нет [2].

Полученные ранее результаты [3] позволяют предположить, что немонотонность биологического отклика может быть связана с изменением структуры сетки водородных связей приповерхностной воды вблизи клеточных мембран и, возможно, вблизи интегрального рецептора и ферментов.

Гидратные структуры привлекают пристальное внимание ученых, работающих в области супрамолекулярной химии, молекулярной биологии, биохимии.

Известна способность некоторых природных и синтетических биорегуляторов снижать подвижность и увеличивать слой приповерхностной воды. Предполагается, что это связано со способностью данных соединений вызывать фазовый λ -переход в структуре сетки водородных связей приповерхностной воды, а снижение коэффициента самодиффузии приповерхностной воды является следствием этого перехода типа порядок—беспорядок [4].

Вероятно, такой эффект приводит к изменению параметров их трансмембранного транспорта и связывания с рецепторами. Для его изучения целесообразно применять модели макромолекул или клеточных мембран, созданных на основе наночастиц. Это позволяет выделить из множества процессов, происходящих вблизи мембраны или макромолекулы, только те, которые связаны с влиянием исследуемых соединений на состояние сетки водородных связей воды вблизи поверхности.

Использование методов флуоресцентного зондирования позволяет напрямую оценить изменение диффузионной подвижности приповерхностной воды [5].

Целью настоящей работы явилось изучение влияния индолил-3-уксусной кислоты на состояние примембранной воды вблизи твердых поверхностей методом флуоресцентного зондирования.

Предлагаемый нами путь основан на том,

что в водном растворе с низкой концентрацией определяемого вещества специально создается твердая поверхность большой площади. С этой целью создают гидрозоль наночастиц ультрадисперсных алмазов (УДА). Проведенные ранее исследования [6] позволяют утверждать, что гидрозоли УДА целесообразно использовать в качестве моделей биосистем молекулярного и супрамолекулярного уровня, в частности при изучении воздействия различных факторов на водное окружение биологических структур. Эти гидрозоли ранее были предложены в качестве модельных систем [7], поскольку их частицы инертны и имеют диаметр, сопоставимый с размером биологических макромолекул (4 нм).

Индикатором, реагирующим на подвижность приповерхностной воды изменением оптических свойств, может служить хорошо известный флуоресцентный зонд на подвижность воды — 4-диметиламинохалкон.

Нами были проведены экспериментальные работы по изучению влияния ИУК на состояние примембранной воды. В своих экспериментах мы использовали дистиллированную воду, обеспыленную и стерилизованную фильтрованием с помощью вакуумного насоса через воронку Бюхнера с микробиологическим фильтром, диаметра пор 0,4 мкм. Далее эта вода подвергалась деаэрированию под вакуумом в течение 1 часа.

Мы применяли ИУК, полученный от фирмы Aldrich, чистоты 98%. Исходный раствор ИУК с концентрацией 5.2×10^{-5} М готовили смешиванием спиртового раствора этого вещества с водой в соотношении 1:1000. Водные растворы ауксина готовили методом последовательного разведения. Растворы ИУК перед измерением выдерживали в герметичных бюксах при температуре 25°C в течение 24 часов.

В качестве флуоресцентного зонда использовали спиртовой раствор 4-диметиламинохалкона с концентрацией 10^{-2} М. Синтез 4-диметиламинохалкона (ДМХ) проведен А.К. Рамазановым на кафедре органической химии СГУ по методу, предложенному Ю.А. Владимировым и Г.Е. Добрецовым [5].

В своих экспериментах мы использовали наночастицы УДА, полученные от Красноярского НЦ СО РАН, с концентрацией 0.05 мг/мл. Гидрозоль был получен трехкратным ультразвуковым дезинтегрированием по 30 секунд (Efran, максимальная мощность).

Исследуемые образцы содержали наночастицы УДА, спиртовой раствор ДМХ с концентрацией 10^{-5} М и ИУК с концентрациями от 10^{-3} до 10^{-11} мг/мл (от $10^{-5.2}$ до $10^{-13.2}$ М). Пробы выдерживали в герметичных бюксах



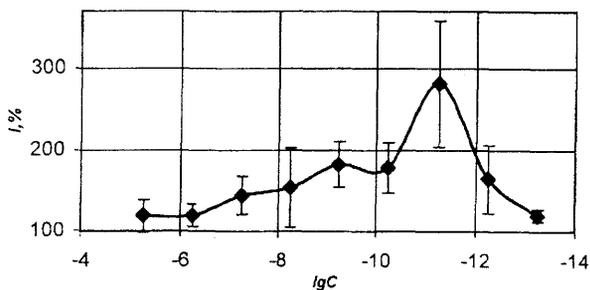
в суховоздушном термостате ТС-80 (Россия) при температуре 30°C в течение 1 часа, после чего проводили измерения.

Эксперименты по исследованию флуоресценции осуществлялись на кафедре биохимии и биофизики СГУ с использованием спектрофлуориметра «Флюорат-02-Панорама». Измерения проводили в флуориметрическом режиме работы прибора при длине волны возбуждения 422 нм с полной коррекцией. Спектральный диапазон сканирования эмиссии 518–522 нм. Интенсивность света, рассеянного гидрозолями, приготовленными аналогично, но в отсутствии ИУК и ДМХ, вычиталась из интенсивностей, полученных в экспериментах. За 100% принималась интенсивность флуоресценции ДМХ в описанных гидрозолях в отсутствии ИУК.

В данной работе изучалось влияние индолил-3-уксусной кислоты на состояние приповерхностной воды вблизи твердых гидрофобных поверхностей методом флуоресцентного зондирования. Ранее [8] ЯМР-методом инверсии-восстановления была исследована спинрешеточная релаксация протонов воды в гидрозолях УДА в широком интервале содержания дисперсной фазы ϕ . Было показано, что при низком содержании УДА ($\phi < 1,5$ мг/мл) гидрозоль содержит частицы со средним радиусом ~ 20 нм, являющиеся плотными агрегатами частиц размером 4 нм. В таких гидрозолях из-за плотной упаковки наночастиц приповерхностная вода, попадая в мелкие поры, будет иметь малую подвижность, имитируя воду внутри глобулярного белка. Одновременно частицы дисперсной фазы имеют большую толщину гидратной оболочки, сопоставимую с их радиусом [6]. Это позволяет создавать большой объем приповерхностной воды, имитирующей воду, связанную на поверхности мембран или белков. Проведенные исследования [8] позволяют утверждать, что такие гидрозоли УДА целесообразно использовать в качестве моделей биосистем молекулярного и супрамолекулярного уровня, в частности при изучении воздействия различных факторов на водное окружение биологических структур. Поэтому в настоящей работе использовался гидрозоль УДА с $\phi = 0,05$ мг/мл. Кроме того, низкие концентрации УДА позволяют исследовать гидрозоли этих наночастиц оптическими методами.

Авторами статьи использовался известный эффект увеличения интенсивности флуоресценции ДМХ при снижении диффузионной подвижности воды [5].

Результаты получены усреднением по пяти сериям независимых измерений и приведены на рисунке.



Изменение относительной интенсивности (I) флуоресценции 4-диметиламинохалкона в зависимости от молярной концентрации (C) индолил-3-уксусной кислоты в гидрозоле наночастиц алмаза

Из графика видно, что определенные концентрации ИУК вызывают значимое снижение диффузионной подвижности воды вблизи поверхности наночастиц. Следует отметить немонотонность зависимости подвижности приповерхностной воды от концентрации ИУК.

Кроме того, обращает на себя внимание тот факт, что малые концентрации ИУК (до $\sim 10^{-10}$ М) способны вызывать значимое изменение подвижности воды.

Причина немонотонности зависимости подвижности приповерхностной воды от концентрации определенных веществ исследовалась ранее в работе [4], где в рамках теории Н.Н. Боголюбова показано, что таковой, вероятно, является фазовый λ -переход в структуре сетки водородных связей приповерхностной воды.

Стоит сказать несколько слов о фазовых переходах, представляющих собой изменение состояния непрерывной среды, в данном случае – сетки водородных связей воды. При фазовом переходе первого рода, например при переходе лед–вода, приходится тратить энергию на разрыв водородных связей. При фазовом переходе второго рода число водородных связей сохраняется, но скачком, резко происходит перестройка сетки водородных связей. Фазовый λ -переход близок к переходу второго рода, в этом случае также идет перестройка сетки водородных связей без сокращения их количества. Однако фазовый λ -переход представляет собой чаще наблюдаемую более реалистичную ситуацию, при которой переход происходит не в точке, а плавно [9]. При этом длительно могут сосуществовать обе фазы – с измененной и неизменной структурой сетки водородных связей.

В области фазового λ -перехода коэффициент самодиффузии воды снижается. Дело в том, что в области перехода не существует разности химического потенциала между фазами. Значит, нет и движущей силы диффузии, поскольку движущая сила диффузии – градиент химического потенциала. Поэтому с точки зрения формальной термодинамики в точке фа-



зового перехода происходит обращение коэффициента диффузии в ноль. Следовательно, в случае обнаружения значительного снижения подвижности воды можно более обоснованно говорить о существовании λ -перехода, вызываемого растворенным веществом в структуре сетки водородных связей воды. Впервые этот эффект описан М.Ф. Вуксом с сотр. [10].

Таким образом, полученные результаты не противоречат гипотезе о том, что ИУК может вызывать фазовый λ -переход в структуре сетки водородных связей приповерхностной воды.

Они позволяют предположить, что немонотонность зависимости подвижности воды от концентрации ИУК в водной фазе, по крайней мере частично, обуславливает немонотонность биоэффекта ИУК. Это может быть связано с изменением структуры сетки водородных связей приповерхностной воды вблизи клеточных мембран, что в свою очередь влияет на структуру липидного бислоя мембраны и затем на состояние интегрального АВР1-рецептора. Возможно и прямое влияние изменения сетки Н-связей на состояние рецептора.

Библиографический список

1. Гудвин Т., Мерсер Э. Введение в биохимию растений. М., 1986. Т.2.
2. Романов Г.А., Обручева Н.В., Новикова Г.В., Мошков И.А. Молекулярный механизм действия фитогормонов // Физиология растений. 2002. Т. 49, №2. С. 330—336.
3. Кунцевич А.Д., Кузнецов П.Е., Назаров Г.В. и др. Роль приповерхностной воды в проявлении биологического действия опиатов // Докл. РАН. 1998. Т. 363, №4. С. 552—553.
4. Kuznetsov P.E., Gracheva A.A., Zlobin V.A. et al. Optical properties of aqueous morphine solutions // SPIE Proceedings. 2003. V. 5068. P. 396—404.
5. Владимиров Ю.А., Добрецов Г.Е. Флуоресцентные зонды в исследовании биологических мембран. М., 1980.
6. Чиганова Г.А. Агрегирование частиц в гидрозольх ультрадисперсных алмазов // Коллоид. журн. 2000. Т. 62, №2. С. 272—278.
7. Kuznetsov P.E., Nazarov G.V., Aparkin A.M. et al. // Abstr. of the VII Intern. Conf. on the Problems of Solvation and Complex Formation in Solutions. Ivanovo, 1998.
8. Апаркин А.М., Назаров Г.В., Злобин В.А. и др. Ядерная (^1H) магнитная релаксационная спектроскопия гидрозоль ультрадисперсных алмазов // Коллоид. журн. 2003. Т. 65, №6. С. 1—4.
9. Эткинс П. Физическая химия: В 2 т. М., 1980. Т.1.
10. Вукс М.Ф., Шурупова Л.В. Рассеяние света и фазовые переходы в растворах простых спиртов // Оптика и спектроскопия. 1976. Т. 40, №1. С. 154—159.

УДК 574.524:636

ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТООБИТАНИЙ В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ СООБЩЕСТВ СТЕПНЫХ ПТИЦ

В.В. Пискунов

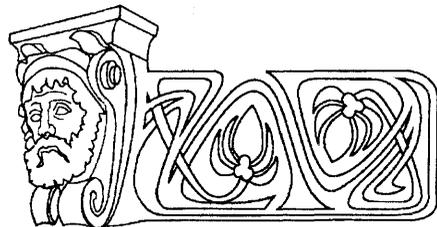
Саратовский государственный университет,
кафедра ботаники и экологии
E-mail: biofac@sgu.ru

Проанализированы основные направления сопряженного изучения характеристик местообитаний и особенностей сообществ степных птиц. Отражена видовая структура сообществ птиц в различных вариантах степей. Показано, что для выявления причин изменения плотности популяций и структурных особенностей сообществ необходима количественная характеристика местообитаний видов. Подчеркнута важность флористических исследований, показывающих, что птицы могут реагировать на присутствие определенного вида растений сильнее, чем на структурные особенности местообитаний. Обсуждаются возможности применения математического аппарата для обработки данных.

Habitat descriptions in steppe birds communities investigations

V.V. Piskunov

Some principal directions connected study habitats characteristics and peculiarity bird species community had been revealed. The typical birds communities species structure features in different steppe types had



been reflected. It had been shown that to reveal the population density change cause habitat quantitative characteristics may be very important. Floristic component seemed to be more important to bird community composition than vegetation structure. Some possibility of mathematics analyses had been considered.

Распространение видов птиц ограничено определенным набором местообитаний, которые они могут занимать. Считается, что необходимость выбора местообитаний связана с различной их пригодностью (обычно измеряемой успехом размножения); особи, занимающие оптимальные местообитания, получают больше возможностей для сохранения потомства. В связи с этим важен вопрос о механизме осуществления такого выбора разными видами и о том, какие характерис-



тики окружающей среды являются при этом определяющими.

Исследования связей птиц с местообитанием проводятся в основном с постановкой трех взаимосвязанных вопросов [1]:

1. Разделяются ли виды на группы по градиентам местообитания независимо от географического распределения?

2. Распределяются ли по местообитаниям экологически или таксономически близкие виды?

3. Связаны ли изменения в распределении или обилии видов с характеристиками местообитаний?

На начальном этапе изучения экологичес-

ких особенностей степных видов птиц наиболее часто используется описательный подход [2—28]. Основным анализируемым моментом в этом случае является факт присутствия или отсутствия определенного вида птиц в фаунистическом списке какого-либо местообитания, а также его популяционная плотность, или биомасса. При этом все имеющиеся количественные данные характеризуют только орнитофауну и используются для получения таблиц “количество видов — местообитание”, “численность—местообитание” или для построения гистограмм видовой структуры в различных типах местообитаний (рис.1).

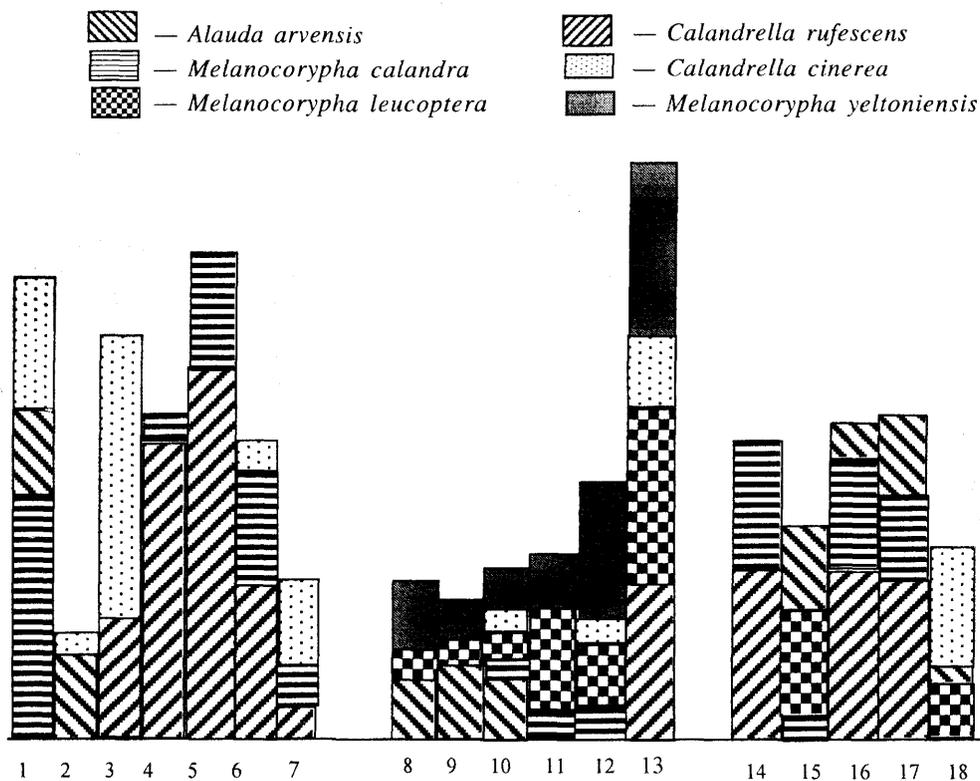


Рис. 1. Обилие и видовая структура населения жаворонков в различных биотопах: ландшафты степного Придонья (по Белику [21], с изменениями): 1 – сильнообитые полынные степи, 2 – очень сильнообитые однолетниковые степи, 3 – каменистые степи, 4 – песчаные степи, 5 – сухие луга, 6 – посевы зерновых, 7 – пропашные культуры; варианты степей Саратовского Заволжья (гистограммы построены автором по данным Лебедевой [3] и Лебедевой, Мозгового [4]): 8 – тырсовые степи, 9 – разнотравно-ковылково-типчачковые степи, 10 – сизотипчачково-ковылковые бедноразнотравные степи, 11 – типчачково-белополынные и типчачково-ромашниковые степи, 12 – белополынно-ромашниковые степи в комплексе с чернополынными, 13 – микрокомплексная растительность; фитоценозы комплексной полупустыни Волгоградской области (по данным автора 2003–2004 гг.): 14 – житняковый, 15 – чернополынный, 16 – острцовый, 17 – кокпековый, 18 – белополынный

Характеристика самого местообитания основана на кратких сообщениях качественно-описательного характера: указываются доминанты растений в составе фитоценозов, степень нарушенности сообществ (стадия пастбищной дигрессии), однородность или мозаичность растительного покрова, а также

характер землепользования, расстояние до лесополос или населенных пунктов. Особенности растительного покрова выявляются, как правило, из литературных источников; реже по описаниям, проведенным геоботаниками или автором самостоятельно. На основании анализа собранного материала мно-



гие из вышеуказанных исследователей выявили, что сообщества птиц, приуроченные к различным вариантам степей, отличаются видовым составом и особенностями структуры. Эту закономерность нам удалось подтвердить на примере сообществ гнездящихся птиц различных степных местообитаний Нижнего Поволжья (рис.2). Также было установлено, что видовое богатство, обилие типичных степных видов птиц, суммарная плотность их населения возрастают от северных вариантов степей к более южным [3, 22]. При сопоставлении этих данных с описаниями местообитаний констатируется увеличение в этом направлении структурированности растительных сообществ, изменение их продуктивности и соотношения определенных видов растений. Подчеркивается положительное влияние комплексности растительного покрова на видовое разнообразие сообществ птиц [7]. Утверждается также, что для степных видов птиц значение имеет соотношение площадей, занятых тем или иным вариантом растительности в каждой местности [3], а также тот факт, что численность некоторых видов (луговой чекан, полевой конек) зависит от наличия в зональном биотопе интразональных местообитаний [4].

В дальнейшем предпринимаются попытки объяснить предпочтение определенными видами птиц тех или иных территорий, в связи с чем обращается внимание на отдельные характеристики местообитаний. Наиболее часто исследуются параметры, определяющие защитные свойства [6, 11, 13, 15, 18, 25, 29] или кормовые условия [16, 21, 23]. При характеристике защитных особенностей указывают степень развития травяного покрова, его высоту и густоту, общее проективное покрытие, флористическое разнообразие. Некоторые авторы отмечают важность темпов развития растений относительно сроков гнездования птиц [14, 17], выраженность мозаичности растительного покрова, наличие отдельно стоящих деревьев или кустарников [13].

Различие кормовых условий также определяет предпочтительное использование одних местообитаний и избегание других. В ряде работ [11, 17] содержится детальный анализ обилия и состава насекомых в разных местообитаниях, и эти данные сопоставляются с данными по плотности и видовому составу птиц. Следует также учитывать наличие и мощность степного войлока, создающего особые условия увлажнения и задерживающего созревшие семена [11].

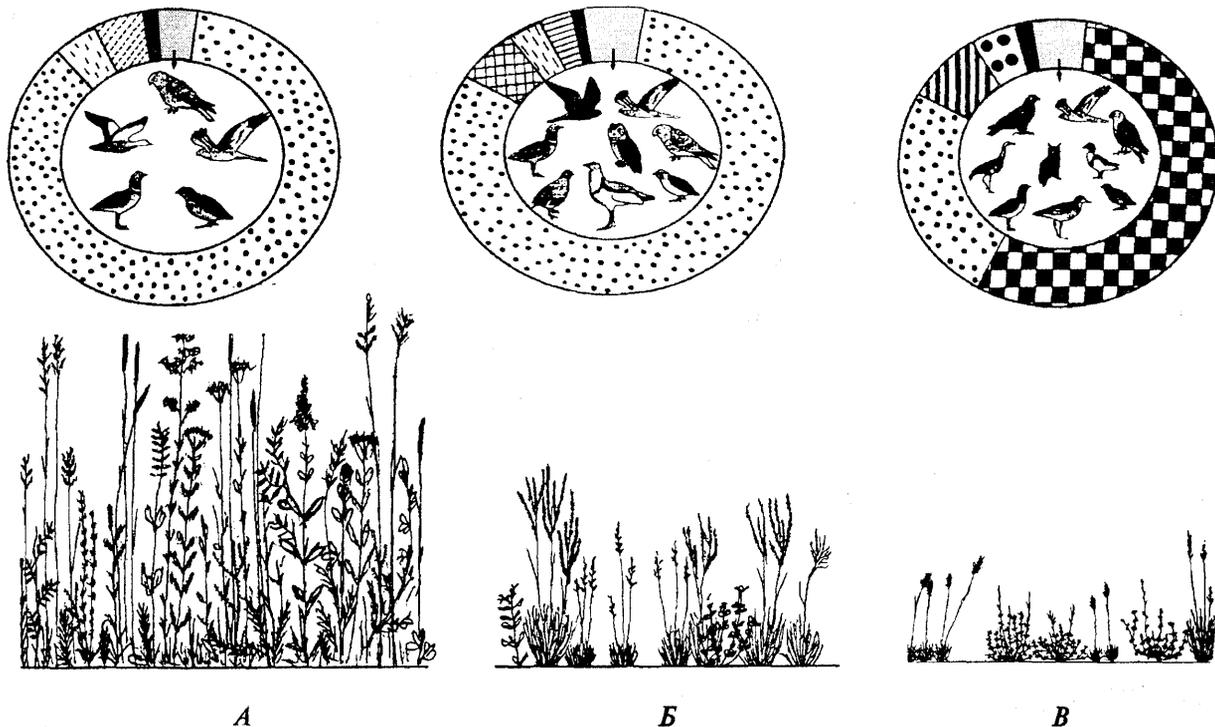
На основании полученных результатов констатируется, что умеренный выпас домашних животных имеет для многих степных видов

птиц положительное значение [13], но по мере усиления пастбищной дигрессии степей обилие птиц значительно снижается. В частности, резкое сокращение численности жаворонков на сботах напрямую связано с обеднением флористического и энтомологического разнообразия, т.е. с ухудшением защитных и кормовых условий [22].

В целом можно отметить, что этот подход наиболее применим для анализа пространственной структуры населения птиц обширных регионов (напр., см. [30]). Однако его объяснительные и предсказательные возможности, несмотря на всё разнообразие вариантов описания местообитаний, ограничены. Как правило, метод только позволяет сформулировать гипотезу о причинах изменения видового разнообразия, плотности популяций или структурных особенностей сообществ, проверка которой проводится другими методами.

Развитие популяционных и биогеоэкологических подходов в экологии способствовало интенсивному внедрению не только количественных методов оценки обилия организмов, но и совершенствованию техник описания местообитаний видов. В основе количественного подхода к изучению связей птиц с местообитаниями лежит анализ сопряженности характеристик популяций или сообществ птиц с определенными параметрами растительности, каждый из которых рассматривается как потенциальный фактор, влияющий на состав, плотность популяций и другие характеристики населения птиц, а также на выбор мест для питания, строительства гнезда и т.д. Целью этого подхода является обнаружение математических зависимостей между этими двумя группами данных, что вызывает необходимость количественного представления не только параметров орнитоценоза, но и измерение характеристик местообитания. При этом необходимо учитывать, где и когда осуществляется выборка, какие переменные и как должны быть измерены.

Часть исследователей для выяснения вопроса, как влияют условия местообитания на популяционную плотность птиц, проводили измерения переменных местообитаний в случайных точках в пределах пробных площадей, предназначенных для оценки плотности популяций птиц. Кроме того, они использовали случайно выбранные точки, расположенные в пределах гнездовых участков птиц, чтобы охарактеризовать параметры на индивидуальных территориях, анализируя различия между занимаемыми и незанятыми участками [31—34]. Другие исследователи, изучая связи птиц с местообитаниями, сна-



Воробьиные птицы:

- | | | |
|--|--|--|
|  полевой жаворонок; |  серый жаворонок; |  обыкновенная каменка; |
|  степной жаворонок; |  луговой чекан; |  каменка-плясунья; |
|  белокрылый жаворонок; |  садовая овсянка; |  прочие воробьиные птицы. |

Неворобьиные птицы  :

- | | | | |
|--|---|--|---|
|  красавка |  болотная сова |  могильник |  степной орел |
|  стрелет |  филин |  луговой лунь |  курганник |
|  серая куропатка |  пеганка |  кобчик |  дрофа |
|  перепел |  огарь |  обыкновенная пустельга |  авдотка |

Рис. 2. Структура сообществ гнездящихся птиц различных степных местообитаний Нижнего Поволжья: А – луговая степь, В – бедноразнотравная типчаково-ковыльная степь, В – пустынная типчаково-попынная степь



чала определяли контуры гнездовых территорий и затем систематически проводили измерения характеристик местообитаний в пределах этих границ [35—38]. В ряде работ характеристики местообитаний измерялись вокруг мест специфической активности особей, например, у присад для пения, в местах сбора корма или возле гнезд [39—43]. Анализ данных показал, что каждый из этих методов выявляет различные закономерности в связях птиц с местообитаниями; следовательно, выборки, взятые с использованием различных процедур, не могут сочетаться в анализе или прямо сравниваться.

Поскольку местообитания и выбор местообитаний птицами изменяются во времени, то сбор данных, не чувствительный к этим изменениям, может породить ошибочные суждения. Было установлено, что характеристики растительных сообществ на территории некоторых воробьиных птиц в злаковниках изменялись в течение гнездового сезона [44]. Как следствие, местообитания в начале сезона размножения значительно отличались от таковых во время вылета молодых через два месяца. С другой стороны, доминирующие виды птиц отдавали предпочтение определенным типам растительности. Однако степень и направление этих предпочтений изменялись за гнездовой период [1]. Это означает, что исследователи, измеряющие местообитания видов в разные периоды, могут получить заметно отличающиеся результаты. И если такие данные объединять в анализе, выводы могут быть ошибочны. Выбор периода для проведения измерений параметров местообитаний зависит от точного определения целей и задач исследования, он должен быть стандартизирован в пределах каждого конкретного исследования.

Для того чтобы утвердить программу сбора данных, необходимо решить, какие переменные местообитаний измерять. Традиционно основное внимание при изучении сообществ птиц уделялось особенностям, связанным со структурной конфигурацией (“физиогномией”, Whittaker [45]) местообитаний. R. MacArthur, J. MacArthur [46] обнаружили сильную положительную корреляцию между видовым разнообразием гнездящихся птиц (bird species diversity – BSD) и разнообразием высотного распределения листвы (foliage height diversity – FHD). Следуя этому подходу, многие авторы показали сильную зависимость между физиогномией и особенностями распределения видов птиц [46—50 и др.], однако большинство из них работали в лесных местообитаниях. Применение этого ин-

декса для анализа сообществ птиц открытых пространств дало неоднозначные результаты.

M. Willson [49] обнаружила причинную взаимосвязь между BSD и FHD при исследовании целого ряда местообитаний от злаковников с отдельными деревьями до лесов с сомкнутым пологом, но в пределах любого подразделения этого ряда взаимосвязь не выдерживалась. Выяснилось, что травянистые сообщества имеют незначительные отличия в вертикальных профилях растительности между участками, однако видовое разнообразие птиц между участками отличается. Поэтому на основе сходства вертикальных профилей растительности нельзя судить о сходстве сообществ птиц. Другие исследователи, изучавшие разнообразие сообществ птиц открытых местообитаний, в том числе и более стратифицированных, чем травянистые фитоценозы [51—54], также выявили недостаточную связь BSD и FHD. Это связано со значительной структурной однородностью этих растительных сообществ. Хотя суммарная плотность листвы увеличивается по градиенту усложнения структурных особенностей местообитаний, относительно постоянной остается вертикальная плотность листвы на основных высотных уровнях (т.е. тех уровнях, прибавление которых приводит к дополнительному насыщению сообщества новыми видами птиц).

Не включаясь в дискуссию о методической состоятельности FHD [1, 55, 56], следует заключить, что FHD/BSD корреляция выдерживается очень строго, если включать в анализ не только открытые, но и лесные местообитания. Этот индекс (или подобные ему показатели, оценивающие вертикальную неоднородность фитоценозов) применим для изучения связей птиц с распределением профилей листвы при рассмотрении местообитаний по градиенту усложнения структурной организации растительных сообществ.

В дальнейшем было показано, что для выявления особенностей сообществ птиц открытых местообитаний горизонтальная неоднородность может быть более важна, чем вертикальное подразделение растительности. Для оценки горизонтальной неоднородности используется расстояние до ближайшего растения определенной жизненной формы, которая отличается от “фоновой”. Коэффициент вариации этого показателя чувствителен к типу распределения растений на участке. По мнению R. Roth [57], определенные варианты этого индекса гетерогенности предсказывают BSD лучше (особенно в серии сходных местообитаний), чем ранее используемые индексы (например, FHD, PCVC*).

* Percent vegetation cover (англ.) – процент покрытия растительности [49].



Подробная система описания структуры растительности, учитывающая важность как вертикального, так и горизонтального ее компонентов, была предложена американскими исследователями [31, 33, 58]. Все измеряемые характеристики местообитания были подразделены на три категории: покрытие (отдельными видами, жизненными формами); вертикальная структура (характеризуется количеством касаний растений с вертикально стоящим прутом диаметром 5 мм и высотой расположения дощечки шириной 3 см, при которой она максимально скрыта от наблюдателя); горизонтальная структура (оценивается числом касаний растений с прутом в первых 10 см и по мощности степного войлока). На основе этих данных дополнительно вычисляются коэффициенты вариации, а также индексы горизонтальной и вертикальной неоднородности (таблица). Значимость данных параметров при изучении связей “птицы—местообитание” была показана во многих работах [58—63]. Важно, что эти характеристики структурных особенностей растительного покрова могут быть использованы как при крупномасштабных исследованиях связей птиц с различными типами местообитаний, так и при описаниях растительности в пределах их гнездовых территорий [64].

Для анализа результатов при изучении связей птиц со структурными особенностями местообитаний наиболее часто используется корреляционный анализ [31, 65]. Но так как птицы, вероятно, отвечают не на изолированную переменную местообитания, а на взаимосвязанный комплекс особенностей, то целесообразно применять множественные статистические методы: кластерный анализ [66, 67], анализ главных компонент [33, 58], канонический анализ соответствий [68, 69], дискриминантный анализ [40, 70]. Наиболее часто применяются первые два метода.

Кластерный анализ обычно используется для обобщения фактического материала, он также дает хорошее представление данных, когда сравниваются местообитания нескольких видов птиц. Он начинается с составления матрицы сходства для каждой пары сравниваемых объектов. Затем проводится последовательное объединение объектов по ступеням их сходства. На дендрите выделяются местообитания, объединенные в кластеры все большей общности по критерию минимального расстояния между объектами. Обычно удается выявить несколько явных групп сходства, но иногда почти все участки очень сильно отличаются друг от друга, и невозможно выделить группы даже из трех переменных. В качестве примера показаны клас-

терные диаграммы, построенные автором по данным измерений параметров растительности на индивидуальных участках жаворонков Приэльтонской степи в 2003—2004 гг. (рис.3).

Характерные особенности занимаемых видом местообитаний могут быть установлены также методом главных компонент. Так, при изучении распределения шести видов жаворонков в Приэльтонской степи по градиенту местообитаний нами было установлено, что каждый вид занимает определенное положение в пространстве, отображаемом качественными и количественными характеристиками фитоценозов (рис.4), и наблюдаются изменения обилия жаворонков при упрощении или усложнении структурных особенностей местообитаний (рис.5).

Все эти данные убедительно свидетельствуют о том, что аспекты структуры местообитаний чрезвычайно важны для птиц, но существуют также доказательства, что присутствие или обилие определенного вида растений может быть важной особенностью местообитаний. R. MacArthur и J. MacArthur [46] включили измерение флористического разнообразия (plant species diversity — PSD) в изначальное рассмотрение взаимосвязей разнообразия видов птиц и характеристик местообитаний. Связь BSD с флористическим разнообразием была более слабой, чем со структурными особенностями местообитаний и определялась корреляцией последнего показателя с FHD (фактически PSD являлся хорошим предсказателем BSD, но не таким хорошим, как FHD; поскольку PSD было связано с FHD, то этот показатель вносил небольшой дополнительный объяснительный вклад в регрессию, вытекающую из BSD—FHD корреляции). Последующие работы игнорировали видовое разнообразие растений как хоть сколько-нибудь значимый для птиц параметр местообитаний, обычно ссылаясь на эту, ставшую классической, публикацию. Реже предпринимались попытки нахождения связей птиц с отдельными флористическими компонентами (через присутствие—отсутствие или проективное покрытие видов). В отношении гнездового поведения птиц открытых пространств появились сведения о его связи с определенными видами растений, но механизм остался не выясненным [60].

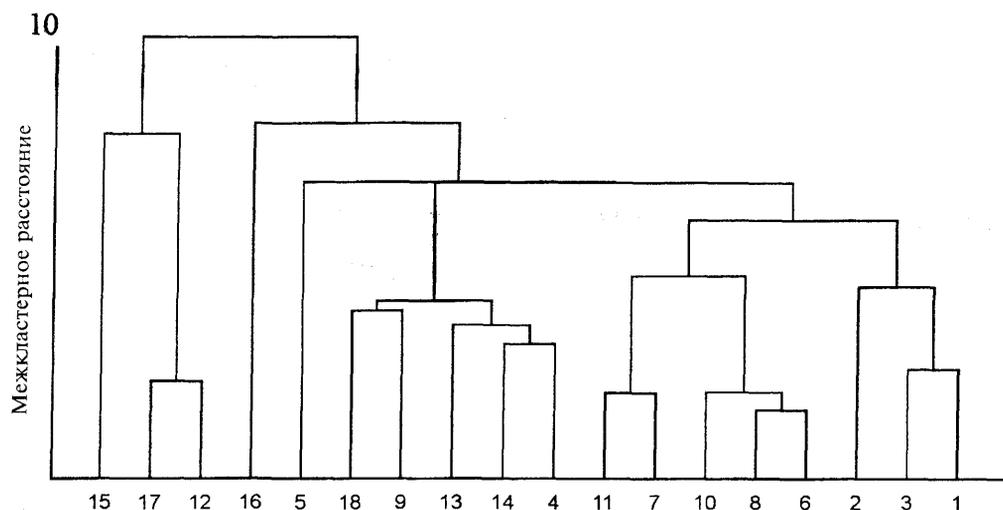
Только в 1980-х гг. заметно увеличилось количество статей, которые на локальном популяционном уровне показывают сильную зависимость между видами птиц и одним или несколькими видами растений [58, 71—74]. Было сделано предположение, что такие связи существуют в большинстве экосистем, но остаются не выявленными из-за потери инфор-



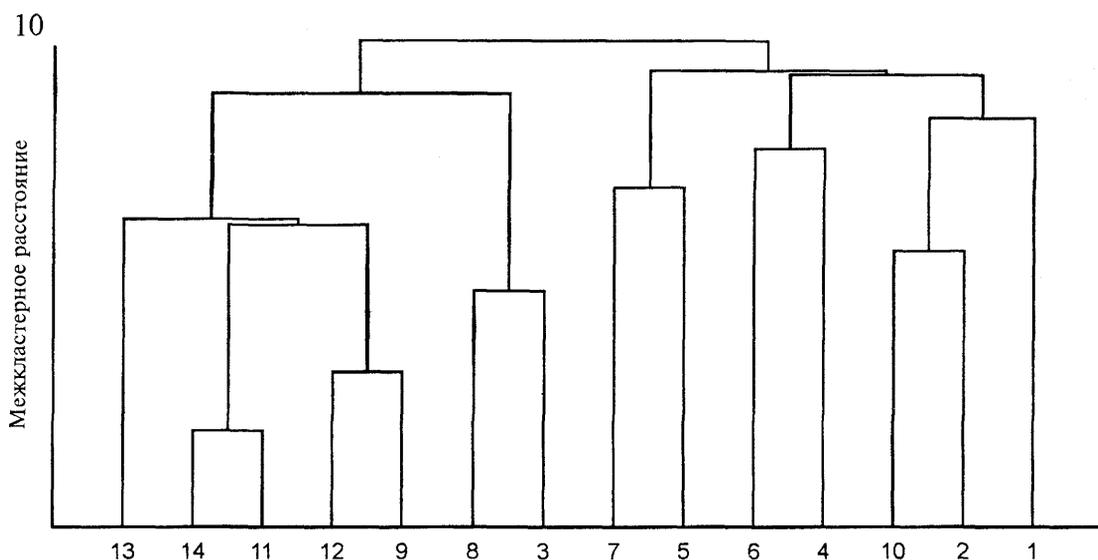
Структурные параметры, используемые при описании степных растительных сообществ

Категория	Параметр	Способ измерения/вычисления	Примечание
Вертикальная структура	Вертикальная плотность травостоя	Количество касаний растений с вертикально поставленным прутом по всей его высоте и окружности	Отражает вертикальную плотность растений без учета общего проективного покрытия
	Максимальный высотный интервал	Максимальный высотный интервал прута, содержащий касания с растениями	-
	Профильное разнообразие	$PD=1/\sum P_i$, где P_i – количество касаний растений с прутом в каждых 10 см его высоты	Max значение принимает, если все контакты с прутом равномерно распределены по высотным уровням, min значение – если все касания приходятся только на один высотный уровень
	Высота растения F группы	Высота ближайшего от пробной точки растения, относящегося к группе (жизненной форме), которая по внешнему виду значительно отличается от фоновых растений	Оценивает вклад определенных жизненных форм в структурный облик местообитания
Горизонтальная структура	Эффективная высота	Высота расположения дощечки определенной ширины, при которой она максимально скрыта растениями от наблюдателя, смотрящего сверху	Отражает защитные характеристики местообитания для наземногнездящихся видов птиц
	Вертикальная плотность растений первого высотного интервала	Число касаний растений с вертикально поставленным прутом в первых 10 см его высоты	
	Индекс неоднородности	$H_i = \sum (\text{Max} - \text{Min}) / \sum x$, где Max, Min и x – соответствующие значения общего числа касаний	Зависит от перепада количества касаний на участке и от величины средней
Покрытие	Покрытие определенных групп или видов растений	Сумма пробных точек, в которых были отмечены контакты соответствующих растений с прутом	Выражается в процентах от общего числа точек
	Покрытие земли	Сумма пробных точек, в которых с прутом не соприкасалось ни одно растение	
	Разнообразие физиогномии покрытий	$PCD=1/\sum P_i^2$, где P_i – покрытие i-м физиогномическим классом	Max значение принимает при равнозначном вкладе всех физиогномических классов растений в формирование структуры местообитания, min – при наличии растений лишь одного класса

Примечание. Сост. по: Rotenberry, Wiens [33], Wiens, Rotenberry [58].



a



б

Рис. 3. Кластерные диаграммы, построенные по данным измерений фитоценологических параметров на участках гнездования разных видов жаворонков: *a* — рогатый жаворонок (1—3), малый жаворонок (4—12), полевой жаворонок (13—18); *б* — полевой жаворонок (1—7), степной жаворонок (8—14)

мации при объединении данных структурных измерений и флористических описаний [75].

Весьма вероятно, что на выбор птицами определенного типа местообитаний (в широком географическом масштабе) наибольшее влияние оказывают структурные характеристики растительности, а в пределах конкретного участка место для гнезда или для питания выбирается, исходя из флористического состава

[33, 58, 75]. Поэтому необходимо рассматривать не только структурные параметры местообитаний, но и их флористические особенности. Во всяком случае, в североамериканских прериях вероятностные математические модели, основанные на флористическом составе местообитаний, предсказывали обилие птиц лучше, чем модели, основанные на структурных особенностях местообитаний [1].



В злаковниках при совместном анализе всех трех переменных больше половины изменений в составе птичьих сообществ были связаны с флористическими компонентами и только треть — со структурой (рис.6) Когда частичным корреляционным анализом проверялось влияние флористических изменений на состав сообществ птиц, то вклад структурных переменных сокращался наполовину [75].

J. Rotenberg [75] предположил, что изменения распределения и плотности популяций некоторых степных птиц в зависимости от флористического состава местообитаний могут быть связаны с распределением специфических пищевых ресурсов. При изучении экологических особенностей двух видов американских овсянок (*Amphispiza belli*, *Spizella breweri*) была обнаружена зависимость их кормовой активности от наличия определенных видов кустарников и установлены качественные различия в составе существующих в их пределах насекомых [61].

В настоящее время очевидно, что существует множество факторов, влияющих на выбор птицами определенных местообитаний; в некоторых случаях важными могут быть микроклиматические переменные (например, для полевого жаворонка в пустынных сте-

пях) или наличие небольших водоемов возле гнездового участка (для кречётки и черного жаворонка). Исключительно сложно учесть влияние всех факторов как при сборе материала, так и при его анализе. Для решения этой проблемы возможно использовать многомерное масштабирование — процедуру, которая позволяет определить, какие переменные из серии ресурсных измерений непосредственно влияют на выбор животными местообитаний [76, 77].

В целом количественная характеристика растительных сообществ на участках обитания птиц является основой детальных представлений об экологических механизмах взаимодействий в системе «птицы — местообитания». На основе таких исследований возможно успешное прогнозирование изменений в составе и структуре сообществ птиц степных экосистем под влиянием антропогенной трансформации местообитаний. Для сохранения видового разнообразия сообществ птиц следует подчеркнуть важность исследований, показывающих, что птицы могут реагировать на присутствие определенного вида растений сильнее, чем на структурные особенности местообитаний.

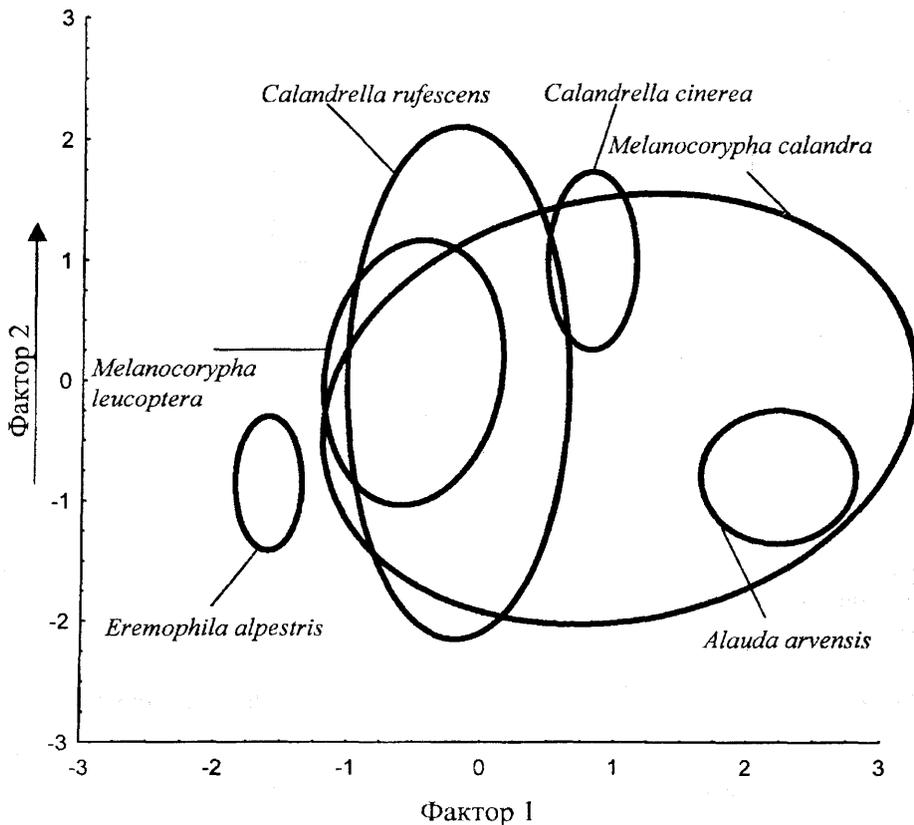


Рис. 4. Области, занимаемые шестью видами жаворонков в пространстве двух ведущих факторов структуры растительных сообществ: фактор 1 — увеличение вертикальной плотности травостоя; фактор 2 — снижение горизонтальной неоднородности, увеличение высоты и общего проективного покрытия травостоя

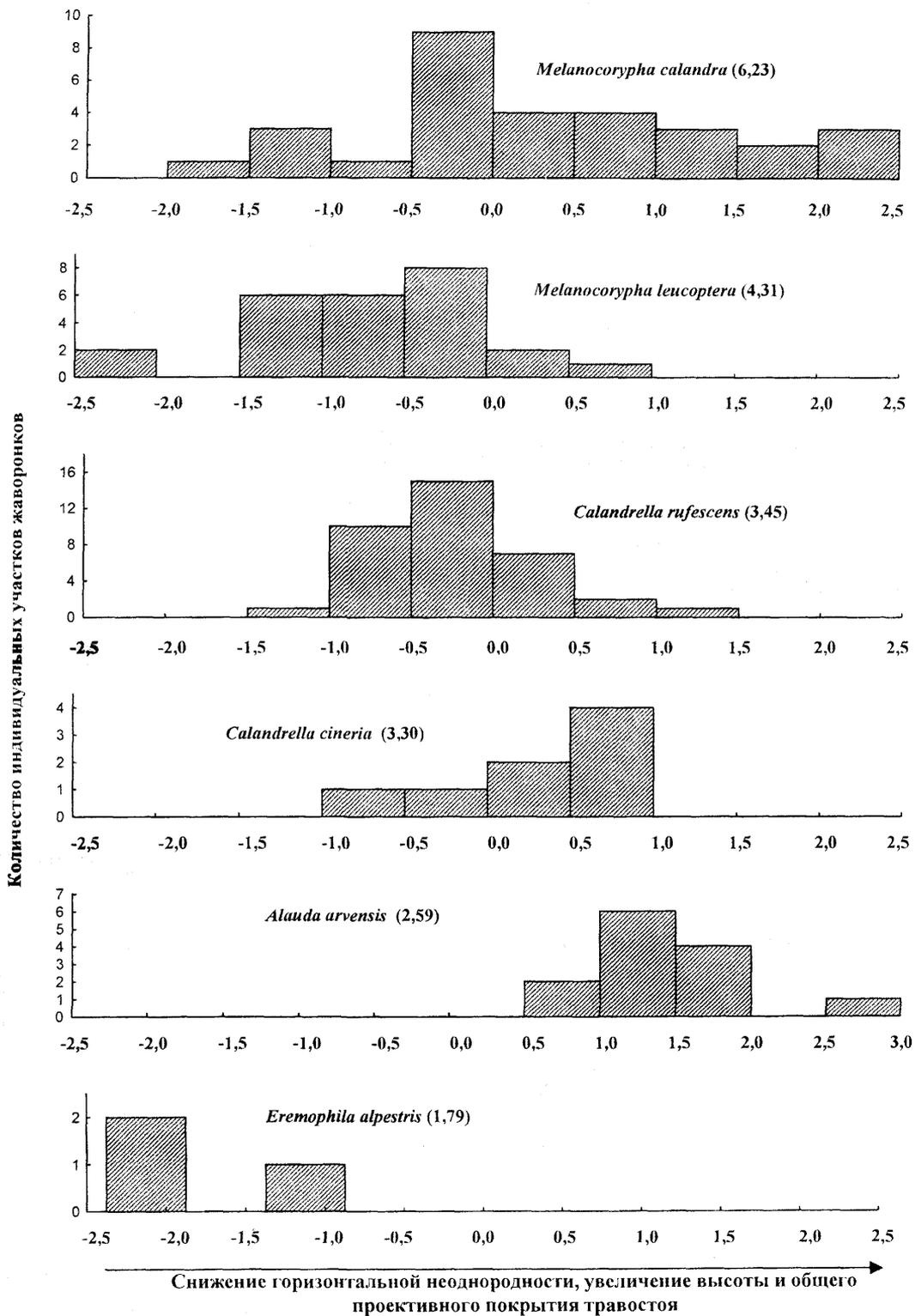


Рис. 5. Распределение участков шести видов жаворонков вдоль оси, показывающей изменение структурных особенностей местообитаний; в скобках указана ширина топической ниши

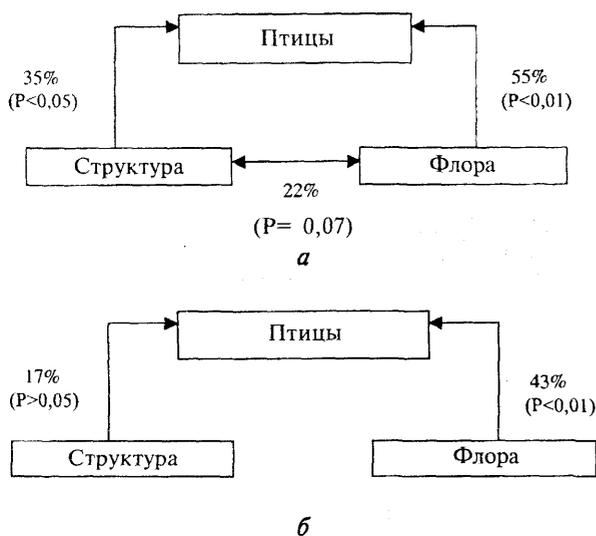


Рис. 6. Значение коэффициента детерминации ($r^2 \times 100$) на основе сходства параметров восьми степных участков (по Rotenberry [75], с изменениями): а – корреляция между составом сообществ птиц, флористическими и структурными характеристиками; б – корреляция между структурой и флорой исключена из анализа

Библиографический список

1. Wiens J.A. Habitat distributions of species // The ecology of bird communities. Foundation and process. Cambridge, 1989. P. 282–316.
2. Банников А.Г. К количественной характеристике авифауны пустынных степей Калмыкии // Учен. зап. МГПИ им. Потемкина. 1959. № 104. С. 107–121.
3. Лебедева Л.А. Птицы Саратовского Заволжья (эколого-фаунистические особенности орнитофауны): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1967. 19 с.
4. Лебедева Л.А., Мозговой Д.П. Эколого-фаунистические комплексы птиц // Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов, 1968. С. 160–168.
5. Пославский А.Н. К орнитологической характеристике Северного Прикаспия // Орнитология. 1974. Вып. 11. С. 238–252.
6. Рябов В.Ф. Изменение авифауны степей Северного Казахстана под влиянием антропогенных факторов // Орнитология. 1974. Вып. 11. С. 279–297.
7. Рябов В. Ф. Авифауна степей Северного Казахстана. М., 1982.
8. Козлова Е.В. Птицы зональных степей и пустынь Центральной Азии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1975. Т. 59. 250 с.
9. Шишкин В.С. Годовые и сезонные колебания численности жаворонков в северо-западном Казахстане // Зоол. журн. 1976. Т. LV, вып. 3. С. 402–407.
10. Шишкин В.С. Особенности размножения жаворонков в подпустыне Северного Прикаспия // Орнитология. 1982. Вып. 17. С. 83–91.
11. Попенко В.М. Особенности распределения жаворонков (*Aves*, *Alaudidae*) в основных биотопах левобережной степи Украины // Вестн. зоол. 1979. № 2. С. 40–44.

12. Пославский А.Н., Лебедева Л.А., Неручев В.В. Географические изменения населения птиц от степи к южной пустыне // Экология. 1979. № 1. С. 61–68.
13. Елисеєва В.И., Федотов М.П. Антропогенные изменения структуры птичьего населения в травяных экосистемах центральной лесостепи // Тез. докл. VIII Всесоюз. зоогеогр. конф. М., 1984. С. 51–52.
14. Коровин В.А. Опыт учета птиц в агроценозах // Фауна позвоночных Урала и сопредельных территорий. Свердловск, 1986. С. 42–55.
15. Коровин В.А. Динамика населения птиц степного агроландшафта в связи с изменениями в характере землепользования // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. Казань, 2001. С. 469–478.
16. Бутьев В.Т., Ежова С.А. Пространственно-временные связи птиц сельскохозяйственных угодий на европейском севере СССР // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных: Тез. Всесоюз. совещ. М., 1987. Ч. 2. С. 162–163.
17. Васильев И.Е., Кубанцев Б.С. Птицы полей с/х культур в северных районах Нижнего Поволжья // Фауна и экология птиц в антропогенных условиях. Волгоград, 1990. С. 83–99.
18. Симонов С.Б. Сравнительный анализ птиц травяных группировок Южного Приморья // Экологическая продуктивность и генезис травяных экосистем. Владивосток, 1990. С. 116–128.
19. Хохлов А.Н. Особенности размещения, численности и экологии жаворонковых в антропогенных ландшафтах Центрального Предкавказья // Малоизученные птицы Северного Кавказа: Материалы науч.-практ. конф. Ставрополь, 1990. С. 196–222.
20. Доржиев Ц.З., Хертыев В.Н. Взаимоотношения и экологические механизмы сосуществования трех видов каменок в Забайкалье // Экология и фауна птиц Восточной Сибири. Улан-Удэ, 1991. С. 36–44.
21. Белик В.П. Некоторые особенности формирования летнего населения жаворонков в лугово-степных ландшафтах юго-восточной Европы // Экология. 2000. № 9, вып. 1–2. С. 86–101.
22. Белик В.П. Птицы степного Придонья: Формирование фауны, ее антропогенная трансформация и вопросы охраны. Ростов н/Д, 2000.
23. Аськеев И.В., Аськеев О.В. Население птиц в полевых местообитаниях Республики Татарстан: настоящее и будущее // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. Казань, 2001. С. 270–286.
24. Loman J., Schantz T. Birds in a farmland - more species in small then in large habitat island // Conserv. Biol. 1991. V. 5, №2. P. 176–188.
25. Volkert W.K. Response of grassland birds to a large-scale prairie planting project // Passenger Pigeon. 1992. V. 54, №3. P. 191–196.
26. Green C.M., Stampsa J.A. Habitat selection at low population densities // Ecology. 2001. V. 82, №8. P. 2091–2100.
27. Bay M.D. Breeding birds in early successional oldfields: the effect of area on community structure // Proc. Okla. Acad. Sci. 1996. V. 76. P. 67–73.
28. Soderstrom B., Svensson B., Vessby K. Plant, insect and birds in semi-natural pastures in relation to local habitat



- and landscape factors // Biodiversity and conservation. 2001. V. 10. P. 1839–1866.
29. *Green R.E.* Use of preferred nesting habitat by Stone curlews in relation to vegetation structure // *J. Zool.* 1994. V. 233, №3. P. 457–471.
30. *Равкин Е.С.* Особенности летнего распределения птиц равнин северной Евразии // *Усп. совр. биол.* 2003. Т. 123, №4. С. 421–429.
31. *Wiens J.A.* An approach to the study of ecological relationships among grassland birds // *Ornithol. monographs.* 1969. V. 8. P. 1–93.
32. *Wiens J.A.* Patterns and process in grassland bird communities // *Ecol. monographs.* 1973. V. 43. P. 237–270.
33. *Rotenberry J.T., Wiens J.A.* Habitat structure, patchiness and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis // *Ecology.* 1980. V. 61, №5. P. 1228–1250.
34. *Wiens J.A., Rotenberry J.T., Van Horne B.* Habitat occupancy patterns of North American shrubsteppe birds: the effects of spatial scale // *Oikos.* 1987. V. 48. P. 132–147.
35. *Cody M.L.* Habitat selection and interspecific territoriality among the sylvid warblers of England and Sweden // *Ecol. monographs.* 1978. V. 48. P. 351–396.
36. *Crawford H.S., Hooper R.G., Titterington R.W.* Songbird population response to silvicultural practices in central Appalachian hardwoods // *J. of Wildlife Management.* 1981. V. 45. P. 680–692.
37. *Ambuel B., Temple S.A.* Area-dependent changes in the bird communities and vegetation of southern Wisconsin forests // *Ecology.* 1983. V. 64. P. 1057–1068.
38. *Shy E.* Habitat shift and geographical variation in North American tanagers (Thraupinae: Piranga) // *Oecologia.* 1984. V. 63. P. 281–285.
39. *Smith K.G.* Distribution of summer birds along a forest moisture gradient in an Ozark watershed // *Ecology.* 1977. V. 58. P. 810–819.
40. *Noon B.R.* The distribution of an avian guild along a temperate elevational gradient: the importance and expression of competition // *Ecol. monographs.* 1981. V. 51. P. 104–124.
41. *Collins S.L.* Geographic variation in habitat structure of the Black-throated Green Warbler (*Dendroica virens*) // *The Auk.* 1983. V. 100. P. 382–389.
42. *Collins S.L.* Geographic variation in habitat structure for the wood warblers in Maine and Minnesota // *Oecologia.* 1983. V. 59. P. 246–252.
43. *Morrison M., Meslow E.C.* Bird community structure on early-growth clearcuts in western Oregon // *The American Midland Naturalist.* 1983. V. 110. P. 129–137.
44. *Whitmore R.C.* Temporal variation in the selected habitats of a guild of grassland sparrows // *The Wilson Bull.* 1979. V. 91. P. 592–598.
45. *Whittaker R.H.* Communities and ecosystems. N. Y., 1975.
46. *MacArthur R.H., MacArthur J.W.* On birds species diversity // *Ecology.* 1961. V. 42. P. 594–598.
47. *MacArthur R.H., Recher H.F., Cody M.L.* On the relation between habitat selection and species diversity // *Am. Nat.* 1966. V. 100. P. 319–332.
48. *Recher H.F.* Birds species diversity and habitat diversity in Australia and North America // *Am. Nat.* 1969. V. 103. P. 75–80.
49. *Willson M. F.* Avian community organization and habitat structure // *Ecology.* 1974. V. 55. P. 1017–1029.
50. *James F.C., Wamer N.D.* Relationships between temperate forest bird communities and vegetation structure // *Ecology.* 1982. V. 63. P. 159–171.
51. *Karr J.R.* Habitat and avian diversity on strip-mined land in east-central Illinois // *Condor.* 1968. V. 70. P. 348–357.
52. *Karr J.R., Roth R.R.* Vegetation structure and avian diversity in several New World areas // *Am. Nat.* 1971. V. 105. P. 423–435.
53. *Howell T.R.* An ecological study of the birds of the lowland pine savanna and the adjacent rain forest in northeastern Nicaragua // *The Living Bird.* 1971. V. 10. P. 185–242.
54. *Tomoff C.W.* Avian species diversity in desert shrub // *Ecology.* 1974. Vol. 55. P. 396–403.
55. *Erdelen M.* Bird communities and vegetation structure: I. Correlations and comparisons of simple and diversity indices // *Oecologia.* 1984. V. 61. P. 277–284.
56. *Морозов Н.С.* Методология и методы учета в исследованиях структуры сообществ птиц: некоторые критические замечания // *Усп. совр. биол.* 1992. Т. 112, вып. 1. С. 139–153.
57. *Roth R.R.* Spatial heterogeneity and bird species diversity // *Ecology.* 1976. V. 57. P. 773–782.
58. *Wiens J.A., Rotenberry J.T.* Habitat association and community structure of birds in shrubsteppe environments // *Ecol. monographs.* 1981. V. 51, №1. P. 21–41.
59. *Wiens J.A.* Interterritorial habitat variation in Grasshopper and Savannah Sparrows // *Ecology.* 1973. V. 54, №4. P. 877–884.
60. *Rotenberry J.T., Wiens J.A.* Temporal variation in habitat structure and shrubsteppe bird dynamics // *Oecologia* 1980. V. 47. P. 1–9.
61. *Rotenberry J.T., Wiens J.A.* Foraging patch selection by shrubsteppe sparrows // *Ecology.* 1998. V. 79, №4. P. 1160–1173.
62. *Zamora R.* Avian-habitat relationships in a Mediterranean high mountain // *Rev. Ecol.* 1991. V. 46. P. 231–243.
63. *Misenhelter M.D., Rotenberry J.T.* Choices and consequences of habitat occupancy and nest site selection in Sage Sparrows // *Ecology.* 2000. V. 81, №10. P. 2892–2901.
64. *Van Horne B.* Spatial configuration of avian habitats // *Acta 20 th Congr. inf. ornithol. Christchurch. Wellington,* 1991. V. 4. P. 2313–2319.
65. *Mills S.G., Dunning J.B., Bates J.M.* The relationship between breeding birds density and vegetation volumes // *Willson Bull.* 1991. V. 103. P. 468–479.
66. *Rotenberry J.T., Wiens J.A.* Nongame bird communities in northwestern rangeland // *Proceedings of the workshop on nongame bird habitat management in the coniferous forests of the western United States.* N.Y., 1978. P. 32–46.
67. *Collins S.L., James F.C., Risser P.G.* Habitat relationship of wood warblers in northern central Minnesota // *Oikos.* 1982. V. 39. P. 50–58.
68. *Ter Braak C.J.F.* Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis // *Ecology.* 1986. V. 67. P. 1167–1179.
69. *Moreira F., Ferreira P.* Landscape changes and breeding birds assemblages in northwestern Portugal: the role of fire // *Landscape Ecology.* 2001. V. 16. P. 175–187.
70. *Kouki J., Niemi J.* Habitat association of breeding peatland passerine species in eastern Finland // *Ornis. fenn.* 1992. V. 69, №3. P. 126–140.



71. Maurer B.A., Whitmore R.C. Foraging of five bird species in two forests with different vegetation structure // Willson Bull. 1981. V. 93. P. 478–490.
72. Holmes R.T., Robinson S.K. Tree species preference of foraging insectivorous birds in a northern hardwoods forest // Oecologia. 1981. V. 48. P. 31–35.
73. Rice J.C., Ohmart R.D., Anderson B.S. Habitat selection attributes of an avian community: a discriminant analysis investigation // Ornithol. monographs. 1983. V. 53. P. 263–290.
74. Robinson S.K., Holmes R.T. Effect of plant species and foliage structure on the foraging behavior of forest birds // Auk. 1984. V. 101. P. 672–684.
75. Rotenberry J.T. The role of habitat in avian community composition: physiognomy or floristics? // Oecologia. 1985. V. 67. P. 213–217.
76. Gray L., King J.A. The use of multidimensional scaling to determine principal resource axes // Amer. Nat. 1986. V. 127. P. 577–592.
77. Kenkel N.C., Orloci L. Applying metric and nonmetric multidimensional scaling to ecological studies: some new results // Ecology. 1986. V. 67. P. 910–928.

МОДИФИКАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ МЕГАГАМЕТОФИТА ТАБАКА, ИНДУЦИРОВАННАЯ ФИТОГОРМОНАМИ

Л.П. Лобанова, О.А. Бокова

Саратовский государственный университет,
кафедра генетики
E-mail: biofac@sgu.ru

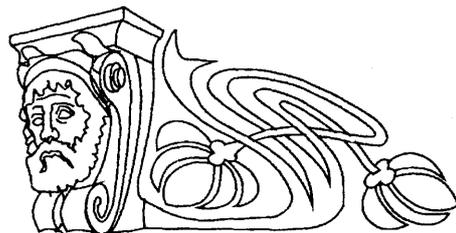
В условиях *in vitro* исследовалось влияние экзогенных фитогормонов на процессы формирования женского гаметофита табака. Показана зависимость цитологических событий мегagamетофитогенеза от концентрации фитогормонов. Отмечена определенная специфика реакций развивающегося гаметофита на ауксины (ИУК, 2,4-Д) и кинетин.

Modification variability of tobacco megagametophit tags induced by phitohormones

L.P. Lobanova, O.A. Bokova

The influence of exogenic phitohormones on the formation processes of female tobacco hametophit was studied *in vitro*. A relation between cytological megagametophitogenesis events and phitohormone concentrations was revealed. A certain specificity of developing gametophit reactions to auxins (IAC, 2,4-D) and kinetin is noted.

Структурная организация мегagamетофита или зародышевого мешка (ЗМ) во многом определяет процессы оплодотворения, формирования зародыша и эндосперма. В норме ЗМ большинства покрытосеменных растений характеризуется специфической морфофункциональной организацией. Аномальные изменения структуры ЗМ обусловлены изменением числа митотических делений при его формировании, нарушениями цитокинеза и дифференциации его клеток. Фенотипически это проявляется в изменении размеров и формы клеток, увеличении или уменьшении числа ядер, появлении ценоцитных и атипично дифференцированных ЗМ. При изучении вариабельности структуры ЗМ выделяют также группу «субнормальных» ЗМ, у которых сохраняется типичный план строения, но изменяется морфология клеток яйцевого аппарата [1]. В этом случае обра-



зуются либо яйцеклеткоподобные синергиды, либо синергидоподобные яйцеклетки, либо клетки синергид со смещенным расположением относительно друг друга. Субнормальные ЗМ представляют интерес в связи с возможными изменениями функции синергид и яйцеклетки.

Данных о влиянии фитогормонов на процесс развития женского гаметофита практически нет. И хотя в ряде работ по индукции гиногенеза *in vitro* зарегистрирована возможность развития ЗМ до зрелой стадии на средах с разными комбинациями фитогормонов [2—4], в них никогда не ставилась цель исследования мегagamетофитогенеза. Только в единичных работах отмечается, что присутствие в питательной среде цитокининов и ауксинов может вызвать изменение нормального хода развития ЗМ [5].

Цель настоящей работы состояла в изучении влияния экзогенных фитогормонов на процессы формирования ЗМ табака: клеточные деления, цитокинез, дифференцировку клеток. Такие исследования в перспективе могли бы способствовать пониманию роли фитогормонов в реализации генетической программы мегagamетофитогенеза, а также выявить условия для индукции специфических модификаций ЗМ.

Материал и методы

Объектом исследования послужила линия *Nicotiana tabacum* RF-3. Выбор данной линии был обусловлен высокой константностью в проявлении цитологических признаков женс-



кого гаметофита. В полевых условиях произрастания у *RF*-формы формируются в основном нормальные 7-клеточные биполярные ЗМ, состоящие из 3-клеточного яйцевого аппарата, двухъядерной центральной клетки и трех антипод. Аномальные и «субнормальные» ЗМ встречаются с небольшой частотой в среднем равной 1,6% [6].

Исследование влияния фитогормонов на развитие ЗМ проводилось с помощью метода культивирования завязей *in vitro* [5]. Это позволило создать строго контролируемые условия, в том числе и гормональные.

Для культивирования брали завязи, содержащие ЗМ на одноядерной стадии развития. В качестве основной питательной среды использовали среду Мурасиге и Скуга. Семь вариантов питательных сред отличались только по содержанию фитогормонов: безгормональная, с ИУК в концентрации 2 и 10 мг/л, с 2,4-Д и кинетином в тех же концентрациях.

В каждом варианте исследовалась выборка из 100 ЗМ из 5–7 завязей. Процент аномальных ЗМ рассчитывался от общего числа проанализированных ЗМ ($n = 100$), а субнормальных – от числа ЗМ с типичной структурой, то есть « n минус аномальные ЗМ».

Результаты и их обсуждение

Через 3-е суток культивирования на всех средах одноядерные ЗМ достигали стадии зрелых ЗМ. На безгормональной среде 97–98% ЗМ имели нормальное строение. В единичных ЗМ типичного строения наблюдалось изменение дифференциации клеток яйцевого аппарата: появление синергидоподобных яйцеклеток и яйцеклеткоподобных синергид. В целом отмеченный на безгормональной среде спектр отклонений не отличался от обнаруженных у ЗМ, развитие которых осуществлялось *in vivo* [6].

При введении в состав питательной среды ауксинов и кинетина зарегистрировано увеличение числа отклонений. Результаты анализа зрелых ЗМ в зависимости от гормонального состава, концентрации и продолжительности культивирования приведены в таблице. Видно, что во всех вариантах повышение концентрации фитогормонов увеличивает количество нарушений в развитии ЗМ.

Действие ауксинов (ИУК и 2,4-Д) проявилось прежде всего в подавлении митозов. Результатом явилось увеличение числа ЗМ с числом ядер менее 8. Появление 2- и 4-ядерных биполярных ЗМ свидетельствует об остановке их развития на ранних стадиях. Появление моно- или аполярных ЗМ сопряжено с отсутствием крупной центральной вакуоли. В этом случае ядра не разделяются по полюсам

на две группы, а беспорядочно разбросаны в полости ЗМ или сгруппированы на одном конце. В таких ЗМ возможны асинхронные митозы, которые приводят к появлению ЗМ с нечетным числом ядер. У большинства аномальных ЗМ в вариантах с добавлением ауксинов наблюдается полное подавление цитокинеза и образование ценоцитных структур. Возможно, что все эти нарушения связаны с изменением цитоскелета, который является основой внутриклеточной структуры и внутриклеточной подвижности. В последнее время все больше накапливается данных о влиянии фитогормонов, в том числе и ауксинов, на ориентацию и переориентацию микротрубочек [7].

Повышенные концентрации ауксинов отчасти подавляют специфическую дифференцировку клеток яйцевого аппарата. Косвенным указанием на это служит появление в вариантах с ауксинами ЗМ, в которых размеры яйцеклеток и синергид уменьшены, а синергиды нередко различаются по размеру. Наиболее отчетливо влияние ауксинов на характер дифференцировки клеток яйцевого аппарата проявляется в увеличении числа синергидоподобных яйцеклеток. Однако наряду с четкими синергидоподобными яйцеклетками встречаются яйцеклетки, в которых ядро занимает промежуточное положение между апикальным и базальным положениями. Зарегистрирована также зависимость числа нарушений в дифференцировке клеток яйцевого аппарата от продолжительности культивирования: на 5-е сутки количество аномально дифференцированных клеток было выше, чем через 3-е суток. Последнее указывает на возможность вторичных изменений в дифференцировке яйцеклетки. Возможно, что перемещение ядра в клетке обусловлено отмеченной выше, способностью ауксинов вызывать переориентацию микротрубочек и микрофиламентов цитоскелета, от которых зависит процесс циклоза [7]. В литературе также имеются данные о стимуляции скорости этого процесса ауксинами [8].

Влияние кинетина на формирование структуры женского гаметофита менее выражено, чем ауксинов. Это проявляется в снижении количества как аномальных, так и субнормальных ЗМ. Кинетин также подавляет митозы и цитокинез, но среди аномальных ЗМ возрастает доля с образованием клеточных перегородок.

В вариантах с кинетином, по сравнению с контролем, число нарушений в дифференцировке клеток яйцевого аппарата повышено незначительно. Этот результат не совпадает с данными, полученными ранее для линии табака БГ-6, об увеличении яйцеклеткоподобных синергид под действием кинетина (Еналеева, Лобанова, неопубл.). И хотя



нельзя исключить, что эти межлинейные различия обусловлены особенностями генотипов линий, необходимо провести дополнительные исследования, поскольку данный тип отклонений представляет интерес и как контрастный действию ауксинов, и как перспективная модификация структуры ЗМ для получения гаплоидов и полиэмбрионов.

Таким образом, в ходе данной работы установлена зависимость определенных цитологических событий мегаспорогенеза от

присутствия фитогормонов. Изменения морфологической структуры ЗМ были обусловлены нарушением одного или нескольких процессов: митотических делений, поляризации, цитокинеза, клеточной дифференциации. Отмечена также определенная специфика реакций развивающегося ЗМ на ауксин и кинетин. Не исключено, что, используя фитогормоны, их разные концентрации и сочетания, можно активно вмешиваться в эмбриональные процессы, изменяя их ход.

Частота структурных изменений в зрелых зародышевых мешках табака, развитие которых проходило под влиянием различных фитогормонов

Фитогормоны	Концентрация, мг/л	Срок культивирования, сут.	Всего аномальных ЗМ, %	Нарушение признаков ЗМ, %						
				число ядер		отсутствие цитокинеза (ценоцитные ЗМ)	дифференцировка			
				меньше 8	больше 8		несколько клеток 8-ядерного ЗМ	яйцеклетки (синергидоподобные)	синергид (яйцеклеткоподобные)	линейное расположение синергид
Б/Г**		3	3	1	0	1	2	2	2	1
		5	2	1	0	0	1	1	3	0
ИУК	2	3	10	7	1	3	1	3	2	4
		5	7	7	0	5	2	5	4	0
	10	3	28	28	0	25	0	8	5	3
2,4-Д	2	5	3	3	0	3	0	4	1	1
		10	3	26	25	1	21	0	3	0
	5	10	10	0	5	0	8	2	5	
Кинетин	2	3	5	5	0	2	0	3	3	4
		10	3	4	3	0	1	1	2	2
	5	10	8	1	5	0	1	2	4	

* В одном ЗМ возможно нарушение нескольких признаков.

** Безгормональная питательная среда.

Библиографический список

1. Еналеева Н.Х. Изменчивость цитологической структуры мегаспорофита // Физиология растений. 2003. Т.50, №3. С. 398–403.
2. Zhou C., Yang H.-Y. Induction of haploid rice plantlets by ovary culture // Plant Sci. Lett. 1981. V. 20. P. 231–237.
3. Бугара А.М., Русина Л.В. Культура неоплодотворенных завязей и семяпочек in vitro как способ получения гаплоидных растений // Физиология и биохимия культ. раст. 1988. Т. 20, №5. С. 219–230.
4. Van Geyt J., Speckmann G. J., D'Halluin K., Jacobs M. In vitro induction of haploid plants from unpollinated ovules and ovaries of the sugarbeet (*Beta vulgaris* L.) // Theor. Eppl. Genet. 1987. V. 73. P. 920–925.
5. Lobanova L., Enaleeva N. The development of embryo sacs in in vitro ovaries of *Nicotiana tabacum* L. // Plant Science. 1998. V. 132. P. 191–202.
6. Колесова А.Ю., Белашов С.Ю., Еналеева Н.Х. Эмбриологическое и морфологическое исследование форм табака с ранним зацветанием // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. 2002. Вып. 1. С. 80–86.
7. Клячко Н. Л. Фитогормоны и цитоскелет // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 3. С. 475–480.
8. Baluska F., Volkmann D., Barlow P.W. Hormone-cytoskeleton interactions in plant cells // Biochemistry and Molecular Biology of Plant Hormones / Eds. K.L. Libbenga, M. Hall, P.J.J. Hooykaas. Leiden, 1999. P. 363–386.



УДК 581.35: 575.822

ЯВЛЕНИЕ ПОЛИГАМЕТИИ У РАСТЕНИЙ И ЕГО ВОЗМОЖНЫЕ ЭВОЛЮЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ

Н.А. Шишкинская, О.И. Юдакова, В.С. Тырнов

Саратовский государственный университет,
кафедра генетики
E-mail: biofac@sgu.ru

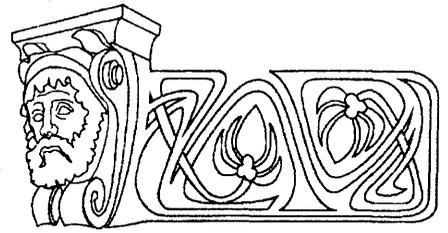
На основе цитозембриологического анализа различных видов дикорастущих злаков и линий кукурузы рассматриваются причины и возможные механизмы полигаметии – формирования в одном зародышевом мешке нескольких яйцеклеток. Обсуждается возможность позитивного вклада этого явления в репродуктивный потенциал особей и популяций.

**Polygametia phenomenon for plants and its possible
evolutionally-genetical effects**

N.A. Shishkinskaya, O.I. Yudakova, V.S. Tyrnov

On the basis of cytoembryological analysis of different species of wild graminoids (grasses) and corn lines, the causes and possible mechanisms of polygametia (several ootids formation in one germinal bag) are considered. The possibility of a positive contribution of this phenomenon to the reproductive potential of individuals and populations is discussed.

У половых видов покрытосеменных растений в зародышевых мешках, как правило, формируется один яйцевой аппарат с единственной яйцеклеткой. Исключение составляют тетраспорические зародышевые мешки (*Pennisetum*-тип, *Plumbago*-тип), в которых образуется несколько яйцевых аппаратов и, соответственно, несколько яйцеклеток. Однако как отклонение от нормы спорадическое образование дополнительных яйцеклеток встречается и при других типах развития зародышевого мешка половых видов. Неоднократно отмечалось оно и у апомиктических форм. Специального термина для обозначения данного явления до настоящего времени в эмбриологической литературе не существовало. Предложенный нами термин «полигаметия» [1] охватывает различные случаи образования в женском гаметофите нескольких яйцеклеток. Причиной полигаметии могут быть как добавочные деления клеток яйцевого аппарата, так и изменение направления их дифференцировки. Кроме того, есть данные о возможности формирования яйцеклеток в антиподальном комплексе [2]. Биологический смысл этого явления практически не обсуждался, в том числе и в связи с проблемой апомиксиса.



Материал и методы

Структуру зрелых женских гаметофитов исследовали у растений 58 популяций 45 видов дикорастущих злаков из разных регионов России и ближнего зарубежья, а также у 6 линий кукурузы, склонных к гаплоидному партеногенезу. В каждом варианте проанализировано не менее 200 зародышевых мешков, выделенных с помощью метода ферментативной мацерации и диссекции семян. В общей сложности изучена структура более 15000 зародышевых мешков.

Результаты и их обсуждение

Образование нескольких яйцеклеток в одном зародышевом мешке было нами зарегистрировано практически у всех исследованных видов. В половых популяциях случаи полигаметии были единичными, в то время как в популяциях с эмбриологическими признаками апомиксиса частота полигаметии в некоторых популяциях (*Festuca rubra*) достигала 15–25% (таблица). В большинстве случаев количество клеток яйцевого аппарата в зародышевых мешках с добавочными яйцеклетками оставалось неизменным. Это говорит о том, что дополнительные гаметы формировались из клеток недифференцированного яйцевого аппарата, в норме предназначенных стать синергидами. Такие клетки принято называть яйцеклеткоподобными синергидами, а случаи образования из них зародышей – апогаметией. Степень подобия этих клеток яйцеклетке может быть разной: от наличия у них отдельных гаметических признаков до полного морфологического сходства с яйцеклеткой (рис.1). Например, сохраняя свойственную синергидам полярность элементов (ядра, вакуоли), по форме и размеру они ни чем не отличаются от яйцеклетки, или, наоборот, при наличии зубовидных выростов и нитчатого аппарата, нетипично крупное ядро в них располагается как у яйцеклетки в апикальной части.

Наибольшая частота образования клеток, по морфологии промежуточных между синер-



гидой и яйцеклеткой, была зарегистрирована в двух камчатских популяциях *Festuca rubra* (14,4 и 19,9%). Однако ни одного случая развития дополнительных зародышей не было обнаружено. В то же время формирование двух и трех зародышей было закономерным явлением у растений, где в яйцевом аппарате присутствовали две-три клетки, морфология которых не отличалась от типичной яйцеклетки (*Poa angustifolia*, *P.malacantha*, *P.pratensis*, *Hierochloa glabra* и др.). Это говорит о том, что для инициации эмбриогенеза необходима полная транс-детерминация синергид, в результате которой

они и морфологически, и функционально становятся яйцеклетками. Пройдет ли этот процесс полностью или частично, на наш взгляд, зависит от степени склонности популяции к апомиксису. У мятликов и зубровки она выражена намного ярче, чем у овсяницы.

В случае полного превращения синергид в яйцеклетки теряют смысл термины «яйцеклеткоподобная синергида» и «апогаметия». Единственное, что роднит новую клетку с синергидой – это ее месторасположение, во всем остальном это типичная гамета, а её автономное развитие в зародыш у апомиктичных ви-

Частота полигаметии в половых и апомиктичных популяциях злаков

№ п/п	Вид	Место обитания популяции	Частота полигаметии, %
1	2	3	4
<i>Апомиктичные популяции</i>			
1	<i>Festuca drimeja</i>	Северный Кавказ	3,0
2	<i>F.gigantea</i>	Окрестности г. Саратова	1,0
		Абхазия	1,0
3	<i>F.jimilensis</i>	Северный Кавказ	7,6
4	<i>F.rubra</i>	Приполярный Урал	25,0
		Камчатка, г. Елизово	14,4
		Камчатка, побережье Тихого океана	19,9
5	<i>F.ruprechtii</i>	Абхазия	3,9
6	<i>F.sulcata</i>	Северный Кавказ	1,0
7	<i>F.valesiaca</i>	г. Саратов, Ботсад СГУ	4,2
		Окрестности г.Саратова	3,5
8	<i>Hierochloe glabra</i>	Камчатка, г.Елизово	3,9
		Камчатка, побережье Тихого океана	9,6
9	<i>Poa angustifolia</i>	Камчатка	6,8
		Приполярный Урал	4,1
		Якутия	8,1
		г.Саратов	1,5
10	<i>P.macrocalyx</i>	Камчатка	12,1
11	<i>P.malacantha</i>	Камчатка	5,5
12	<i>P.nemoralis</i>	Камчатка	1,5
13	<i>P.pratensis</i>	Камчатка	4,8
		г. Саратов	5,6
14	<i>P.radula</i>	Камчатка	1,5
15	<i>P.sublanata</i>	Камчатка	1,5
16	<i>Tripsacum dactyloides</i>	г. Саратов, Ботсад СГУ	1,0
<i>Половые популяции</i>			
17	<i>Agrostis borealis</i>	Якутия	0
18	<i>A.clavata</i>	Камчатка	0,6
19	<i>A.scabra</i>	Камчатка	0,6
20	<i>Alopecurus pratensis</i>	Приполярный Урал	0,7
21	<i>Beckmannia syzigachne</i>	Камчатка	0
22	<i>Bromopsis canadensis</i>	Камчатка	5,0
23	<i>B.erecta</i>	Северный Кавказ	0
24	<i>B.pumpelliana</i>	Камчатка	0
25	<i>B.gordjagini</i>	Северный Кавказ	0
26	<i>B.variegata</i>	Северный Кавказ	0
27	<i>Calamagrostis langsdorfii</i>	Камчатка	1,1

1	2	3	4
28	<i>Colpodium humile</i>	Саратовская обл.	0
29	<i>Elymus caninus</i>	Приполярный Урал	0
30	<i>E.jacutensis</i>	Якутия	0
31	<i>E.mutabilis</i>	Приполярный Урал	0
		Камчатка, г. Елизово	0
		Камчатка, побережье Тихого океана	0
32	<i>Elytrigia lolioides</i>	Саратовская обл.	0
33	<i>Festuca rubra</i>	Якутия	3,0
34	<i>Glyceria lithuanica</i>	Камчатка	0
35	<i>Leymus mollis</i>	Камчатка	0
36	<i>Melica nutans</i>	Саратовская обл.	0
		Приполярный Урал	0,6
		Камчатка	4,7
37	<i>Milium vernale</i>	Северный Кавказ	0,2
38	<i>M.effusum</i>	Камчатка	0
39	<i>Phalaroides arundinacea</i>	Камчатка	0
40	<i>Phleum alpinum</i>	Камчатка	1,7
41	<i>Ph.phleoides</i>	Саратовская обл.	0
42	<i>Ph.pratensis</i>	Саратовская обл.	0
43	<i>Poa alpigena</i>	Камчатка	0
44	<i>P.annua</i>	Камчатка	0,4
		Сибирь, р. Усть-Нерта	1,7
<i>Линии кукурузы с редуцированным партеногенезом</i>			
45	AT-1 (N (B1))	Саратов, лаборатория генетики	5,0
46	AT-1 (T (B1))	Саратов, лаборатория генетики	6,0
47	AT-1 (T (B2))	Саратов, лаборатория генетики	9,0
48	AT-1 (M (B1))	Саратов, лаборатория генетики	4,0
49	AT-1 (M (B2))	Саратов, лаборатория генетики	5,0
50	AT-3	Саратов, лаборатория генетики	0,7

дов – один из вариантов партеногенеза. В связи с этим название «яйцеклеткоподобная синергида» правильнее было бы употреблять лишь для обозначения клеток с отдельными гаметическими признаками.

Высокий уровень полигаметии зарегистрирован как при диплоидном (мятлики, зубровка), так и при гаплоидном апомиксисе (кукуруза) (см. таблицу), т.е. и при наличии, и при отсутствии мейоза. Это говорит о том, что причиной формирования дополнительных яйцеклеток не могут быть мейотические мутации (меймутации), которые вызывают аномальное развитие постмейотических структур или блокируют образование макроспор и, в конечном итоге, приводят к дегенерации гаметофита [2–4]. Причиной полигаметии являются мутации, затрагивающие ранние стадии мегагаметофитогенеза и нарушающие дифференциацию и поляризацию элементов зародышевого мешка.

Необычную поляризацию мы наблюдали более чем в половине недифференцированных зародышевых мешков у *Festuca valesiaca*,

F.drymeja, *Poa angustifolia*, а также у *Tripsacum dactyloides* (рис. 2). Присутствие ранних стадий в этом материале при однократной фиксации в условиях экспедиций обусловлено тем, что апомиктичным видам свойственна асинхронность развития женской генеративной сферы. Какие именно стадии будут представлены в том или ином материале, зависит от времени фиксации (начало, разгар или конец цветения). Поэтому не исключено, что аналогичные нарушения поляризации характерны и для других исследованных нами видов. Нетипичная поляризация ядер на ранних стадиях развития гаметофита должна приводить к изменению позиционной информации и, как следствие, к изменению направления дифференциации элементов зародышевого мешка.

Только в одной половой популяции *Bromopsis canadensis* мы столкнулись, судя по всему, с другим вариантом образования добавочных яйцеклеток. В 5% женских гаметофитов яйцевой аппарат костреча состоял из 7–8 клеток, среди которых были и яйцеклеткоподобные. Появление лишних клеток в яйцевом

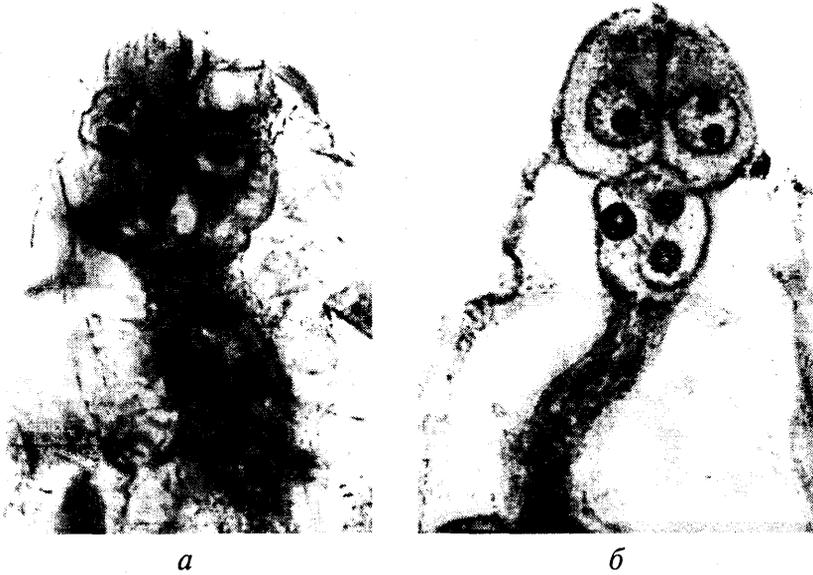


Рис.1. Формирование яйцеклеткоподобных синергид в зародышевых мешках апомиктичных злаков: *a* – в одной из синергид с характерным нитчатым аппаратом размер и положение ядра такие же, как у яйцеклетки (*Poa macrocalyx*); *б* – формирование двух одинаковых яйцеклеток в зародышевом мешках *Festuca rubra*

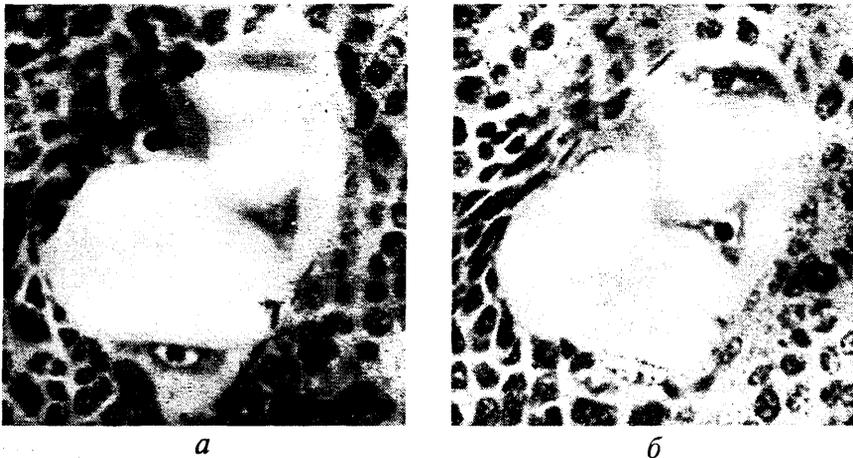


Рис.2. Четырехъядерный зародышевый мешок *Tripsacum dactyloides* с тетраполярным расположением ядер: *a, б* – два последовательных среза

аппарате костреца, возможно, обусловлено гаметофитной мутацией, вызывающей добавочные деления недифференцированных клеток яйцевого аппарата. Подобный эффект, например, имеет мутантный ген *ig* (неопределенный гаметофит) у кукурузы [5, 6]. У аналога линии Зародышевый маркер, содержащего в гомозиготном состоянии этот ген [7], от 64 до 98% зародышевых мешков имели аномальное строение. Чаще других встречались зародышевые мешки с дополнительными клетками в микропиларном и халазальном концах зародышевого мешка, а также с дополнительными полярными ядрами. Как видим, плеiotропный эффект гена *ig* вызывает аномалии,

аналогичные тем, которые наблюдаются в природных популяциях злаков. Однако в отличие от линии кукурузы, у которой партеногенетическое развитие дополнительных яйцеклеток приводило к полиэмбрионии, в популяции костреца эмбриологические предпосылки многозародышевости остались нереализованными. На более поздних стадиях развития женских гаметофитов нами не было обнаружено ни одного случая формирования нескольких зародышей в одном зародышевом мешке, что можно объяснить отсутствием склонности к партеногенезу.

Постоянство проявления полигамии у видов, склонных к апомиксису, наводит на мысль о том, что это явление не может быть



случайным отклонением от нормы и, следовательно, должно иметь какой-либо позитивный эффект. Прежде всего, формирование нескольких гамет создает эмбриологические предпосылки для полиэмбрионии (рис. 3). Они реализуются не всегда, и начало развитию зародыша может давать только одна из яйцеклеток и, в некоторых случаях, именно сформировавшаяся на месте синергиды (рис. 4). Развитие «синергидного» зародыша при интактной «основной» яйцеклетке было зарегистрировано нами у *Hierochloe glabra*, *Poa macrocalyx* и *Tripsacum dactyloides*. Возможно, формирование своего рода «запасных» яйцеклеток создает материал для отбора наиболее жизнеспособных гамет и страхует особей от производства aberrантного потомства в случае, если «основная» структура несет какие-либо генетические дефекты.

Высокая частота встречаемости и постоянство проявления полигаметии у апомиктических видов создает возможность использования ее в качестве диагностического признака при выявлении апомиксиса на эмбриологичес-

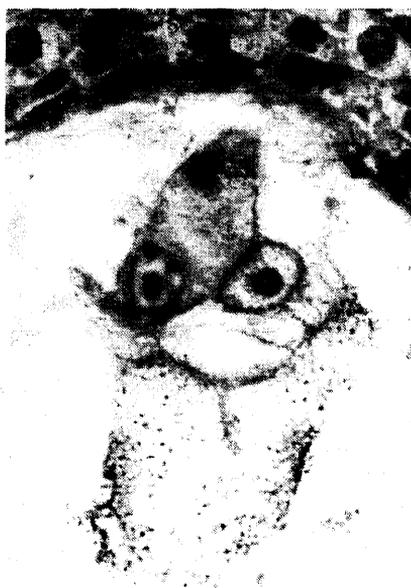


Рис.3. Два автономных зародыша в присутствии интактного ядра центральной клетки у *Poa macrocalyx*

ком уровне. Можно вполне определенно утверждать, что образование дополнительных яйцеклеток и яйцеклеткоподобных синергид — это признак, сопряженный с партеногенезом, и, следовательно, его можно использовать при отборе на апомиксис.



а



б

Рис.4. Последовательные срезы через зародышевый мешок *Tripsacum dactyloides*: а — с автономным «синергидным» зародышем; б — интактной яйцеклеткой и полярными ядрами

Библиографический список

1. Шишкинская Н.А., Юдакова О.И., Тырнов В.С. Полигаметия // Ботанические исследования в азиатской России: Материалы XI съезда РБО. Барнаул, 2003. Т.2. С.176—177.
2. Шишкинская Н.А., Бородько А.В. Об апомиксисе у овсяницы горной (*Festuca drymeja* Mert. et. Koch) // Докл. высш. шк. Биол. науки. 1987. №1. С. 84—89.
3. Голубовская И.Н. Генетический контроль поведения

хромосом в мейозе // Цитология и генетика мейоза. М., 1975. С. 312—338.

4. Kaul M.L.I., Murthy T.G.K. Mutant genes affecting higher plant meiosis // Teor. Appl. Genet. 1985. №70. P.449—466.
5. Kermicle J.L. Pleiotropic effects on seed development of the indeterminate gametophyte gene in maize // Amer. J. Bot. 1971. V.58, №1. P. 1—7.



6. *Lin B.-Y.* Structural modifications of the female gametophyte associated with the indeterminate gametophyte (*ig*) mutant in maize // *Can. J. Genet. Cytol.* 1978. V.20, №2. P. 249—257.

7. *Lin B.-Y.* Megagametophyte alterations associated with the indeterminate gametophyte (*ig*) mutant in

maize // *Rev. Brasil. Biol.* 1981. V.41, №3. P. 557—563.

8. *Еналеева Н.Х., Отъкало О.В., Тырнов В.С.* Фенотипическое проявление мутации *ig* в мегagamетофите кукурузы линии Зародышевый маркер // *Генетика.* 1998. Т. 34, № 2. С. 259—265.

ОСНОВНЫЕ ПАРАМЕТРЫ СИСТЕМЫ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ РЯДА ВИДОВ ASTERACEAE

Н.В. Добрыничева, И.С. Кочанова, А.С. Кашин

Саратовский государственный университет,
кафедра методики преподавания биологии и экологии
E-mail: biofac@sgu.ru

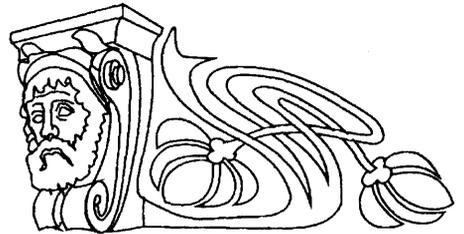
Основные параметры системы семенного размножения исследовали в 65 естественных популяциях 41 вида 29 родов семейства Asteraceae. Большинство популяций были амфимиктичными и аллогамными. Популяции *Pilosella officinarum*, *P. echioides*, *Jurinea cianoides*, *P. praealta*, *Taraxacum officinale*, *Hieracium virosum*, *Tragopogon dubius*, *Latuca serriola* и *Chondrilla juncea* были факультативно апомиктичными. Популяции *Pulicaria vulgaris*, *Latuca serriola*, *Erigeron acris*, *Matricaria perforata*, *Onopordum acanthium*, *Carduus acanthoides*, *Arctium tomentosum*, *Tragopogon dubius* были факультативно автогамными и половыми. Популяции остальных исследованных видов были облигатно аллогамными.

Main system specifications of seed reproduction in several populations of Asteraceae species

N.V. Dobrynicheva, I.S. Kochanova, A.S. Kashin

Main system parameters of seed reproduction were studied in 65 natural populations of 41 species, 29 genera of the Asteraceae family. The majority of these populations were amfimictic and allogamic. The *Pilosella officinarum*, *P. echioides*, *Jurinea cianoides*, *P. praealta*, *Taraxacum officinale*, *Hieracium virosum*, *Tragopogon dubius*, *Latuca serriola* and *Chondrilla juncea* populations were optionally apomictic. The *Pulicaria vulgaris*, *Latuca serriola*, *Erigeron acris*, *Matricaria perforata*, *Onopordum acanthium*, *Carduus acanthoides*, *Arctium tomentosum*, *Tragopogon dubius* populations were optionally autogamic and sexual. The remaining populations were obligatory allogamic.

С точки зрения последствий для генетической структуры популяций особенно важными оказываются такие параметры системы семенного размножения, как способ опыления (аллогамия, автогамия) и способ образования семян (амфимиксис, апомиксис). Но степень изученности их в популяциях цветковых по-прежнему остаётся недостаточной. Соответственно и разброс мнений о широте распространения тех или других способов у растений велик. В списке С.С. Хохлова с соавт. [1], например, указано 380 родов из 97 семейств цветковых растений, у которых обнаружен апомиксис, в то время как у J.G. Cargan [2]



речь идёт всего примерно о 126 родах 35 семейств покрытосеменных. Ch. Spillane с соавт. [3] указывают всего около 400 видов цветковых, у которых распространён апомиксис, а A.J. Richards [4] утверждает, что апомиксис является обычным способом размножения у цветковых растений, и в одной только Британии примерно 60% видов флоры составляют апомиктичные виды. Картину ещё более усложняет имеющая место динамичность процессов выбора пути семенной репродукции, когда во времени и пространстве параметры системы семенного размножения существенно варьируют, вплоть до крайних форм выражения в одних и тех же популяциях или в разных популяциях одного вида. Так, например, половой на большей части своего ареала вид *Rubus alceifolius* (Rosaceae) на островах Индийского океана вблизи Мадагаскара ведёт себя как близкий к облигатно-апомиктичному [5].

Основным препятствием на пути глобального мониторинга такого параметра системы размножения, как способ размножения, является отсутствие простых и надёжных методов его диагностики. Масштабные работы по выявлению апомиктичных форм во флоре России и ближнего зарубежья, проводимые в рамках экспедиции сотрудников Саратовского госуниверситета (1970–1987 гг.), дали лишь предварительные сведения о возможности наличия у тех или иных видов цветковых этого способа размножения, так как в основном велись с использованием косвенного признака – степени дефектности пыльцы [1, 6]. Высокая степень дефектности пыльцы действительно тесно скоррелирована с наличием у видов гаметофитного апомиксиса, но может вызываться и целым рядом иных факторов, не имеющих отношения к апомик-



сису. А трудоёмкость цитоэмбриологического изучения состояния мегагаметофита даже при использовании ускоренных методик приготовления препаратов в принципе не позволяет проведение сколько-нибудь масштабных работ по глобальному мониторингу основных параметров системы семенного размножения.

В этом отношении важным подспорьем может быть методика выявления семенной продуктивности при различных режимах цветения: режиме свободного цветения, режиме цветения при изоляции некастрированных цветков (режим возможности самоопыления) и беспыльцевой режим. Методика даёт возможность выявления, кроме частоты апо- и амфимиксиса, ещё и частоты авто- и аллогамии в популяциях.

Ограничивающим фактором, делающим методику малоэффективной в отношении выявления способа размножения растений, является широкое распространение среди покрытосеменных псевдогамных форм апомиксиса. Однако её можно с успехом использовать при исследовании способа семенного размножения в семействе Asteraceae. Известно, что для представителей данного семейства характерен исключительно автономный апомиксис [7–9].

Целью данного исследования было выявление частоты апо- и амфимиксиса, авто- и аллогамии в популяциях видов семейства Asteraceae из нескольких районов Саратовской области по семенной продуктивности при различных режимах цветения.

Материал и методика

Семенную продуктивность определяли по материалам, собранным в 2003–2004 гг. в 65 естественных популяциях 41 вида 29 родов семейства Asteraceae, произрастающих в различных районах Саратовской области.

Семенную продуктивность в популяциях исследовали при трёх режимах: 1) свободном цветении; 2) режиме цветения при изоляции некастрированных цветков; 3) беспыльцевом режиме цветения.

Для анализа завязываемости семян в условиях возможности самоопыления и беспыльцевого режима соцветия до цветения краевых цветков помещали под пергаментные изоляторы, под которыми они находились до полного созревания семян. Для создания беспыльцевого режима цветения цветки предварительно механически кастрировали путём срезания верхней части соцветия вместе с пыльниками на уровне перехода венчика цветка в завязь. При этом семенную продуктивность при всех трех режимах цве-

тения определяли у одних и тех же особей. По каждой популяции в среднем исследовано по 30 растений, отобранных случайным образом.

Результаты и их обсуждение

В большинстве исследованных нами популяций видов наблюдалось амфимиктичное аллогамное развитие семян. Семена в условиях беспыльцевого режима цветения завязались в популяциях *Taraxacum officinale* (до $78,81 \pm 6,92\%$), *Pilosella officinarum* (до $73,1 \pm 11,3\%$), *Hieracium virosum* (до $58,5 \pm 10,1\%$), *P. echioides* ($58,4 \pm 8,2\%$), *P. praealta* (до $55,5 \pm 3,0\%$), *Jurinea cianoides* ($54,8 \pm 11,0\%$), *Tragopogon dubius* (до $18,3 \pm 5,4\%$), *Lactuca serriola* ($14,3 \pm 4,3\%$), *Chondrilla juncea* (до $14,2 \pm 5,7\%$). В отношении этих популяций можно однозначно говорить о том, что они являются факультативно апомиктичными. Однако популяции *P. echioides* (22ф, 33ф – по двум годам наблюдения, а 207 и 224 – по одному году наблюдения), *C. juncea* (67 – по двум годам наблюдения, 94 – по одному из лет наблюдения), *Ju. cianoides* (155 и 211 – по одному году наблюдения) вели себя как половые. Эти данные говорят о том, что популяции последних трёх видов в различных условиях обитания и в различные годы вегетации могут вести себя то как облигатно-половые, то как факультативно-апомиктичные.

Наличие слабой степени проявления апомиксиса можно допустить и для популяций видов *Scorzonera stricta* ($4,8 \pm 2,8\%$), *Matricaria perforata* ($7,4 \pm 3,9\%$), *Onopordum acanthium* ($3,9 \pm 1,9\%$) и *Erigeron acris* ($2,8 \pm 0,3\%$).

Последние три вида, как и *Ju. cianoides*, относятся к подсемейству *Asteroidea*, в то время как прочие перечисленные виды – к подсемейству *Cichorioidea*. При этом, если для *Pilosella officinarum*, *P. praealta*, *Taraxacum officinale*, *Chondrilla juncea* и *Hieracium virosum* наличие апомиксиса было известно ранее [1, 10–13], то для *Tragopogon dubius*, *L. serriola*, *Ju. cianoides* и *P. echioides* гаметофитный апомиксис отмечен впервые.

Напротив, популяции *P. officinarum* в предыдущие годы наблюдений чаще всего вели себя как факультативно-апомиктичные [14]. Однако в 2003г. в популяции 33а (остепнённый сосновый бор в Б.Карабулакском районе) семян в условиях беспыльцевого режима не отмечено, а при режиме цветения в условиях изоляции некастрированных цветков она отмечена всего на уровне 10%. В 2004г. данная популяция характеризовалась низкой (около 10%) семенной продуктивностью при беспыльцевом режиме цветения. В то же вре-



мя в популяции 22а (влажный луг в том же районе) семенная продуктивность в оба года наблюдения высока при всех трёх режимах цветения. Это говорит о том, что первая из перечисленных популяций вела себя в этот год как облигатно-половая, а вторая — как высоко-апомиктичная.

Из исследованных нами видов апомиксис ранее отмечен ещё и для *Crepis tectorum* и *Cichorium intybus* [1]. Однако по результатам нашего исследования слабую выраженность апомиксиса можно допустить только для популяции *Cichorium intybus*.

У растений популяций *Pulicaria vulgaris*, *Latuca serriola*, *Erigeron acris*, *Matricaria perforata*, *Onopordum acanthium*, *Carduus acanthoides* L., *Tragopogon dubius*, *Arctium tomentosum*, а в ряде случаев и у *Chondrilla juncea*, отмечена высокая завязываемость семян при цветении в условиях изоляции некастрированных цветков, но при этом семена не завязывались в условиях беспыльцевого режима цветения. При этом популяции *Pulicaria vulgaris* и *Onopordum acanthium* являются, вероятно, облигатными автогамными, так как семенная продуктивность в них при этом режиме цветения была близка к 100% ($93,75 \pm 6,25\%$ и $86,85 \pm 5,3\%$ соответственно). Остальные из перечисленных популяций факультативно-аллогамны, семенная продук-

тивность при режиме цветения в условиях изоляции некастрированных цветков у них была на уровне 10–20% либо существенно варьировала по годам. Обращает на себя внимание тот факт, что даже в условиях свободного цветения семенная продуктивность в различных популяциях варьирует в широких пределах: от 0% у *Centaurea pseudomaculosa* и *C. pseudophrygia*, например, до 100% у *Onopordum acanthium*, *Pulicaria vulgaris* или *Taraxacum officinale*.

Таким образом, большинство исследованных нами популяций видов были облигатно-амфимиктичными и аллогамными. Популяции *Pilosella officinarum*, *P. echioides*, *Jurinea cianoides*, *P. praealta*, *Taraxacum officinale*, *Hieracium virosium*, *Tragopogon dubius*, *Latuca serriola* и *Chondrilla juncea* были факультативно-апомиктичными. При этом у первых трёх видов часть популяций вели себя как облигатно-половые, а часть — как факультативно-апомиктичные. Популяции *Pulicaria vulgaris*, *Latuca serriola*, *Erigeron acris*, *Matricaria perforata*, *Onopordum acanthium*, *Carduus acanthoides*, *Arctium tomentosum*, *Tragopogon dubius* были факультативно-автогамными и половыми. Семенная продуктивность даже в условиях свободного цветения в популяциях варьирует в широких пределах.

Библиографический список

1. Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиктичных растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов, 1978.
2. Carman J.G. The evolution of gametophytic apomixis // Эмбриология цветковых растений: терминология и концепции: В 3 т. СПб., 2000. Т. 3. Системы репродукции. С. 218–245.
3. Spillane Ch.D., Curtis M., Grossniklaus U. Apomixis technology development—virgin births in farmers' fields? // Nature Biotechnology. 2004. V.22. P.687–691.
4. Richards A.J. Apomixis in flowering plants: An overview // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 2003. V.358, №1434. P.1085–1093.
5. Amsellem L., Noyer J.-L., Hossaert-McKey M. Evidence for a switch in the reproductive biology of *Rubus alceifolius* (Rosaceae) towards apomixis, between its native range and its area of introduction // Amer. J. of Botany. 2001. V.88. P.2243–2251.
6. Куприянов П.Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов, 1989.
7. Грант В. Видообразование у растений. М., 1984.
8. Ноглер Г.А. Гаметофитный апомиксис // Эмбриоло-

гия растений: использование в генетике, селекции, биотехнологии. М., 1990. С. 39–91.

9. Рубцова З.М. Эволюционное значение апомиксиса. Л., 1989.

10. Кашин А.С., Чернышова М.В. Частота апомиксиса в популяциях некоторых видов *Taraxacum* и *Hieracium* // Бот. журн. 1997. Т.82, №9. С.14–24.

11. Пулькина С.В., Тулицына Н.Н. Полиплоидные комплексы в роде *Hieracium* L. (Asteraceae) // Turczaninowia. 2000. Т.3, вып. 4. С. 79–81.

12. Кашин А.С., Демочко Ю.А., Мартынова В.С. Карิโอ-типическая изменчивость в популяциях апомиктичных и половых видов агамных комплексов *Asteraceae* // Бот. журн. 2003. Т.88, №9. С.35–54.

13. Добрыничева Н.В., Кочанова И.С., Кашин А.С. Сравнительное изучение некоторых параметров системы семенного размножения популяций *Chondrilla juncea* L. и *C. graminea* Vieb. // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения. Саратов, 2003. Вып.6. С.35–42.

14. Кашин А.С., Демочко Ю.А. Семенная продуктивность в апомиктичных и половых популяциях некоторых видов *Asteraceae* // Бот. журн. 2003. Т.88, №8. С. 42–56.



УДК 633.11:[631.524.8+581.8]

ТРАНСФОРМАЦИЯ МЕЖМЕТАМЕРНЫХ ОТНОШЕНИЙ В ОНТОГЕНЕЗЕ ПОБЕГА ПШЕНИЦЫ

С.А. Степанов, В.В. Коробко, Ю.В. Даштоян

Саратовский государственный университет,
кафедра микробиологии и физиологии растений
E-mail: biofac@sgu.ru

В онтогенезе пшеницы наблюдается постоянная трансформация межметамерных отношений в результате вычленения новых метамеров конусом нарастания побега и одновременной дифференциации ранее образованных. Результатом этого является градация метамеров по особенностям развития их элементов и уровню автономности. В рамках концепции регуляторных систем автономность обеспечивается наличием рецепторов, афферентных и эфферентных путей проведения возбуждения (проводящих пучков), центральных регулирующих элементов, представленных в узлах стебля.

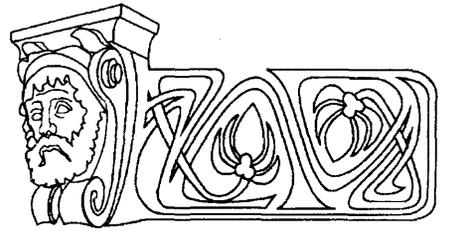
Transformation of intermetameric relations in wheat propagule ontogenesis

S.A. Stepanov, V.V. Korobko, Yu.V. Dashtoyan

Constant transformation of intermetameric relations is observed in wheat ontogenesis as a result of exarticulation of new metamerer by the propagule origin cone and simultaneous differentiation of the already formed ones. This leads to a gradation of metamerer by development features of their members and the self-sufficiency level. Within the framework of the regulator system concept, the self-sufficiency is provided by means of the availability of receptors, afferent and efferent paths of excitation propagation (conducting bundles), central adjusting members in clusters of the caulis.

Доминирование исследований по молекулярной и клеточной биологии растений, наряду с расширенным применением полученных результатов в сельском хозяйстве, пищевой промышленности и фармацевтике [1, 2], уменьшило интерес к другим, не менее важным, аспектам жизнедеятельности растений. Так, среди множества частных вопросов физиологии растений наиболее значимым остается определение механизмов интеграции структурной и функциональной целостности растения [3].

Известные сегодня гипотетические схемы интеграции отличаются различными взглядами на сущность растения и значимость его частей: 1) растение является надклеточной структурой, не адекватной организму, и подобно автотрофной экосистеме; тело растения, не являясь единым симпластом, поделено на множество симпластных доменов [4]; 2) растение является организмом, где апексы побега и корня являются доминирующими центрами интеграции на разных уровнях организации — от клеток до органов [3, 5]; 3) растение является организмом, где зона перехода от побега



к корню (корневая шейка) имеет центральные регулирующие элементы, куда стекается информация от рецепторов по афферентным путям проведения возбуждения, и после обработки поступает далее на исполнительные элементы (эффекторы) по эфферентным путям проведения возбуждения [6]; 4) физиология целостности растительного организма базируется на донорно-акцепторных отношениях его органов и частей тела [7]. Ни в одной из предлагаемых схем интеграции структур растения не отражены его важнейшие особенности: 1) метамерный принцип строения побега растения (рис.1); 2) трансформация межметамерных отношений в онтогенезе растения.

В связи с этим целью работы являлось изучение особенностей роста и развития метамеров побега пшеницы, структурных и функциональных аспектов межметамерных отношений в онтогенезе растения.

Исследования проводились в мелкоделяночных опытах на полях пристанционного селекционного севооборота НИИСХ Юго-Востока по соответствующим методикам [8].

Установлено, что возобновление роста и развития конуса нарастания, листьев эмбрионального побега зародыша зерновки пшеницы происходит при их разных стартовых состояниях у видов и сортов мягкой яровой пшеницы, определяемых особенностями эмбриогенеза. В частности, различия наблюдаются: по пластохрону и его фазе конуса нарастания побега, высоте и ширине конуса, длине 1–3-го листьев. Общим свойством эмбрионального побега зародыша для всех видов и сортов пшеницы являлось: 1) отсутствие объединения проводящих пучков и образования “пластинок” будущих узлов метамеров от основания конуса нарастания побега до основания первого листа; 2) большее число проводящих пучков первого листа (12–13 шт.) по сравнению со вторым и третьим листом; 3) объединение проводящих пучков 1–3-го листьев на участке от основания первого листа до нодальной пластинки; 4) наличие клеток склеренхимы в проводящих тканях щитка на уровне нодальной пластинки; в месте входа проводящего пучка щитка в основание побега с ним соединяются пучки колеоптиля.

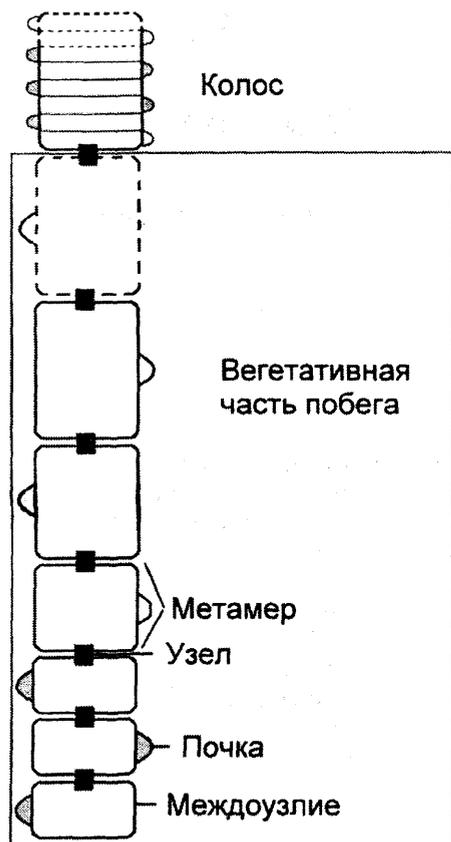


Рис.1. Схема метамерного строения побега пшеницы

Степень развития конуса нарастания и листьев эмбрионального побега зародыша с момента прорастания зерновок определяют не только морфофизиологические особенности нижних, прикорневых метамеров, но и других метамеров побега пшеницы. Основанием для подобного утверждения являются закономерности роста конуса, инициации метамеров, роста и развития листьев [8, 9].

В частности, в отношении морфогенеза листьев отмечены следующие особенности.

1. Длительное время рост листа происходит в состоянии примордия, что зависит от его положения в системе метамеров побега пшеницы. С момента формирования лигулы рост каждой из частей листа-пластинки и влагалища происходит независимо. При этом отмечается различие сортов в отношении кривых абсолютной и относительной скорости пластинок и влагалищ листьев. Наиболее существенно это проявляется в отношении листьев верхних метамеров побега пшеницы.

2. Некоторое время, специфичное для каждого из листьев, рост идет более медленными темпами. Эта тенденция прослеживается до тех пор, пока примордий или пластинка листа не достигнет длины примерно 1 мм, что соответ-

ствует завершению лаг-фазы роста. Одной из возможных причин подобной тенденции является дифференциация определенного числа проводящих пучков листа за этот период и завершение фазы апикального роста листа [9]. Другой возможной причиной может быть доминирование процесса компартиментализации некоторых структур клеток, определяющего динамику роста многоклеточной системы. В частности, показано [10], что размеры всех функциональных компартиментов (как дифференцированных, так и пролиферирующих) у самых различных организмов практически одинаковы и определяются величиной порядка 1 мм. Эта величина отражает расстояние, на котором эффективны не только электрические взаимодействия, но также и энергетическая кооперация между клетками посредством ионных потоков через проницаемые контакты.

Наибольшая продолжительность роста до достижения им длины 1 мм — 16—20 дней — отмечена для четвертого листа, что составляет 53—62% от общей продолжительности роста, определяемой по пластинке. Меньшая продолжительность роста отмечена для первого и второго листьев — 14—20% от общей продолжительности роста листа, определяемой по пластинке.

3. Завершение роста первого листа совпадает по времени с ускорением роста третьего листа, второго листа — с ускорением роста четвертого листа и т.д., что можно определить как эстафетный принцип роста листьев (рис. 2); в основе принципа, наиболее вероятно, лежит специфика развития проводящих тканей [9]. Анатомические исследования показали, что проводящая система одного из листьев, например первого листа, непосредственно «входит» в аналогичную систему второго и третьего листьев, тогда как объединение с другими листьями происходит при участии особого типа проводящих пучков узлов побега пшеницы, т.е. опосредованно [11].

Выявленная особенность роста листьев является, очевидно, видоспецифичной. В пользу данного предположения свидетельствуют эксперименты, в которых наблюдалось, что формирование транспортной системы у *Tr. aestivum* определяет особый тип донорной специализации листа, проявляющийся в преимущественном снабжении ассимилятами из первого листа третьего листа, второго—четвертого и т.д. У *Tr. urartu*, в отличие от *Tr. aestivum*, ассимиляты из первого листа равномерно распределяются в ближайшие второй и третий листья, что позволяет говорить об ином типе донорной специализации листа у исследуемого вида пшеницы [9]. Очевидно, что особенности транспортной системы видов пшеницы детерминированы организацией зерновки и проявляются на самых ранних этапах онтогенеза в своеобразии типа донорной нагрузки листьев [8, 9].

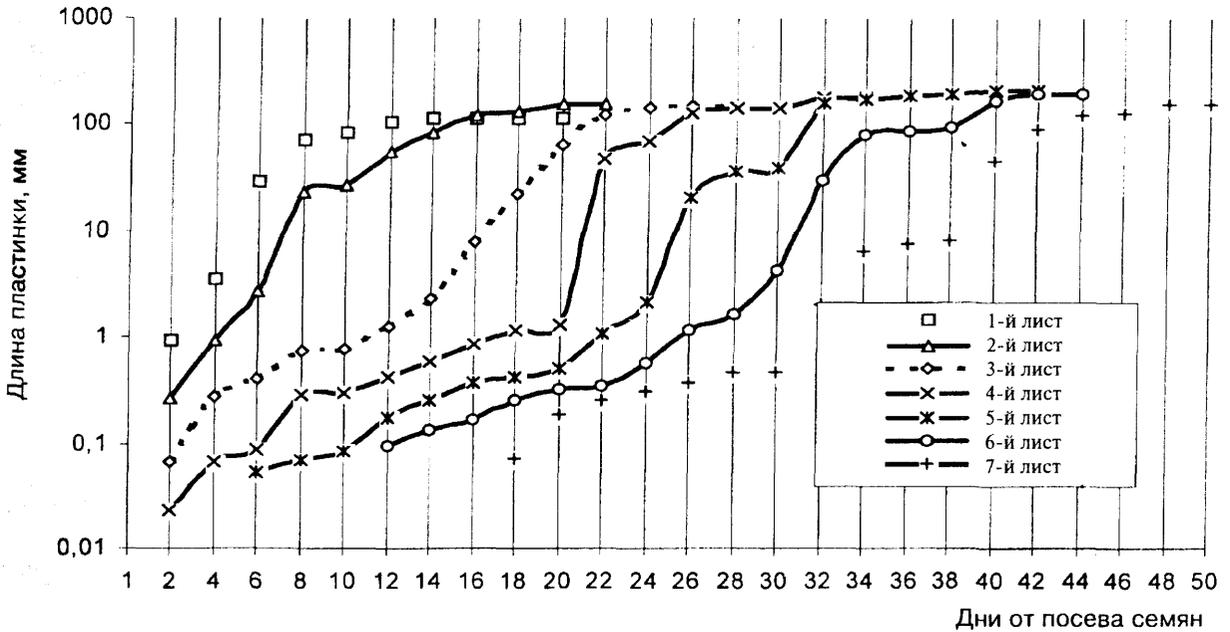


Рис. 2. Рост пластинок листьев яровой пшеницы Саратовская-36

4. Рост листьев происходит одновременно и относительно независимо от пластохронных и онтогенетических изменений конуса нарастания побега.

5. Градация сортов по максимальным значениям абсолютной и относительной скорости роста пластинок и влагалищ листьев постоянно изменяется вследствие подвижности баланса трофических, гормональных и электрофизиологических связей между конусом нарастания побега и растущими листьями, между элементами метамеров [9].

В итоге особенности морфогенеза листьев, как и других элементов метамеров [9], определяют специфичность их анатомической организации — развитие проводящих и ассимиляционных, механических и эпидермальных тканей, что определяется положением одноименного метамера в системе других метамеров побега и условиями, в которых осуществляются его рост и развитие.

Имеющиеся в литературе данные по степени развития разных элементов метамеров позволяют рассматривать каждый из метамеров как автономное целостное образование (рис. 3), где можно выделить рецепторы, афферентные и эфферентные пути проведения возбуждения (проводящие пучки), центральные регулирующие элементы, представленные в узле. В их качестве могут выступать клетки склеренхимы [9].

В онтогенезе побега пшеницы с момента прорастания зерновки наблюдается постоянная трансформация межметамерных отношений на уровне каждого из элементов метамеров [8, 12]. В результате степень автономности мета-

меров может изменяться из-за усиления или же ослабления отдельных элементов системы регуляции — рецепторов, эффекторов (в их качестве предлагается рассматривать все меристемы), канализированных связей (проводящих пучков), обеспечивая тем самым в целостном побеге пшеницы сбалансированность различных физиологических процессов, их устойчивость к воздействиям внешней среды. В процессе роста и развития элементов каждого из метамеров становление системы регуляции происходит постепенно; результатом этого является существующая очередность в дифференциации клеток.

Как отмечено ранее [9], одним из этапов эволюции фотосинтетического потенциала яровой пшеницы в процессе селекции явились изменения, связанные с увеличением относи-

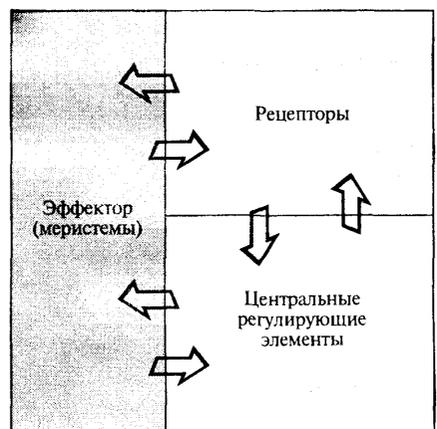


Рис. 3. Схема организации автономного метамера побега пшеницы



тельных размеров и продолжительности жизни верхних листьев. Основой этих изменений, очевидно, является динамичный баланс меж-метамерных *sink-source* отношений. В онтогенезе пшеницы на фоне факторов среды осуще-

ствляется постоянная трансформация этих отношений, реализуемая в функциях роста, развития элементов метамеров, степени их автономности и обеспечивающая в финале «искомую» биологическую продуктивность.

Библиографический список

1. *Minorsky P. V.* Achieving the in Silico Plant. Systems Biology and the Future of Plant Biological Research // *Plant Physiology*. 2003. V. 132. P. 404—409.
2. *Куликов А. М.* Генетически модифицированные организмы и риски их использования // *Физиология растений*. 2005. Т. 52. С. 115—128.
3. *Полевой В.В.* Физиология целостности растительного организма // *Физиология растений*. 2001. Т. 48. С. 631—643.
4. *Гамалей Ю.В.* Надклеточная организация растений // *Физиология растений*. 1997. Т. 44. С. 819—846.
5. *Полевой В.В.* Регуляторные системы организмов // *Вестн. Ленингр. ун-та*. 1975. №15. С. 104—108.
6. *Зубкус О.П.* Особенности генерации электрических импульсов растениями // *Изв. Сиб. отд-ния АН СССР, Сер. Биол. науки*. 1979. Вып. 5/1. С. 120—124.
7. *Мокронос А.Т., Холодова В.П.* Донорно-акцепторные системы и формирование семян // *Физиология семян* / Под ред. К.Х. Каримова. Душанбе, 1990. С.3—11.
8. *Степанов С.А.* Структурные и функциональные аспекты межметамерных отношений в онтогенезе побега яровой пшеницы: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2001.
9. *Степанов С.А.* Морфогенез пшеницы: анатомические и физиологические аспекты. Саратов, 2001.
10. *Асланиди К.Б., Вагадзе Д.М., Замятнин А.А. и др.* Компарментализация определяет динамику роста многоклеточной системы // *Биол. мембраны*. 1996. Т.13, №3. С. 289—298.
11. *Patrick J.W.* Vascular system of the stem of the wheat plant. 2. Development // *Austral. J. Bot.* 1972. V. 20. P. 65—78.
12. *Щеглова Е.К., Степанов С.А.* Донорно-акцепторные отношения метамеров побега в онтогенезе пшеницы // *Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та*. 2003. Вып.2. С. 274—280.

УДК [595.772+595.421]: 579.852.11

СПОНТАННОЕ НОСИТЕЛЬСТВО БАКТЕРИЙ РОДА *BACILLUS* НЕКОТОРЫМИ ВИДАМИ СЛЕПНЕЙ (TABANIDAE) И ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ (IXODIDAE)

П.А. Чиров, А.М. Петерсон, М.А. Турцева

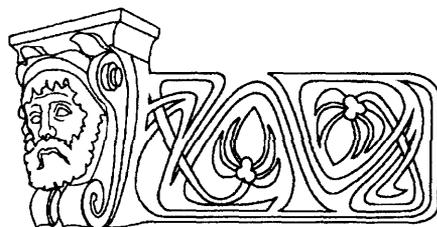
Саратовский государственный университет,
кафедра микробиологии и физиологии растений
E-mail: biofac@sgu.ru

Впервые приводятся сведения о выделении 21 вида бактерий рода *Bacillus* от трех видов иксодовых клещей и девяти видов слепней. Представлены данные о встречаемости и количественном содержании этих бактерий во всех видах указанных кровососущих членистоногих. Изучены биологические свойства полученных бацилл и приведены данные о влиянии их на формирование микробиоценозов в организме беспозвоночных животных.

Spontaneous carriage of *Bacillus* bacteria by some species of horse flies (Tabanidae) and ixodid ticks (Ixodidae)

P.A. Chirov, A.M. Peterson, M.A. Turtseva

Information on getting 21 species of *Bacillus* bacteria from three species of ixodid ticks and nine species of horse flies is presented for the first time. Data about the occurrence and contents of these bacteria in all the species of the said blood-sucking arthropods are given. The biological properties of the bacilluses obtained were studied and data about their influence on the formation of microbiocenosis invertebrate bodies are provided.



Организм кровососущих членистоногих служит средой обитания для патогенных, условно-патогенных и сапрофитных микроорганизмов. Нередко они встречаются в ассоциации, при этом их взаимоотношения могут быть либо индифферентными, либо конкурентными, при которых один микроорганизм подавляет рост и размножение другого [1]. Важная роль в регуляции смешанных ассоциаций принадлежит, по видимому, бактериям рода *Bacillus*, поскольку они обладают выраженной антимикробной активностью, обусловленной продуцированием антибиотических веществ. В настоящее время известно около 200 антибиотиков, образуемых этими микроорганизмами [2]. Описаны штаммы, продуцирующие бактериоцины, эффективные лишь против бактерий своего вида, синте-



зирующие антибиотики только против грамотрицательных бактерий, а также штаммы с широким спектром антимикробной активности. Доказано эффективное действие антибиотиков, продуцируемых *B. cereus*, *B. polymyxa*, *B. coagulans*, *B. brevis*, *B. megaterium*, *B. pumilus*, *B. licheniformis*, *B. laterosporus*, на патогенные бактерии [2, 3]. Более того, у некоторых бацилл (*B. polymyxa*) выявлены высокие адгезивные свойства, обусловленные наличием фимбрий и пилей, обладающих гемагглютинирующими свойствами, а также присутствием на поверхности клеток лектинов [4]. Возможно, это и обеспечивает проникновение в организм слепней возбудителя сибирской язвы (*B. anthracis*) и его дальнейшую передачу теплокровным животным [5]. Указанные биологические особенности бацилл позволяют говорить о существенной их роли в формировании микробиоценозов организма членистоногих, о чём сообщалось в ряде наших работ [6—10]. В связи с этим целью нашей работы явилось расширение представлений о спонтанном носительстве бактерий рода *Bacillus* иксодовыми клещами и слепнями.

Материал и методы

Материалом для бактериологических исследований послужили иксодовые клещи *Dermacentor marginatus*, *D. reticulatus*, *Ixodes persulcatus* и самки слепней *Tabanus bovinus*, *T. autumnalis*, *Hybomitra ciureai*, *Chrysops pictus*, *Chr. caecutiens*, *Chr. relictus*, *Haematopota pluvialis*, *Haem. subcylindrica*, *Haem. pallidula*. Клещи рода *Dermacentor* собирались с растительности (на флаг) и с животных на территории ряда районов Саратовской области. *I. persulcatus* был предоставлен нам сотрудниками Зоологического института РАН Е.В. Дубининой и А.Н. Алексеевым. Данный вид клещей был собран в очаге клещевого энцефалита, клещевых боррелиозов и эрлихиозов (станции Морская — Лисий нос) Ленинградской области.

Сбор слепней осуществлялся энтомологическим сачком с приманочного животного (лошадь, КРС) в Энгельсском (*T. bovinus*, *T. autumnalis*, *H. ciureai*, *Chr. pictus*, *Haem. subcylindrica*, *Haem. pallidula*), Базарно-Карабулакском (*Chr. caecutiens*, *Haem. pluvialis*), Новоузенском и Татишевском (*Chr. relictus*) районах Саратовской области. Определение паразитических членистоногих проводили по определительным таблицам, представленным в работах Н.Г. Олсуфьева [11], Н.А. Филипповой [12], П.А. Чирова и др. [13]. Отловленные членистоногие доставлялись в лабораторию, где усыплялись, выдерживались в спирте в течение 2 минут, после чего дважды промывались в стерильном физиологическом растворе.

Каждого клеща, за исключением *I. per-*

sulcatus, растирали целиком с 1 мл физиологического раствора. Это разведение считали основным (1:10), из которого делали последующие. Каждую особь *I. persulcatus* разрезали пополам: одну половину растирали в ступке с 0.5 мл физраствора и титровали, другую отдавали для исследования на выявление патогенных микроорганизмов. Из полученных разведений 10^{-2} и 10^{-5} делали высевы на МПА, из разведения 10^{-2} — на глюкозо-глицериновый агар.

При исследовании слепней производилось их вскрытие, в процессе которого вычленялся кишечный тракт и производилось его разведение до 10^{-4} . Из разведений 10^{-2} , 10^{-3} , 10^{-4} производили высев на МПА и кровяной агар. Посевы инкубировали при 28 и 37°C.

Всего было исследовано 79 особей *D. marginatus* (52 самки, 27 самцов), 47 особей *D. reticulatus* (32 самки, 15 самцов), 50 самок *I. persulcatus* и 110 самок слепней (по 20 самок *H. ciureai*, *Chr. pictus* и по 10 особей остальных видов).

Выделенные культуры идентифицировали по культуральным, тинкториальным, морфологическим, биохимическим и другим биологическим свойствам. Для этого использовали «Определитель бактерий Берги» [14], «Определитель зоопатогенных микроорганизмов» [15], определитель «Санитарно-значимые микроорганизмы» [16] и др.

Результаты и их обсуждение

В результате проведенных исследований из организма иксодовых клещей рода *Dermacentor* было выделено 18 видов бактерий рода *Bacillus*, в том числе 15 видов получено от *D. marginatus* и 10 — от *D. reticulatus*. Из *I. persulcatus* было изолировано 11 видов бацилл. Таким образом, видовое разнообразие бактерий данного рода было примерно одинаковым у всех исследованных видов иксодид. Более того, ряд бацилл — *B. brevis*, *B. cereus*, *B. coagulans*, *B. firmus*, *B. pumilus* — были выделены из всех исследованных видов клещей. Однако из-за большего разнообразия микробиоценоза *I. persulcatus* доля бацилл в образовании микробной ассоциации этих клещей оказалась несколько ниже по сравнению с видами рода *Dermacentor* (табл. 1).

При сравнении обсеменённости бактериями рода *Bacillus* самок и самцов *D. marginatus* значительных различий не отмечено. Общими видами для самок и самцов оказались *B.adius*, *B. brevis*, *B. pumilus*, *B. circulans*, *B. laterosporus*, *B. licheniformis* и *B. megaterium*. Однако исключительно у самцов *D. marginatus* обнаружены *B. azotoformans*, *B. firmus*, *B. lentus*, а у самок — *B. coagulans*, *B. cereus*, *B. alcalophilus*

Таблица 1

Доля бацилл в образовании микробоценоза организма иксодовых клещей

Виды клещей	Год исследования	Общее кол-во выделенных видов микроорганизмов	Из них видов рода <i>Bacillus</i>	
			абс.	%
<i>D. marginatus</i> : самки	2003	33	12	36.4
	2003	26	10	38.4
<i>D. reticulatus</i> : самки	2003	25	8	32,0
	2003	20	4	20,0
<i>I. persulcatus</i> самки	2004	48	10	20.8

и *B. marinus*. Индекс общности видов рода *Bacillus* у самцов и самок *D. marginatus* составил 46.6%.

Более существенные различия в обсеменённости бациллами были выявлены при сравнении микробоценоза клещей *D. marginatus*, собранных с растительности и снятых с животных. Из первых выделено 12 видов, а из клещей, снятых с животных, — лишь 6 видов бацилл. Индекс качественной общности видов рода *Bacillus* для этих двух групп составил 33.3%. Полагаем, что более тесный контакт голодных особей клещей с почвой приводит к значительному преобладанию в их микробоценозе бактерий рода *Bacillus*.

При сравнении самок и самцов *D. reticulatus* отмечена большая обсеменённость бациллами самок по сравнению с самцами. Общими видами для самок и самцов оказались лишь *B. firmus* и *B. laterosporus*. Исключительно у самцов *D. reticulatus* обнаружены *B. cereus* и *B. pumilus*, у самок — *B. badius*, *B. brevis*, *B. factidiosus*, *B. coagulans*, *B. licheniformis* и *B. megaterium*. Индекс общности видов рода *Bacillus* у самцов и самок *D. reticulatus* составил 20.0%.

Встречаемость отдельных видов бацилл в организме *D. marginatus* варьировала от 3.0 до 12.1%, у *D. reticulatus* — от 6.6 до 20.0%, у *I. persulcatus* — от 2.0 до 6.0%. Наиболее часто встречающимися видами бацилл у *D. marginatus* оказались *B. freudenreichii*, *B. pumilus*, у *D. reticulatus* — *B. megaterium*, у *I. persulcatus* — *B. coagulans* (табл.2). В целом из организма иксодид чаще выделялись *B. marinus* (5 штаммов из двух видов), *B. megaterium* (5 штаммов из двух видов), *B. brevis* (7 штаммов из трех видов) и *B. licheniformis* (10 штаммов из двух видов).

Количественное содержание спорообразующих бактерий у иксодовых клещей варьировало в пределах от 10^2 до 10^6 КОЕ (табл. 3). Наиболее высокие количественные показате-

ли у *D. marginatus* имели *B. lentus* и *B. licheniformis*, у *D. reticulatus* — *B. factidiosus*, *B. firmus*, *B. megaterium* и *B. pumilus*, у *I. persulcatus* — *B. brevis* и *B. firmus*. Остальные виды бацилл выделялись в незначительных количествах.

От табанид представители рода *Bacillus* были выделены из всех 9 исследованных видов. При этом у слепней родов *Tabanus*, *Hybomitra*, *Chrysops* доля бацилл в микробоценозе кишечного тракта была примерно одинаковой (табл. 4). Наиболее бедно бациллами были представлены у видов рода *Haematopota*, особенно у *Haem. subcylindrica* и *Haem. pallidula*, из которых было изолировано лишь по одному виду рода *Bacillus*. Существенные различия в количестве выделяемых видов бацилл связаны, по-видимому, исключительно с видовыми особенностями слепней, так как большая часть исследованных самок была отловлена в одном биотопе и примерно в один период сезона.

Два вида слепней (*H. ciureai* и *Chr. pictus*) бактериологически исследовались в течение двух сезонов, причём оба сезона сборы насекомых проводились в одно время (1-я декада июля) и в одном и том же биотопе. В результате было установлено, что доля бацилл в микробоценозе *H. ciureai* в течение двух сезонов оставалась неизменной (см. табл. 4). Более того, два вида *Bacillus* (*B. coagulans* и *B. marinus*) выделялись из *H. ciureai* стабильно (см. табл. 2, 3). Совершенно иная ситуация наблюдалась у *Chr. pictus*, от которых в 2002 г. было изолировано 5 видов *Bacillus*, а в 2003 г. — 2, причём лишь *B. licheniformis* изолировался в течение двух лет.

Встречаемость отдельных видов бацилл в кишечном тракте самок слепней одного вида варьировала незначительно (от 10 до 20%). При анализе общей встречаемости бацилл в кишечном тракте слепней было установлено, что



Таблица 2

Встречаемость (%) видов рода *Vacillus* в кишечном тракте слепней и организме иксодовых клещей (данные 2001—2004 гг.)

Виды бактерий	Tabanidae										Ixodidae			
	<i>T. bovinus</i> 2001	<i>H. citreai</i> 2001	<i>T. autumnalis</i> 2002	<i>H. citreai</i> 2002	<i>Chr. pictus</i> 2002	<i>Chr. pictus</i> 2003	<i>Chr. caecitens</i> 2003	<i>Chr. relictus</i> 2003	<i>Haem. pluvialis</i> 2003	<i>Haem. pallida</i> 2002	<i>Haem. subcylindrica</i> 2002	<i>D. marginatus</i> 2003	<i>D. reticulatus</i> 2003	<i>I. persulcatus</i> 2004
<i>B. alcalophilus</i>	-	20.0	-	-	-	-	-	-	-	-	3.0	-	-	2.0
<i>B. azotoformans</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6.1	-	-	-
<i>B. badius</i>	-	-	10.0	-	-	-	-	-	-	-	9.1	6.6	-	-
<i>B. brevis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	9.1	13.3	4.0	-
<i>B. cereus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.0	6.6	2.0	-
<i>B. circulans</i>	-	-	10.0	-	-	-	-	-	-	-	9.1	-	2.0	-
<i>B. coagulans</i>	10.0	-	-	-	10.0	-	-	-	-	-	3.0	6.6	6.0	-
<i>B. factidiosus</i>	-	-	-	-	-	10.0	-	10.0	-	-	-	6.6	-	-
<i>B. firmus</i>	20.0	-	10.0	-	-	-	-	-	-	-	3.0	13.3	2.0	-
<i>B. insolitus</i>	-	-	-	-	-	-	-	10.0	-	-	-	-	-	-
<i>B. laterosporus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6.1	13.3	-	-
<i>B. lentus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3.0	-	-	-
<i>B. licheniformis</i>	-	-	-	-	10.0	10.0	-	-	-	10.0	9.1	6.6	-	-
<i>B. marinus</i>	-	20.0	-	-	10.0	-	-	-	-	-	6.1	-	2.0	-
<i>B. megaterium</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	10.0	-	6.1	20.0	-	-
<i>B. mycoides</i>	-	-	10.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4.0	-
<i>B. popilliae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. pumilus</i>	-	-	-	-	-	-	20.0	20.0	-	-	-	-	-	-
<i>B. schleglii</i>	20.0	-	10.0	-	10.0	-	-	-	-	-	12.1	6.6	2.0	-
<i>B. sphaericus</i>	-	-	-	-	10.0	-	20.0	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. subtilis</i>	-	20.0	-	-	-	10.0	-	-	-	-	-	-	4.0	4.0

Таблица 3
Количественное содержание бактерий рода *Bacillus* (КОЕ) в кишечном тракте слепней и в организме иксодовых клещей
(данные 2001—2004 гг.)

Виды бактерий	Tabanidae										Ixodidae			
	<i>T. bovinus</i> 2001	<i>H. citreai</i> 2001	<i>T. autumnalis</i> 2002	<i>H. citreai</i> 2002	<i>Chr. pictus</i> 2002	<i>Chr. pictus</i> 2003	<i>Chr. caecitens</i> 2003	<i>Chr. relictus</i> 2003	<i>Haem. pluvialis</i> 2003	<i>Haem. pallidula</i> 2002	<i>Haem. subcyndrica</i> 2002	<i>D. marginatus</i> 2003	<i>D. reticulatus</i> 2003	<i>I. persulcatus</i> 2004
<i>B. alcalophilus</i>	-	10 ³	-	-	-	-	-	-	-	-	10 ⁴	-	10 ⁴	-
<i>B. azotoformans</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10 ⁴	-	-	-
<i>B. badius</i>	-	-	10 ⁷	-	-	-	-	-	-	-	10 ⁴	10 ²	-	-
<i>B. brevis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10 ⁴	10 ²	-	-
<i>B. cereus</i>	-	-	-	-	-	-	10 ⁴	-	-	-	10 ⁴	10 ⁴	10 ^{3-10⁶}	-
<i>B. circulans</i>	-	-	10 ^{3-10⁵}	-	-	-	10 ⁶	-	-	-	10 ^{2-10³}	-	10 ⁴	10 ⁷
<i>B. coagulans</i>	10 ⁴	10 ⁴	-	10 ⁵	10 ³	-	10 ⁵	-	-	-	10 ⁵	10 ⁵	10 ⁴	10 ^{4-10⁵}
<i>B. factidiosus</i>	-	-	-	-	-	-	10 ⁶	-	10 ⁵	-	-	10 ⁵	-	-
<i>B. firmus</i>	10 ⁴	-	10 ⁵	-	-	-	-	-	-	-	10 ⁴	10 ⁴	10 ⁴	10 ⁶
<i>B. insolitus</i>	-	-	-	10 ³	-	-	10 ⁴	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. laterosporus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10 ^{2-10⁵}	10 ²	-	-
<i>B. lentus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10 ⁶	-	-	-
<i>B. licheniformis</i>	-	-	-	10 ³	10 ⁴	10 ⁵	-	-	-	-	10 ^{2-10⁶}	10 ⁴	-	-
<i>B. marinus</i>	-	10 ^{2-10⁴}	-	10 ^{5-10⁷}	10 ⁶	-	-	-	-	-	10 ²	10 ²	-	10 ³
<i>B. megaterium</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10 ⁵	10 ⁵	-	-
<i>B. mycoides</i>	-	-	10 ²	-	-	-	-	-	10 ⁴	-	-	-	-	10 ^{3-10⁴}
<i>B. popilliae</i>	10 ²	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. pumilus</i>	-	-	-	-	-	-	-	10 ^{3-10⁶}	10 ⁵	-	10 ⁴	10 ⁵	10 ⁴	-
<i>B. schleglii</i>	10 ²	-	10 ⁴	-	10 ³	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. sphaericus</i>	-	-	-	-	10 ³	-	-	10 ^{4-10⁵}	-	-	-	-	-	10 ^{3-10⁴}
<i>B. subtilis</i>	10 ²	10 ⁴	-	-	-	10 ⁴	-	-	-	-	-	-	-	10 ^{3-10⁴}



Таблица 4

Доля бацилл в образовании микробоценоза кишечного тракта слепней

Виды слепней	Год исследования	Общее кол-во выделенных видов микроорганизмов	Из них видов рода <i>Bacillus</i>	
			абс.	%
<i>Tabanus autumnalis</i>	2002	17	5	29.4
<i>T. bovinus</i>	2001	17	5	29.4
<i>H. ciureae</i>	2001	13	4	30.8
	2002	16	4	25.0
<i>Chrysops pictus</i>	2002	12	5	41.7
	2003	16	2	12.5
<i>Chr. caecutiens</i>	2003	16	5	31.3
<i>Chr. relictus</i>	2003	8	2	25.0
<i>Haematopota subcylindrica</i>	2002	12	1	8.4
<i>Haem. pallidula</i>	2002	12	1	8.4
<i>Haem. pluvialis</i>	2003	14	3	21.4

наиболее распространёнными видами оказались *B. coagulans* (изолировано 6 штаммов из четырёх видов слепней), *B. subtilis* (5 штаммов из трёх видов), *B. marinus* (5 штаммов из двух видов), *B. schleglii* (4 штамма из трёх видов), *B. licheniformis* (4 штамма из трёх видов) и *B. pumilus* (4 штамма из двух видов). Остальные виды бацилл выделялись единично.

Количественные показатели выделенных штаммов варьировали от 10^2 до 10^6 КОЕ на объём органа. Наибольшие количественные показатели были отмечены для *B. marinus* (10^7 КОЕ у *H. ciureai* и 10^6 КОЕ у *Chr. pictus*), *B. badius* (10^7 КОЕ у *T. autumnalis*), *B. circulans*, *B. facitiosus* (10^6 КОЕ у *Chr. caecutiens*), *B. pumilus* (10^6 КОЕ у *Chr. relictus*).

При изучении биохимической активности выделенных бактерий рода *Bacillus* установлено, что примерно половина всех выделенных видов (10) обладает высокой сахаролитической активностью, другая же часть (11 видов) либо обладала слабой сахаролитической активностью, расщепляя лишь некоторые углеводы и давая слабую замедленную положительную реакцию, либо вообще не использовала сахара. Причём наиболее распространённые в организме членистоногих виды бацилл принадлежали как к первой, так и ко второй группе (табл. 5, 6). Протеолитическая активность большей части выделенных штаммов была высокой, особенно по отношению к желатину. Способностью к расщеплению казеина обладало небольшое количество выделенных штаммов (см. табл. 5, 6).

Среди бацилл, изолированных от иксодовых клещей и слепней, оказались доказанные продуценты антибиотиков — *B. cereus*, *B. coagulans*, *B. brevis*, *B. megaterium*, *B. pumilus*, *B. licheniformis*, *B. laterosporus*. Два вида являются патогенными для насекомых: *B. popilliae* поражает японских тараканов, некоторые штаммы *B. sphaericus* па-

тогенны для личинок комаров. *B. cereus*, обнаруженный в кишечном тракте слепней и в организме иксодид, может вызывать пищевые токсикоинфекции человека. Некоторые из выделенных нами видов бацилл ранее изолировали при тех или иных патологиях человека. Так, *B. circulans*, *B. pumilus* выделялись при менингитах, *B. licheniformis* — при бактериемии, *B. subtilis* — при послеоперационных осложнениях [15].

Таким образом, впервые от девяти видов исследованных слепней и трёх видов иксодид выделено около 100 штаммов бактерий рода *Bacillus*, которые на основании изучения фенотипических свойств отнесли к 21 виду. Установлено, что данные бактерии выявляются как из голодных клещей, собранных с растительности, так и паразитов, снятых с животных и человека при кровососании. Биоразнообразие бактерий данного рода, выявленное у иксодовых клещей и слепней, было по 17 видов у каждого. Индекс сходства их по встречаемости составил 80.9%. Это свидетельствует о том, что организм слепней и иксодид представляет сходную экологическую нишу для обитания бактерий рода *Bacillus*. Поскольку индекс встречаемости отдельных видов (*B. coagulans*, *B. licheniformis*, *B. marinus* и др.) в этих двух группах кровососов оказался достаточно высоким, то можно говорить о формировании адаптивных свойств этих бактерий к использованию организма слепней и иксодид в качестве среды обитания. В то же время, обладая особенностью питания кровью млекопитающих, они, вероятно, способны при кровососании передавать своим хозяевам часть популяций бактерий, концентрация которых в одной особи этих кровососов может достигать 10^6 — 10^7 КОЕ. В организме самих членистоногих бациллы, вероятно, вступают в межвидовые взаимодействия с другими сочленами микробоценоза, проявляя скорее антагонистические свойства, поскольку в ес-

Таблица 5

Биологические свойства бацилл, обладающих слабой сахаролитической активностью

Виды бацилл	Объект выделения	Размеры клеток, мкм	Подвижность	Спора			Анаэробный рост	Образование кислоты				Тест Фогес-Проксаура	Использование питрата	Лецитиназа	Редукция нитратов	Гидролиз		
				форма	расположение	раздутость спорангия		глюкоза	арабиноза	ксилоза	маннит					казеина	желатина	крахмала
<i>B. azotoformans</i>	<i>D. marginatus</i>	0.6×2.4	+	Э	Ц	±	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>B. badius</i>	<i>T. autumnalis</i>	0.8×1.6	+	С	Ц	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	±	±	-
	<i>D. marginatus</i>	1.2×2.4	+	Э	Ц	-	-	-	-	-	±	-	-	-	-	±	±	-
<i>B. insolitus</i>	<i>D. reticulatus</i>	0.8×3.1	+	Э	Ц	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
	<i>H. ciureai</i>	0.8×1.6	+	С	Т	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
	<i>Chr. caecutiens</i>	1.0×3.4	+	ЭС	ЦТ	-	-	-	-	-	±	+	-	-	-	-	-	-
<i>B. firmus</i>	<i>Chr. caecutiens</i>	0.8×3.2	+	Э	Ц	-	-	+	+	±	-	-	+	-	-	±	±	+
	<i>D. marginatus</i>	0.7×2.3	+	Э	Ц	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
	<i>T. autumnalis</i>	1.0×2.5	+	Э	Ц	-	-	-	-	-	±	+	-	-	+	+	+	+
<i>B. marinus</i>	<i>Chr. pictus</i>	0.9×1.7	+	С	Ц	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>D. marginatus</i>	1.0×3.1	-	Э	Ц	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. megaterium</i>	<i>Haem. pallidula</i>	0.8×3.2	+	Э	Ц	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>D. marginatus</i>	1.2×3.1	+	Э	Ц	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
	<i>T. autumnalis</i>	1.1×2.8	+	С	ЦТ	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
<i>B. mycoides</i>	<i>T. bovinus</i>	0.5×4.0	+	Э	Ц	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. popilliae</i>	<i>T. bovinus</i>	1.0×2.0	+	Э	ЦТ	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
	<i>T. autumnalis</i>	0.9×1.9	+	Э	Ц	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>B. sphaericus</i>	<i>Chr. pictus</i>	0.8×1.9	+	С	Ц	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Chr. pictus</i>	0.8×1.9	+	С	Т	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	<i>Chr. relictus</i>	1.4×3.2	+	С	ЦТ	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. cereus</i>	<i>H. ciureai</i>	0.9×1.8	+	Э	Ц	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Примечание. «+» — положительная реакция, «+» — положительная реакция с газообразованием, «-» — отрицательная реакция, «±» — слабоположительная реакция, С — сферическая спора, Э — эллипсоидная спора. Расположение споры: Ц — центральное, Т — терминальное, ЦТ — центрально-терминальное.



Таблица 6

Биологические свойства бацилл, обладающих высокой сахаролитической активностью*

Виды бацилл	Объект выделения	Размер клеток, мкм	Подвижность	Спора			Анаэробный рост	Образование кислот				Тест Фортес-Прокскура	Использование питрата	Лецитиназа	Редукция нитратов	Гидролиз		
				Форма	Расположение	Раздутость спорангия		Глюкоза	арабиноза	ксилоза	маннит					казеина	желатина	крахмала
<i>B. coagulans</i>	<i>T. bovinus</i>	0.9×2.8	+	Э	Т	-	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+
	<i>Chr. pictus</i>	0.8×2.5	+	Э	Т	-	+	+	+	-	-	-	+	-	+	-	-	+
	<i>D. marginatus</i>	0.9×2.9	+	Э	ЦТ	-	+	+	-	-	-	±	+	+	-	+	-	-
<i>B. alcalophilus</i>	<i>H. ciurei</i>	0.8×2.7	+	Э	Т	-	+	+	+	+	-	-	+	-	+	-	+	+
	<i>Chr. pictus</i>	1.0×2.7	+	Э	ЦТ	-	-	+	+	+	±	+	+	-	+	-	+	+
	<i>D. marginatus</i>	1.3×3.7	+	Э	Т	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>B. circulans</i>	<i>T. autumnalis</i>	0.8×2.8	+	Э	ЦТ	+	-	+	+	+	±	-	-	-	+	-	-	+
	<i>Chr. pictus</i>	0.8×2.9	+	Э	ЦТ	+	-	+	+	+	+	-	-	-	+	-	-	+
	<i>D. marginatus</i>	0.8×3.5	+	Э	ЦТ	+	-	+	+	±	+	-	-	-	+	-	-	+
<i>B. fastidiosus</i>	<i>Haem. pluvialis</i>	0.6×1.3	+	Э	Ц	-	-	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-
	<i>Chr. caecutiens</i>	1.0×3.7	+	Э	Ц	-	-	+	+	±	-	±	-	-	-	-	-	-
	<i>D. reticulatus</i>	0.7×2.9	-	Э	Ц	-	-	+	+	±	-	-	±	-	-	-	-	-
<i>B. lichentiformis</i>	<i>H. ciurei</i>	0.8×2.8	+	Э	ЦТ	-	+	+	+	+	+	-	+	-	+	-	+	+
	<i>Chr. pictus</i>	0.8×2.4	+	Э	Ц	-	+	+	+	+	+	+	±	-	-	-	-	+
	<i>D. marginatus</i>	0.8×3.0	+	Э	Ц	-	+	+	+	+	±	-	±	-	-	-	-	+
<i>B. laterosporus</i>	<i>D. marginatus</i>	0.8×4.2	+	Э	Ц	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	-
	<i>Chr. relictus</i>	0.8×1.6	+	С	Ц	-	-	+	+	±	±	+	+	+	-	-	-	-
	<i>Haem. pluvialis</i>	0.6×1.8	+	С	Ц	-	-	+	+	+	-	+	+	+	-	-	-	-
<i>B. cereus</i>	<i>D. marginatus</i>	0.7×1.8	+	С	Ц	-	-	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-
	<i>D. marginatus</i>	1.4 × 2.3	+	Э	Ц	-	+	+	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+
	<i>D. marginatus</i>	0.8×2.7	+	Э	Ц	-	-	+	+	+	+	-	-	+	+	+	-	+
<i>B. brevis</i>	1.2×4.0	+	Э	ЦТ	+	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+

* См. примечание к табл. 5.



тественных условиях способны выделять во внешнюю среду антибиотические вещества широкого спектра действия, а также продуцировать лектинолитические, диполитические, протеолитические ферменты [2]. Высокая биологическая актив-

ность ряда видов бацилл, естественно, влияет на формирование микробиоценоза, образующегося в каждой особи беспозвоночного хозяина.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 04-04-49119).

Библиографический список

1. Балашов Ю.С. Иксодовые клещи – паразиты и переносчики инфекций. СПб., 1998.
2. Осипова И.Г., Михайлова Н.А., Сорокулова И.Б. и др. Споровые пробиотики // Микробиология. 2002. №3. С.113–119.
3. Орлова М.В., Смирнова Т.А., Шамшина Т.Н. и др. Антибактериальная активность *Bacillus laterosporus* // Биотехнология. 1995. №1–2. С.23–26.
4. Карпунина Л.В., Мельникова У.Ю., Соболева Е.Ф. и др. Изучение адгезивных свойств клеток *Vacillus polytuxa* и роль лектинов бацилл в адгезивном процессе // Микробиология. 1999. Т.69, №4. С. 445–448.
5. Олсуфьев Н.Г., Лелеп П.Л. О значении слепней в распространении сибирской язвы // Паразиты, переносчики и ядовитые животные. М., 1935. С. 145–197.
6. Петерсон А.М. Спонтанная обсеменённость кишечного тракта слепней бактериями рода *Bacillus* // Проблемы современной паразитологии: Материалы междунар. конф. СПб., 2003. С. 54–55.
7. Петерсон А.М. Спонтанный микробиоценоз кишечного тракта слепня *Tabanus autumnalis* L. // Проблемы современной паразитологии: Материалы междунар. конф. СПб., 2003. С. 231–233.
8. Чиров П.А., Петерсон А.М., Турцева М.А. Спонтанный микробиоценоз желудочно-кишечного тракта слепней *Tabanus bovinus* и *Hybomitra ciureai* // Энтотом. и паразитол. исслед. в Поволжье. Саратов, 2003. Вып. 2. С. 95–105.
9. Турцева М.А., Чиров П.А. Иксодовые клещи (Ixodidae) – носители бактерий рода *Bacillus* // Проблемы современной паразитологии: Материалы междунар. конф. СПб., 2003. С. 144–145.
10. Чиров П.А., Турцева М.А. Спонтанный микробиоценоз клеща *Dermacentor marginatus* (Sulzer) в Саратовской области // Основные достижения и перспективы развития паразитологии: Материалы междунар. конф. М., 2004. С. 353–354.
11. Олсуфьев Н.Г. Слепни (Tabanidae) // Фауна СССР. М.; Л., 1977. Т. 7, вып. 2.
12. Филиппова Н.А. Фауна России и сопредельных стран. Иксодовые клещи подсемейства Amblyomminae. СПб., 1997.
13. Чиров П.А., Озерова Р.А., Петерсон А.М. Руководство для определения некоторых паразитических членистоногих Нижнего Поволжья. Саратов, 1999.
14. Краткий определитель бактерий Берги. 8-е изд. М., 1980. С. 286–294.
15. Сидоров М.А., Скородумов Д.И., Федотов В.Б. Определитель зоопатогенных микроорганизмов. М., 1995. С.104–108.
16. Пивоваров Ю.П., Королик В.В. Санитарно-значимые микроорганизмы (таксономическая характеристика и дифференцировка). М., 2000.

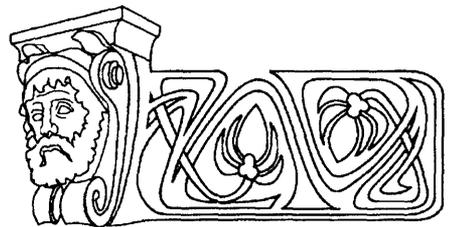
УДК 597/599: 574.5

ОСОБЕННОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ НАЗЕМНЫМИ ПОЗВОНОЧНЫМИ ЖИВОТНЫМИ ГРАНИЦ БИОГЕОЦЕНОЗОВ ДОЛИН РЕК

А.В. Беляченко, Г.В. Шляхтин

Саратовский государственный университет,
кафедра морфологии и экологии животных
E-mail: biofac@sgu.ru

Исследованы типы использования позвоночными животными границ биогеоценозов в долинах рек. Граничные экосистемы разделены на окраины и экотоны. Границы биогеоценозов служат репродуктивными и кормовыми местообитаниями 95 видам позвоночных животных, что составляет около 22% региональной фауны. Выделены группы позвоночных животных, связанных с границами только в репродуктивный период, во время сезонных миграций или встречающихся в них в течение всего бесснежного периода.



Features of the usage by ground vertebrates of biogeocenosis boundaries of river valleys

A.V. Belyachenko, G.V. Shlyakhtin

Types of the usage of vertebrates of biogeocenosis boundaries in river valleys were studied. Boundary ecosystems are classified as margins and ecotones. Biogeocenosis boundaries serve as reproduction and fodder localities of 95 vertebrate species, which is about 22% of the whole regional fauna. Vertebrate groups bound with the boundaries within the reproduction season only, during seasonal migrations or living within them during all the snowless season were disclosed.



Биогеоценозы пойм и долин рек являются естественными резерватами сообществ позвоночных животных. Благодаря чередованию на небольшой площади различных геоморфологических структур биогеоценозы обладают повышенной дисперсностью и большой протяженностью биогеоценологических границ различных типов. Через них происходит постоянный обмен веществом и энергией между биогеоценозами, и они могут служить основой для поддержания разнообразия животного населения.

В основу выделения и классификации краевых компонентов биогеоценозов в долинах рек положены особенности их ландшафтной структуры, которые резко отличаются от граничащих с ними континуальных систем. Наиболее значимыми признаками наличия границ различных типов могут быть: геоморфологические особенности долины реки (наличие развитой поймы, прирусловых валов, притеррасных понижений и т.п.), резкие неоднородности мезорельефа, заметная разница гранулометрического состава и структуры грунтов и почв, нарушения непрерывности фитоценологического покрова. Описания границ и их последующая классификация проводились на модельных участках долин рек Медведицы и Большого Узенья (далее Б. Узень), которые охватывали все эколого-генетические зоны (прирусловье, центральную пойму и надпойменные террасы) и имели типичное строение ландшафтов. В долине р. Медведицы площадь модельного участка составила около 15 км², Большого Узенья – 5.6 км². Внутри этих участков по границам фитоценозов различных типов закладывались учетные площадки от 2 до 5.5 га, где проводились описания наземных границ, среди которых выделены окраины и экотоны. В основу классификации окраин и экотонов настоящего исследования положены особенности растительного покрова, мезо- и микрорельефа. Между наземными биоценозами, внутри окраины или экотона, имеются резкие неоднородности строения фитоценозов, которые определяют вертикальные и горизонтальные составляющие структуры краевых систем. Для классификации границ «вода–суша» была применена схема, предложенная ранее М.В. Ермохиным [1].

Исследовались типы использования границ биогеоценозов позвоночными животными различных таксонов. Применялись традиционные методы относительных и абсолютных учетов численности: амфибии и рептилии учитывались маршрутным методом [2]; птицы – маршрутным методом, точечными учетами и картографированием индивидуальных участков [3–5]; млекопитающие разных отрядов – методом ловушко-линий, площадочного мечения, маршрутными учетами следов жизнедеятельности [6, 7].

В долине р. Медведицы среди наземных границ преобладают окраины ивняков и осокор-

ников в 1–2 яруса, дубрав разных типов в 2–3 яруса и разновозрастных посадок сосны в 1–2 яруса. Границы «вода–суша» представлены терригенными и реогенными окраинами, терригенными гемиэкотонами; доля истинных экотонов незначительна (рис. 1).

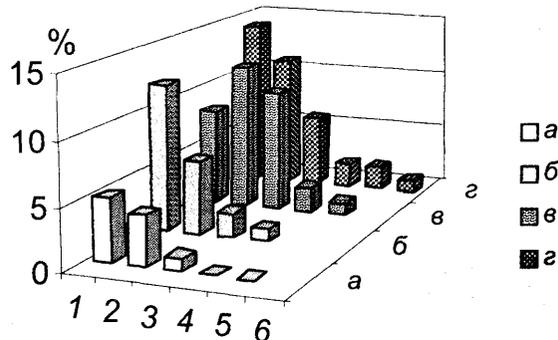


Рис. 1. Соотношение различных типов окраин и экотонов в долине р. Медведицы: а – приблизительно-водные границы в русле реки: 1 – терригенные окраины; 2 – реогенные окраины; 3 – терригенные гемиэкотоны; 4 – новые (физические) границы; 5 – экотоны; б – прирусловье: 1 – ивняковые и осокоревые окраины с одним ярусом; 2 – осокорево-кленовые окраины с двумя ярусами; 3 – осокорево-вязово-кленовые окраины с тремя ярусами; 4 – экотоны, образованные ивовыми и дроковыми ассоциациями; в – центральная пойма: 1 – дубовые и осокоревые окраины с одним ярусом; 2 – окраины вязовых, осокоревых, липовых дубрав, вязовых и кленовых осокорников с двумя ярусами; 3 – окраины вязово-кленовых, крапивно-ландышевых, ежевично-злаковых дубрав, вязово-кленовых осокорников с тремя ярусами; 4 – экотоны, образованные кленовыми и шиповниковыми ассоциациями; 5 – экотоны, образованные спирейными ассоциациями; г – надпойменные террасы: 1 – окраины сосновых посадок разного возраста, злаково-ландышевых березняков, ежевично-ландышевых дубрав, вейниковых осинников с одним ярусом; 2 – окраины сосновых посадок, вязово-крушиновых, кленово-осиновых дубрав, осиново-вязовых ольшаников с двумя ярусами; 3 – окраины сосновых посадок, вязово-осиновых, вязово-осокоревых дубрав с тремя ярусами; 4 – экотоны, образованные кленовыми и черемуховыми ассоциациями; 5 – экотоны, образованные шиповниковыми и спирейными ассоциациями; 6 – экотоны, образованные сосновыми и осиново-сосновыми ассоциациями

Ландшафтная структура долины р. Б. Узень имеет более простое строение. Пойма на всем протяжении русла отсутствует, берега реки представляют обрывы высотой до 4.5 м, местами поросших вязово-кленовым или вязово-крушиновым лесом. Надпойменные террасы нередко подходят вплотную к руслу реки. Экотоны, образованные кленовыми, крушиновы-

ми, шиповниковыми и спирейными ассоциациями, приурочены к меандрам реки.

Прибрежно-водные границы представлены большей частью экотонами, приуроченными к притеррасным водоемам в долине реки (рис. 2).

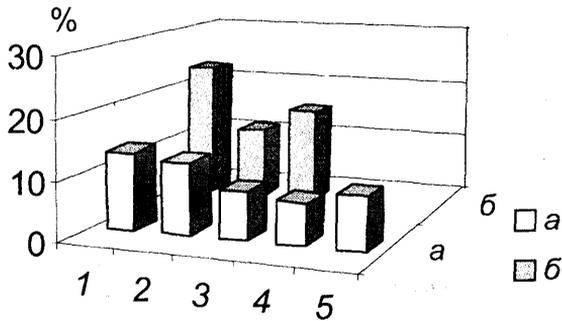


Рис. 2. Соотношение различных типов окраин и экотон в долине р. Б. Узень: а – прибрежно-водные внепойменные границы: 1 – горцово-камышовый экотон; 2 – рогозово-тростниковый экотон; 3 – камышово-рогозовый экотон; 4 – сусакотон; 5 – астагический осоковый экотон; б – наземные границы: 1 – окраины вязовников, кленовников и ивняков с одним ярусом; 2 – окраины кленово-крушиновых, кленово-жимолостевых вязовников и ивняков с двумя ярусами; 3 – кленовые, жимолостевые, жимолостево-шиповниковые, спирейные экотоны

Выявлено несколько типов использования границ наземными позвоночными животными: строительство логова, нор, гнезд или иных убежищ, сбор строительного материала; наличие индивидуального участка, который ольфакторно, визуально или акустически маркируется; наличие кладок или молодых животных; сбор корма взрослыми животными или выкармливание молодых; пересечение границ транзитом или остановка на непродолжительное время в период сезонных миграций. Для одних видов точность определения типа использования границ в полевых условиях сомнений не вызывала, для других (например, некоторых хищных млекопитающих, мигрирующих и уже приступивших к гнездованию птиц одного и того же вида) представляла большие трудности, что снижало достоверность исследований.

Среди амфибий наиболее равномерно заселяет терригенные и реогенные окраины в русле р. Медведица озерная лягушка. Ее наивысшая плотность отмечена в терригенных гемизкотонах и полных экотонах, что связано с лучшими условиями питания и укрытия от хищников. В новых границах, лишенных растительного покрова (например, осыпи обрывистых берегов), плотность вида минимальна. Во внепойменных экотонах р. Б. Узень видовой состав амфибий разнообразнее. Здесь встречаются личинки всех бесхвостых амфибий, обитающих

в регионе: озерной и остромордой лягушек, краснобрюхой жерлянки, обыкновенной чесночницы, зеленой жабы. Во взрослом состоянии в экотонах обитают краснобрюхая жерлянка и озерная лягушка.

Рептилии, постоянно использующие прибрежно-водные русловые границы и внепойменные экотоны, представлены в исследованных речных долинах одним видом: обыкновенным ужом. Краины разных типов часто посещаются гадюкой Никольского и прыткой ящерицей. Обилие последнего вида значительно повышается в период массового выхода из воды личинок стрекоз красотки блестящей, красотки-девушки, дедок обыкновенного и желтоногого.

Особенности сезонного пребывания птиц в окраинах и экотонах выявлены методом анализа главных компонент. Свыше 70% дисперсии исследуемых переменных объясняется действием первых трех независимых факторов (рис. 3). Первый из них (вес фактора 45.1%) интерпретируется как интенсивность использования границ отдельными видами, количественным соотношением различных типов активности птиц на границе. Второй фактор (20.7%) связан со сходством или различием сезонных особенностей связей изучаемых видов с границами. Третий фактор, доля которого в общей дисперсии невелика (13.0%), показывает, использует ли конкретный вид границу или нет.

В координатах первых двух факторов выделяются несколько компактных групп точек, соответствующих видам птиц, с разной интенсивностью использующих границы. В группу А входят, как правило, околородные и кустарниковые птицы. Большой веретенник, степная тиркушка, чибис, белошекая, белокрылая, малая и речная крачки используют астагический экотон, образованный осоковыми ассоциациями на временных внепойменных водоемах долины р. Б. Узень в летний период: эти виды строят здесь гнезда, выкармливают птенцов и кормятся сами. В период весенних и осенних миграций перечисленные виды в пределах экотона не отмечены. В послегнездовой период в экотонах, образованных на основе осоковых, сусакотонных и рогозово-тростниковых ассоциаций растительности, кормятся молодые птицы. Соловьиный сверчок, болотная и дроздовидная камышевки, камышевка-барсучок в летний период встречаются в экотонах, образованных рогозово-тростниковыми и камышово-рогозовыми ассоциациями растительности, где гнездятся и выкармливают птенцов. Камышевки обычны также в этих экотонах на пролете, а взрослые птенцы – и в послегнездовой период. Кустарниковые виды в экотонах, образованных спирейными и жимолостево-шиповниковыми ассоциациями, в двухъя-

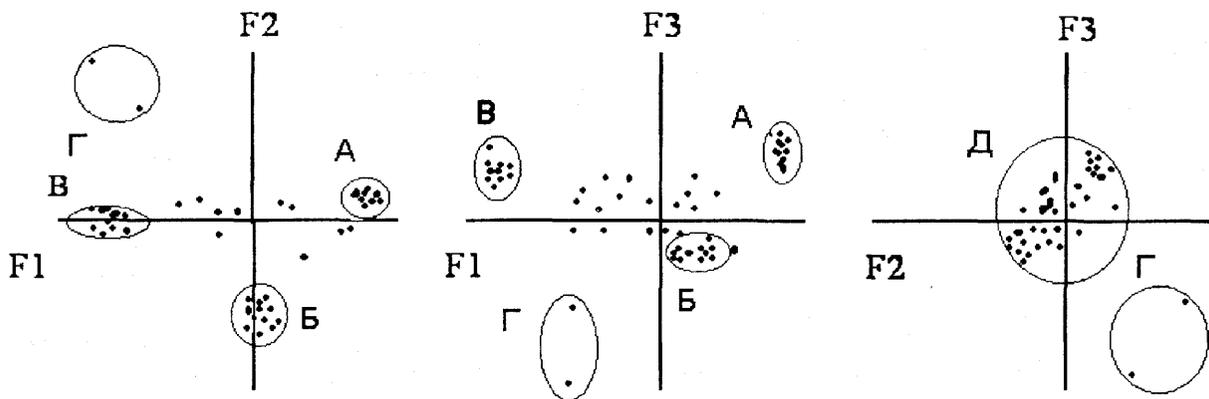


Рис. 3. Видовая структура птиц краевых экосистем в пространстве главных компонент (F_1 , F_2 , F_3): *А* — птицы, использующие краевые экосистемы в гнездовой период; *Б* — птицы, использующие краевые экосистемы в периоды весенних и осенних миграций и в гнездовой период; *В* — птицы, использующие краевые экосистемы в периоды весенних и осенних миграций; *Г* — залетные птицы, кормящиеся и отдыхающие в краевых экосистемах; *Д* — птицы, встречающиеся в краевых экосистемах в периоды весенних и осенних миграций, в гнездовой период и во время послегнездовых кочевок

русных окраинах кленово-жимолостевых вязовников долины р. Б. Узень представлены северной бормотушкой, ястребиной славкой и обыкновенным жуланом. Эти птицы не были отмечены в краевых местообитаниях на пролете, но регулярно здесь гнездятся, токуют и выводят птенцов. Северная бормотушка и ястребиная славка для токования используют обычно кусты жимолости татарской на окраине вязовников, а гнезда располагают в зарослях спиреи или шиповника. Абсолютные учеты при картировании гнездовых участков показали, что 87% пар бормотушки гнездятся в отчетливо выраженных экотонах, а 13% пар располагают гнезда в основании отдельно стоящих в поlynно-злаковой степи кустов шиповника или черныбыльника (отдельные структурные элементы границы, парцеллы). Ястребиные славки, напротив, чаще используют для размещения гнезда нижний ярус в окраинах (76% пар), а 18% пар приурочены к экотонам, образованным шиповниковыми ассоциациями. Немногие славки (6%) используют отдельно стоящие кусты жимолости татарской или сплошные заросли спиреи.

К *группе Б* относятся виды, тесно связанные с окраинами и экотонами не только во время гнездования, но и в периоды весенних и осенних миграций. Эта группа неоднородна по экологическим особенностям составляющих ее птиц. К водоплавающим и околководным видам, использующим границы вода—суша долины р. Б. Узень, относятся: краквя, серая утка, чирок-трескунок, поручейник, травник, перевозчик, обыкновенный бекас, озерная чайка. Они гнездятся в астатических экотонах, образованных на основе осоковых рогозово-тростниковых, сусаковых, камышово-рогозо-

вых ассоциаций. Плотность гнездования уток напрямую зависит от густоты водной растительности: если в сусаковых ассоциациях она составляет 5.5 пар/га, то в рогозово-тростниковых — 10.3 пар/га. В осоковых ассоциациях гнездования уток не отмечено. Кулики, напротив, особенно многочисленны в осоковых ассоциациях астатического экотона, где не только гнездятся и выкармливают птенцов, но и токуют во время весенних миграций. Виды, гнездящиеся в кустарниках и на земле в границах биогеоценозов в долинах рек Медведицы и Б. Узень, представлены лесным коньком, желтой и белой трясогузками, серой славкой, славкой-завирушкой, обыкновенным соловьем, варакушкой, садовой, обыкновенной, желчной овсянками (последний вид только на р. Б. Узень). К видам, использующим для гнездования в граничных экосистемах кроны деревьев, относятся обыкновенная горлица, вяхирь, ворона, сорока. Наиболее тесно связаны с экотонами, образованными ивовыми, кленовыми, жимолостевыми, шиповниковыми и спирейными ассоциациями, славка серая, лесной конек, обыкновенная, садовая и желчная овсянки. Славка-завирушка, вяхирь, обыкновенная горлица, ворона чаще используют сложные двухъярусные окраины.

Группу В составляют виды, которые регулярно используют пограничные экосистемы только во время пролета: пеночка-весничка, пеночка теньковка, пеночка трещотка, серая мухоловка, мухоловка-пеструшка, обыкновенная горихвостка, деряба, вьюрок, кулик-воробей, чернозобик, белохвостый песочник. Наконец, в *группу Г* включаются залетные виды, которые иногда кормятся в прибрежных экотонах: белая цапля и большой баклан.



В пространстве первого и третьего фактора существенных изменений структуры распределения видов не обнаружено. Второй и третий факторы влияют на распределение всех видов лишь по двум группам: одна из них (группа Д) объединяет с разной степенью близости виды, использующие границы в периоды пролета и гнездящиеся здесь (виды групп А, Б, В в пространстве факторов F1 и F2, F1 и F3), а вторая (группа Г) – залетные виды.

Около 25% всех видов не относятся ни к одной из групп и не образуют компактных сгущений. У каждого из этих видов имеются определенные особенности сезонного использования границ. Например, птицы семейства Синицевые (буроголовая гаичка, лазоревка, большая синица) часто встречаются на границах биогеоценозов долин рек Медведицы и Б. Узенья во время весеннего и осеннего пролета, когда они добывают здесь корм, токуют, остаются в экотонах на ночевки. Летом лазоревки и большие синицы нередко находят в экотонах гнездовой материал, однако гнезд и гнездовых участков в пределах граничных экосистем зарегистрировано не было. При строительстве гнезд они избегают границы и поселяются только в ядре лесного биогеоценоза. Исключение составляет буроголовая гаичка, у которой границы гнездового участка могут совпадать с границей леса или хвойных посадок. Все синицы активно собирают в переходных зонах биогеоценозов корм для себя и птенцов, взрослые птенцы в послегнездовой период во время кочевок постоянно используют границы. Зяблик, щегол и зеленушка отмечались в экотонах центральной поймы и надпойменных террас реки Медведицы. Они обычны здесь в период весеннего пролета, токуют и кормятся. Гнезд этих птиц обнаружено не было, но активно маркируемые гнездовые участки нередко на границах дубрав, осокорников и сосновых посадок.

Млекопитающие, которые связаны с краевыми экосистемами, условно относятся к двум группам. Первая объединяет амфибионтных животных, которые обитают, размножаются и питаются преимущественно в окраинах и экотонах разных типов. В долине р. Медведицы обычными представителями этой группы являются ондатра, бобр, американская норка, а на некоторых участках поймы и европейская норка. Бобры и ондатры роют норы в терригенных окраинах и гемиэкотонах. Экотоны и терригенные окраины используются бобрами для создания запасов корма и его транспортировки. Кормовые столики ондатры нередко расположены в терригенных и реогенных окраинах и в немногочисленных экотонах. Среди граничных экосистем американская норка проявляет наибольшую актив-

ность в терригенных окраинах. Здесь среди поваленных деревьев, в прикорневых пустотах и заламах прибрежно-водной растительности она устраивает временные убежища, охотится, использует границы между биогеоценозами для маркировки своих индивидуальных участков. Европейская норка встречается в терригенных окраинах в глубине поймы: по берегам небольших стариц, ручьев, временных водотоков. В граничных экосистемах долины р. Б. Узень многочисленна ондатра. Ее норы обычны в терригенных окраинах русла реки, на новых границах по обваловкам оросительных каналов. Кормовые столики и жилые хатки ондатры приурочены к рогозово-тростниковым и камышово-рогозовым внепойменным экотонам. Американская норка использует граничные экосистемы во время охоты.

Вторая группа млекопитающих значительно разнообразнее в видовом отношении и экологически более разнокачественная. Результаты мечения на учетных площадках мелких мышевидных грызунов показали, что большинство особей избегают окраин и экотон. На периферию лесных биогеоценозов вытесняются, как правило, молодые животные, имеющие низкий ранг иерархии. Хищные млекопитающие (барсук, лесная и каменная куницы, ласка, горностай, обыкновенная лисица) используют структурные элементы границ во время мечения индивидуальных участков. Копытные животные (кабан, сибирская косуля, лось) чаще всего пересекают границы транзитом и, судя по изучению следов жизнедеятельности, выбирают маршруты таким образом, чтобы время пребывания в открытых ландшафтах было минимальным. Установлено, что лоси в зимнее время питаются в экотонах, образованных молодыми соснами по границам лесопосадок. Кабаны во время кормежки по границам леса и мезофитных лугов нарушают дернину и оставляют порои, которые на следующий год засеваются семенами клена татарского. Это приводит к формированию новых экотон.

Таким образом, границы биогеоценозов в долинах исследованных рек служат репродуктивными и кормовыми местообитаниями 95 видам позвоночных животных, что составляет около 22% региональной фауны. Особенности сезонной динамики использования окраин и экотон разными позвоночными проявляются в структуре их распределения по группам: выделяются виды, связанные с границами только в репродуктивный период, во время сезонных миграций или встречающиеся в них в течение всего бесснежного периода.

Работа выполнена при поддержке федеральной целевой программы «Интеграция» (проект Э3126).



Библиографический список

1. *Ермохин М.В.* Экологическая типология маргинальных структур биоценозов в пограничных зонах вода-суша малых рек и водоемов речных долин // Вопросы биоэкологии: Сб. науч. тр. Саратов, 1998. С. 71–79.
2. *Шляхтин Г.В., Голикова В.Л.* Методика полевых исследований экологии амфибий и рептилий: Учеб. пособие. Саратов, 1986.
3. *Равкин Ю. С.* К методике учета птиц в лесных ландшафтах // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск, 1967. С. 66–75.
4. *Pinowski J., Williamson K.* Introductory informations of the 4th Meet. of the International Bird Census Committee // Acta Ornithol. 1974. V. 14, №6. P. 9–20.
5. *Tomialojc L.* The combined version of the mapping method // Bird census work and nature conservation / Ed. H. Oelke. Gottingen, 1980. P. 92–106.
6. *Теплов В. П.* Количественный учет выдры, соболя, куницы и мелких представителей семейства куньих // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных животных. М., 1952. С. 165–172.
7. *Ларина Н.И., Голикова В.А., Лебедева Л.А.* Учебное пособие по методике полевых исследований экологии наземных позвоночных. Саратов, 1981. С. 60–75.

ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АВИФАУНЫ СЕВЕРА НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

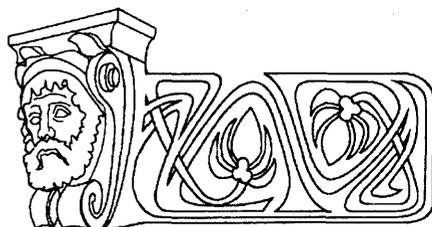
Е.В. Завьялов, Г.В. Шляхтин, В.Г. Табачишин*, Н.Н. Якушев

Саратовский государственный университет,
кафедра морфологии и экологии животных

E-mail: biofac@sgu.ru

* Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

E-mail: hrustovAV@forpost.ru



На основании полевых исследований и анализа данных литературы за период с середины XIX в. до настоящего времени выявлена динамика распространения и численности более 300 видов птиц севера Нижнего Поволжья. Установлено, что основу современной гнездовой фауны птиц изучаемого региона составляют виды лимнофильной и дендрофильной экологических групп, но в количественном отношении по численности лидирующее положение принадлежит склерофильной группе. В географо-генетической структуре авифауны севера Н. Поволжья преобладают дендрофильные элементы европейского типа фауны, однако по своему происхождению и истории развития эта группировка является гетерогенной: помимо автохтонных элементов бореального и неморального фаунистических комплексов здесь встречаются горно-пустынные, средиземноморские и тропические виды. Амплитуда видового разнообразия в пределах зональных экосистем изучаемого региона невысока, исключение составляют районы полупустынной и лесостепной зон. Показатели суммарной плотности населения птиц постепенно сокращаются при переходе от лесостепи к степи, а затем, напротив, резко увеличиваются при приближении в пределах севера Н. Поволжья к границам полупустынной зоны; более четко выявленная тенденция проявляется с северо-запада на юго-восток в отношении числа фоновых видов. Основные тренды населения птиц урбанизированных ландшафтов связаны преимущественно с продуктивностью, застройкой и облесенностью территории, возрастом застройки, рельефом и сезонной теплообеспеченностью; интегральное влияние этих факторов является ведущей причиной пространственно-временной неоднородности орнитокомплексов в течение года.

Faunistic characteristics of the avifauna of the northern Lower Volga region

E.V. Zavalov, G.V. Shlyakhtin, V.G. Tabachishin, N.N. Yakushev

On the basis of our field surveys and literature data analysis from the middle XIX century till now the distribution and number dynamics of more than 300

bird species of the northern Lower Volga region were traced. The basis of the modern nesting avifauna of the studied area was found to comprise species of the limnophilic and dendrophilic ecological groups, but quantitatively the leading role belongs to the sclerophilic group. In the geographo-genetical structure of the avifauna of the northern Lower Volga region, dendrophilic members of the European fauna type predominate, however, by its origin and development history this group is heterogenous: besides autochthonous members of the boreal and memorial faunistic complexes, there are montane-eremic, Mediterranean and tropical species. The specific diversification amplitude within the zonal ecosystems boundaries of the surveyed area is not high, with the exception of semidesert and forest-steppe zones. The parameters of general bird population density are gradually reduced at forest-steppe to steppe transition, and then, vice-versa, are sharply increased at approaching the semidesert zone boundaries within the north Lower Volga region; a more pronounced trend manifests itself from north-west to south-east concerning the background species number. The basic trends in the bird population of urbanized landscapes are predominantly related to productivity, built-up being and afforestation of the territory, the age of building, relief and seasonal heat provision; the integral effect of these factors is the leading cause of spatial-temporal non-uniformity of ornithocomplexes in the course of the year.

Проблема сохранения биологического разнообразия на современном этапе является одной из наиболее социально значимых. Она стоит в числе главных условий поддержания устойчивости среды обитания человека как биологического вида. Фундаментальной основой для этого служат общие экологические принципы в классическом их понимании. Сохранение биоразнообразия в условиях динамики естественных и антропогенных факторов может быть обеспечено только с использованием эко-



логически обоснованных методов, применимых к отдельным территориям и конкретным видам [1]. Разрабатываются они на базе долговременных наблюдений за состоянием населения животных, осуществляемых в рамках биологического мониторинга. Такие исследования являются главным звеном контрольно-информационной системы при реализации концепции устойчивого развития обширных территорий [2].

В результате хозяйственной деятельности человека происходят глобальные изменения структуры экосистем, многие виды растений и животных становятся редкими, исчезающими или уже исчезнувшими. Результаты многочисленных исследований наглядно демонстрируют, что при различных формах антропогенного вмешательства (загрязнении, инсектицидном прессе, ацидофикации и эвтрофикации водоемов) уменьшается видовое разнообразие сообществ. В одних случаях, при увеличении объемов полезной продукции, человек умышленно упрощает структуру экосистем, в других — активно увеличивает видовой спектр, что наиболее ярко проявляется при акклиматизации животных и растений или при восстановлении ранее нарушенных природных комплексов. Общим итогом подобных действий обычно является исчезновение наиболее специализированных видов, а также животных с узкими экологическими спектрами [3]. В данном отношении показательным является Нижневолжский регион, на севере которого на протяжении последнего столетия процессы фауногенеза кардинально изменили свою направленность. На данной территории антропогенный пресс становится все более многофакторным; проявляются новые формы синергетических эффектов. Здесь стали преобладать территории, которые по своему облику резко отличаются от исторически сложившихся на севере Нижнего Поволжья.

В качестве традиционной модели при изучении влияния антропогенных и абиотических факторов на компоненты природных комплексов используются птицы, которые являются индикаторами многих процессов, протекающих в экосистемах. Состояние популяций выбранных модельных объектов в полной мере отражает изменения, происходящие на территории севера Н.Поволжья, которая по своим размерам сопоставима с масштабами площадей, на которых возможно проследить последствия наиболее распространенных форм абиотического и антропогенного воздействия. Кроме того, реакция птиц на стрессирующие факторы характеризуется высокой динамичностью, что дает возможность изучать их реакцию на экологическую трансформацию среды в период, непосредственно следующий за ней. Высокая

относительная численность большинства видов птиц позволяет получать репрезентативные выборки, а наличие хорошо отработанных и зарекомендовавших себя методик является надежной основой работ данной тематической направленности. Таким образом, птицы отвечают тем требованиям, которые традиционно предъявляются к биологическим моделям [4]. Они могут быть использованы для выявления общих принципов приспособления организмов к жизни в интенсивно трансформированной среде, особенно у границ ареалов, и наиболее значимых адаптивных реакций на разнообразные формы внешних воздействий. Изучение данной актуальной проблемы основывается на эколого-географической характеристике фауны птиц региона, изучении пространственно-временной трансформации орнитокомплексов природных и урбанизированных ландшафтов.

Материал и методы

Настоящее исследование основано на полевых наблюдениях и анализе данных литературы, осуществленных в период с 1989 по 2004 гг. применительно к территории севера Н.Поволжья. Данные по распространению птиц в регионе получены в результате полевых наблюдений, осуществленных более чем в семиста точках. В основу методических приемов положено маршрутное эколого-фаунистическое обследование территории, сочетавшееся с работой на стационарах. Учеты численности были приурочены ко всем временам года, но большая их часть осуществлена в весенне-летнее время. За весь период работ в пределах 35 административных районов Саратовской области с маршрутными учетами пройдено около 4.5 тыс. км. Кроме того, проанализированы коллекционные орнитологические сборы, приуроченные к территории изучаемого региона и хранящиеся в фондах Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург), Зоологического музея Национального научно-природоведческого музея НАН Украины (г. Киев), Государственного Дарвиновского музея (г. Москва), Зоологических музеев Саратовского, Московского, Казанского и Дальневосточного (г. Владивосток) государственных университетов, других зоологических хранилищ страны. Всего было просмотрено более 3,5 тыс. научно-коллекционных тушек и чучел птиц с севера Н. Поволжья в 16 фондовых коллекциях.

В ходе определения численности птиц использовались учеты на маршрутах (трансектах дифференцированной ширины), точечные учеты [5] и комбинированный вариант метода картографирования [6]. Полученные количественные характеристики пересчитывались в показатели видовой обилия: число пар (или осо-



бей) на единицу площади. Анализ качественной и количественной информации проводился в отношении размножающихся на изучаемой территории птиц с выделением нескольких основных категорий (размножение подтверждено, вероятно или возможно).

Для сравнения разнокачественных данных, полученных в результате собственных исследований и анализа литературных источников, применялась балльная оценка. При характеристике относительной численности птиц изучаемого региона были приняты традиционные определения: очень редкие, редкие, малочисленные, обычные, многочисленные, очень многочисленные виды [7]. Русские и латинские названия таксонов птиц приводятся в соответствии со сводкой Л.С. Степаняна [8], типы фауны — по Б.К. Штегману [9] с некоторыми изменениями и дополнениями [10]. Статистическая обработка первичных данных производилась по общепринятым методикам [11].

С целью изучения пространственных изменений структуры орнитокомплексов севера Н.Поволжья использовали программы автоматической классификации [12]. При этом сезонные варианты населения птиц различных местообитаний разделяли по коэффициентам сходства на определенное заданное число классов с расчетом среднего сходства между ними. Наряду с этим оценивалось внутреннее сходство групп — среднее от коэффициентов сходства вариантов населения, вошедших в данную группу. Для оценки силы связи пространственно-временной изменчивости населения птиц со структурообразующими факторами среды использовали методы многомерного качественного факторного анализа [12]. С этой целью использовалась матрица коэффициентов сходства по средним для обобщенных групп вариантов. Классификацию осуществляли с помощью одного из методов кластерного анализа — качественного аналога метода главных компонент [12], по коэффициенту сходства Жаккара для количественных признаков. Полученные таким образом первичные сведения были переданы в банк данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН и использованы при классификации летнего населения птиц Восточно-Европейской равнины.

Результаты и их обсуждение

На основе анализа литературы, коллекционных материалов зоологических музеев, региональных фондовых коллекций, а также полевых исследований на территории севера Н.Поволжья за период с 1871 по 2004гг. выявлено пребывание 335 видов птиц, относящихся к 19 отрядам. Общее выявленное бо-

гатство фауны не может использоваться без некоторой корректировки для характеристики региона в данный момент времени. Большая часть птиц, отнесенных преимущественно к группе залетных, была встречена в области лишь 1–2 раза и в достаточно удаленные от нынешнего периода сроки, а их находки не подтверждены достоверными материалами. Поэтому из орнитофауны области в настоящее время следует исключить несколько видов, среди которых розовый пеликан (*Pelecanus onocrotalus*), белый гусь (*Chen caerulescens*), мраморный чирок (*Anas angustirostris*), орлан-долгохвост (*Haliaeetus leucoryphus*), белоголовый сип (*Gyps fulvus*), стервятник (*Neophron percnopterus*), дрофа-красотка (*Chlamydotis undulata*), азиатская бурокрылая ржанка (*Pluvialis fulva*) и ряд других. Среди 214 видов, отнесенных к группе гнездящихся, для 193 птиц размножение носит достоверный характер, 14 — вероятный, 7 — предположительный. Еще три вида (глухарь — *Tetrao urogallus*, рябчик — *Tetrastes bonasia*, каменный воробей — *Petronia petronia*) полностью исчезли из гнездовой фауны региона; 43 вида встречаются только в период миграций и 38 отнесены к категории залетных. Только зимой отмечались 12 видов; всего же зимняя фауна представлена 62 видами.

Наиболее богато в авифауне Саратовской области представлены воробьинообразные (127 видов), затем следуют ржанкообразные (65 видов), гусеобразные и соколообразные (по 33 вида), заметно участие журавлеобразных (14), аистообразных (12) и совообразных (12 видов). Остальные 12 отрядов представлены 1–8 видами каждый, что в сумме составляет 39 видов, или 11.6% всей фауны. В составе гнездящихся птиц доминируют воробьинообразные (45.3%), значительно уступают им ржанкообразные (12.1%) и соколообразные (11.2%); остальные 14 отрядов характеризуются незначительной долей участия (от 0.5 до 7.5%). Группу пролетных птиц образуют представители 6 отрядов, среди которых преобладают ржанкообразные (48.9%), гусеобразные (30.2%) и воробьинообразные (9.3%). Среди видов, встречающихся в регионе только в зимний период, отмечены представители лишь 2 отрядов: воробьинообразных (83.3%) и соколообразных (16.7%).

Классификация представителей региональной орнитофауны по группам относительной численности позволяет установить, что среди гнездящихся птиц 15 видов очень многочисленны, 19 — многочисленные, 75 — обычные, 58 — малочисленные, 20 — редкие и 27 — очень редкие (табл.1). Для пролетных видов получено иное соотношение: только 5 видов относится к группе многочисленных, 5 — обыч-



ных, 10 – малочисленных, 16 – редких и 7 – очень редких. Зимняя группировка включает 3 многочисленных вида, 2 – обычных, 5 – малочисленных и 2 – очень редких.

По типу биотопической приуроченности птицы фауны Саратовской области образуют хорошо выраженные экологические группировки (табл.2). Кампофильная группировка весьма бедна (43 вида, 32 гнездящихся). Она представлена типичными видами зонального типа, полупустынными и мезофильными луговыми птицами (хохлатым – *Galerida cristata*, малым – *Calandrella cinerea*, серым – *C. rufescens*, степным – *Melanocorypha calandra*, белокрылым – *M. leucoptera*, черным – *M. yeltoniensis* и полевым – *Alauda arvensis* жаворонками, перепелом – *Coturnix coturnix*, коростелем – *Crex crex*, стрепетом – *Tetrax tetrax*, дрофой – *Otis tarda*, желтой – *Motacilla flava* и желтолобой – *M. lutea* трясогузками). Дендрофильная характеризуется значительным видовым богатством (125 видов, 88 гнездящихся).

Фауну лесных биогеоценозов, занимающих всего около 7% территории севера Н.Поволжья, составляют птицы широколиственных и степных формаций. Некоторые из дендрофильных видов, приспособившихся к гнездованию в искусственных лесонасаждениях, сейчас достигли здесь очень высокой численности (грач

– *Corvus frugilegus*, сорока – *Pica pica*, серая славка – *Sylvia communis*). Лимнофильная группировка (139 видов, 72 гнездящихся) приурочена к околородным местообитаниям. Ее основу составляют птицы, связанные со степными водоемами лиманно-полевого типа. Незначительным видовым разнообразием характеризуется склерофильная группировка – всего 28 видов, из которых 22 гнездятся. Обладая высокой экологической пластичностью, многие из них смогли адаптироваться к гнездованию в дуплах и гнездах врановых птиц, строениях и сооружениях человека. Иногда их популяции здесь даже намного крупнее, чем в первичных местообитаниях.

Среди пролетных птиц абсолютно доминируют лимнофильные виды (37 видов); здесь крайне мало представителей других экологических групп (дендрофильных – 4, кампофильных и склерофильных – по 1 виду). Основу населения регулярно зимующих птиц образуют дендрофильные виды (7), в нем совершенно отсутствуют лимнофильные виды. Анализируя сезонную структуру самих экологических группировок, следует обратить внимание на то, что лимнофильные виды представлены на севере Н.Поволжья в основном гнездящимися (51.8%) и пролетными (26.6%) птицами (табл. 3).

Таблица 1

Распределение видов птиц Саратовской области по группам относительной численности

Категория относительной численности	Гнездящиеся		Пролетные		Зимующие		Залетные		Всего	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Очень многочисленные	15	7.0	-	-	-	-	-	-	15	4.9
Многочисленные	19	8.9	5	11.6	3	25.0	-	-	27	8.8
Обычные	75	35.1	5	11.6	2	16.6	-	-	82	26.7
Малочисленные	58	27.1	10	23.2	5	41.7	-	-	73	23.8
Редкие	20	9.3	16	37.2	-	-	9	23.7	45	14.6
Очень редкие	27	12.6	7	16.4	2	16.7	29	76.4	65	21.2
Всего	214	100	43	100	12	100	38	100	307	100

Таблица 2

Экологическая структура авифауны севера Нижнего Поволжья

Виды	Экологическая группировка								Всего	
	дендрофильная		кампофильная		склерофильная		лимнофильная			
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Гнездящиеся	88	70.4	32	74.4	22	78.5	72	51.8	214	63.9
Пролетные	4	3.2	1	2.3	1	3.6	37	26.6	43	12.8
Зимующие	7	5.6	3	7.0	2	7.2	-	-	12	3.6
Залетные	13	10.4	4	9.3	-	-	21	15.1	38	11.3
Исчезнувшие	13	10.4	3	7.0	3	10.7	9	6.5	28	8.4
Всего	125	100	43	100	28	100	139	100	335	100



Среди кампофильных преобладают гнездящиеся виды (74.4%), на долю залетных, пролетных и зимующих птиц приходится 9.3, 7.0 и 2.3% соответственно. Основная масса дендрофильных видов относится к группе гнездящихся (70.4%); на долю залетных и исчезнувших среди них приходится 20.8%. В группе склерофильных видов также большинство представителей (78.5%) гнездится в регионе.

Анализ распределения гнездящихся видов по группам обилия раскрывает следующие закономерности. На севере Н.Поволжья доминируют по численности склерофильные виды, 40.9% которых являются здесь многочисленными или очень многочисленными видами (рис. 1). Затем следует лимнофильная группа, в составе которой 15.3% видов многочисленные и очень многочисленные птицы. Гораздо меньше таких представителей в дендрофильной (11.7%) и кампофильной (9.3%) группировках.

Анализ биотопической пластичности гнездящихся птиц севера Н.Поволжья показывает, что к стеногопным, занимающим только один биотоп, можно отнести всего 32.2% видов (табл. 4), тогда как в двух биотопах обитает 37.9%, в трех – 22.0%, а 7.9% птиц заселяет не менее 4 биотопов.

Амплитуда видовой разнообразия в пределах зональных экосистем изучаемого региона невысока, исключение составляют районы полупустынной и лесостепной зон (рис. 2). Показатели суммарной плотности населения птиц постепенно сокращаются при переходе от ле-

состепи к степи, а затем, напротив, резко увеличиваются при приближении в пределах севера Н.Поволжья к границам полупустынной зоны. Данная тенденция проявляется в отношении всей территории Восточной Европы, начиная от средней тайги, и противоречит классической схеме распространения животных, как это, например, наблюдается в Западной Сибири [10].

Данное явление обусловлено высокой антропогенной трансформацией ландшафтов, которая возрастает в указанном направлении. Более четко выявленная тенденция проявляется с северо-запада на юго-восток в отношении числа фоновых видов, образующих ядро зональных орнитокомплексов. В целом в пределах Восточно-Европейской равнины плотность населения птиц сокращается при переходе от лесостепи к степной зоне с 494.0 до 339.0 особей/км², а число фоновых видов – с 59 до 51 [10]. Приблизительно в этом же направлении в орнитокомплексах изучаемой территории возрастает доля представителей транспалеарктического типа фауны, максимальных значений которой достигает в пределах областного центра.

В географо-генетическом отношении птицы севера Н.Поволжья представляют 12 типов: европейский, сибирский, арктический, европейско-китайский, транспалеарктический, китайский, тибетский, монгольский, средиземноморский, неарктический, голарктический и неясного происхождения. Преобладают здесь представители европейского типа: 95 видов,

Экологическая структура авифауны севера Нижнего Поволжья, %

Таблица 3

Виды	Экологическая группировка			
	дендрофильная	кампофильная	склерофильная	лимнофильная
Гнездящиеся	41.1	15.0	10.3	33.6
Пролетные	9.3	2.3	2.3	86.1
Зимующие	58.3	25.0	16.7	-
Залетные	34.2	10.5	-	55.3
Исчезнувшие	46.5	10.7	10.7	32.1
Всего	37.3	12.8	8.4	41.5

Таблица 4

Степень эвритопности представителей различных экологических группировок птиц севера Нижнего Поволжья

Экологическая группировка	Всего гнездящихся видов	Количество биотопов, занимаемых одним видом				Среднее количество биотопов, приходящееся на один вид
		1	2	3	4	
Дендрофильная	88	27	32	22	7	2.0
Кампофильная	32	7	12	10	3	2.3
Склерофильная	22	4	4	8	6	2.7
Лимнофильная	72	31	33	7	1	1.7
Всего	214	69	81	47	17	2.0

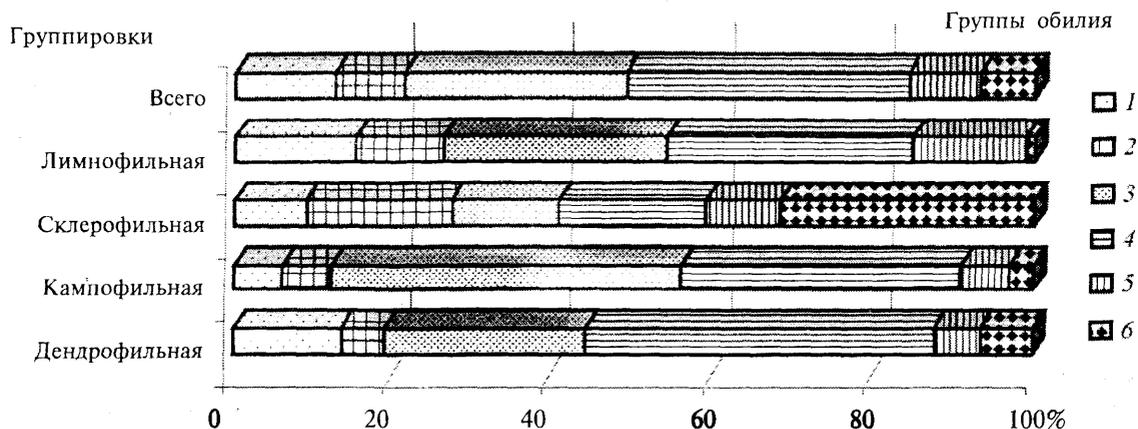


Рис. 1. Распределение гнездящихся видов птиц по экологическим группировкам и группам обилия: 1 – очень редкие, 2 – редкие, 3 – малочисленные, 4 – обычные, 5 – многочисленные, 6 – очень многочисленные

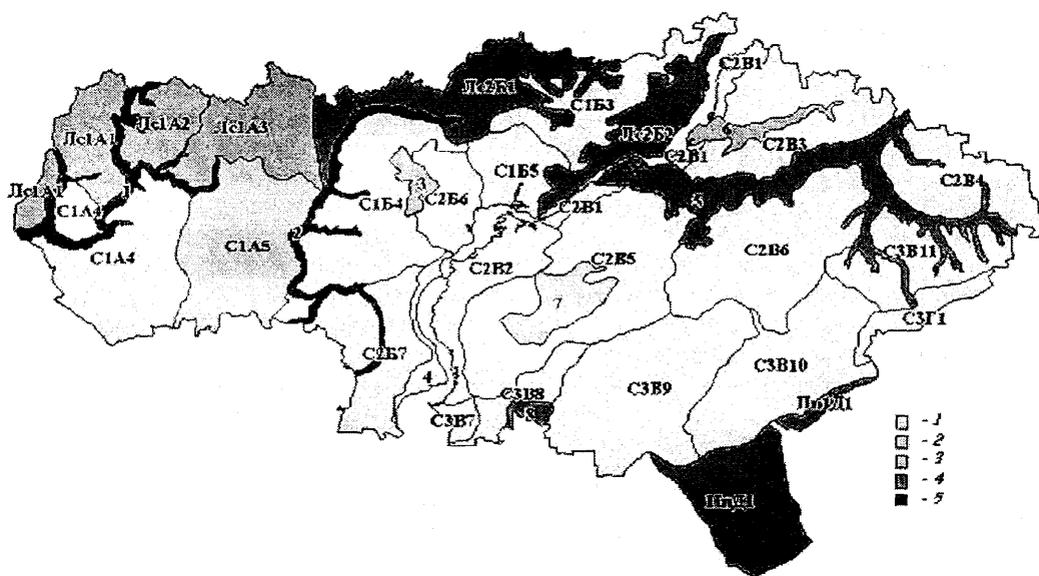


Рис. 2. Видовое разнообразие птиц севера Нижнего Поволжья (обозначение ландшафтных районов и местностей по [14]): 1 – менее 70 видов, 2 – 70–80, 3 – 81–90, 4 – 91–100, 5 – более 100 видов

или 28.4%. Ниже в организации населения птиц доля транспалеарктов (68 видов, или 20.4%). Участие в орнитофауне сибирских, арктических, средиземноморских, монгольских и неясного происхождения видов невелико (12.6, 11.4, 9.9, 7.8 и 6.6% соответственно). Птицы китайского, голарктического, европейско-китайского, тибетского и неарктического происхождения представлены в фауне 1–2 видами.

Анализ лидирующих видов по обилию в пределах зональных орнитокомплексов изучаемой территории позволяет выявить несколько общих черт. Так, по биомассе во всех ландшафтных районах и местностях севера Н.Поволжья доминируют преимущественно грач и серая ворона (*Corvus cornix*), на некоторых территориях – зяблик (*Fringilla coelebs*) и поле-

вой жаворонок. В частности, в пределах лесостепи на долю зяблика приходится до 10% от общего обилия орнитофауны, полевого воробья (*Passer montanus*) – 7, полевого жаворонка – 5, грача – 5, домового воробья (*P. domesticus*) – 4. Сопоставимые данные получены для степных зональных экосистем, где доля полевого воробья составляет 8% суммарной плотности населения, полевого жаворонка – 5, грача – 4, обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris*) – 7 и обыкновенного соловья (*Luscinia luscinia*) – 5% [10]. В полупустынных ландшафтных районах возрастает доля полевого жаворонка по данному показателю (до 12%), а также увеличивается роль каменок (обыкновенной – *Oenanthe oenanthe* и плясуньи – *O. isabellina*), жаворонок (малого, се-



рого, белокрылого, степного и черного), садовой овсянки (*Emberiza hortulana*) и желтой и желтолобой трясогузок в составе орнитокомплексов семиаридных территорий.

На севере Н.Поволжья значительные изменения орнитонаселения происходят при сплошной урбанизации территории: в крупных городах отмечается минимальное видовое разнообразие при максимальной плотности немногих синантропных видов. В местообитаниях г.Саратова, например, в течение всего года по плотности населения доминируют синантропные виды – домовый и полевой воробьи, сизый голубь (*Columba livia*), а зимой – большая синица (*Parus major*), грач, серая ворона, галка (*Corvus monedula*) и сорока. В целом осуществленные исследования позволили установить пребывание в различные сезоны года в пределах г.Саратова 193 видов птиц, относящихся к 17 отрядам (табл. 5). Из них для 103 достоверно отмечено гнездование, 40 видов (20.7%) – пролетные, 13 (6.7%) – зимующие, 2 (1.0%) – залетные и 35 (18.1%) – летующие с вероятным и предполагаемым характером размножения.

Таблица 5

Распределение семейств и видов птиц г.Саратова по отрядам

№ п/п	Отряд	Количество	
		семейств	видов
1	Гагарообразные	1	1
2	Поганкообразные	1	3
3	Аистообразные	1	3
4	Гусеобразные	1	17
5	Соколообразные	2	18
6	Курообразные	1	2
7	Журавлеобразные	2	6
8	Ржанкообразные	3	29
9	Голубеобразные	1	5
10	Кукушкообразные	1	1
11	Совообразные	1	6
12	Козодоеобразные	1	1
13	Стрижеобразные	1	1
14	Ракшеобразные	3	3
15	Удодообразные	1	1
16	Дятлообразные	1	5
17	Воробьинообразные	22	91
Всего		44	193

Из гнездящихся птиц более половины (62 вида) относится к европейскому типу, чуть ниже доля транспалеарктов (28). Участие в орнитофауне средиземноморских, монгольских и сибирских видов невелико (4.9, 4.8 и 2.9% соответственно). Гнездование птиц в пределах жилой застройки установлено для 36 видов (34.9% всех

гнездящихся на исследуемой территории) с преобладанием европейского и транспалеарктического типов. Такие виды, как сизый голубь, черный стрижен (*Apus apus*), деревенская ласточка (*Hirundo rustica*), воронка (*Delichon urbica*), домовый воробей обитают преимущественно в гнездовой период в кварталах новой, старой многоэтажной и индивидуальной застройки, городских парках. В зеленой зоне, на открытых пространствах и водоемах отмечено гнездование 95 видов птиц (92.2% всей гнездовой фауны) со значительным преобладанием европейского типа (60.0%). Значительно меньше в орнитофауне выделенных местообитаний доля транспалеарктов (26.3%). Таким образом, в фаунистическом составе гнездящихся птиц г.Саратова при продвижении от застроенной части города к местообитаниям с меньшими показателями антропогенного пресса (лесным массивам, открытым пространствам) участие широко распространенных видов сокращается, а доля видов европейского типа увеличивается.

Для 184 видов птиц (95.3%) различных систематических групп на исследуемой территории отмечены осенние и весенние миграции. Из них 40 видов зарегистрировано исключительно во время пролета. Во время осенних миграций отмечено 27 видов (*Anser anser*, *A.albifrons*, *Aythya marila* и др.) Кроме того, 7.3% видов (*Cygnus cygnus*, *Mergus merganser*, *Eudromias morinellus*, *Philomachus pugnax*, *Numenius arquata* и др.) встречаются в черте г.Саратова преимущественно в весенний период. Среди пролетных птиц преобладают виды арктического и транспалеарктического типов фауны (13 и 12 видов соответственно). Значительно уступают им сибирский (8 видов), европейский и монгольский (4 и 2 вида) типы, представленные в основном лимнофильными и дендрофильными видами.

В зимний период на исследуемой территории выявлен 51 вид, что составляет 26.4% от общего числа зарегистрированных птиц. Для 13 видов отмечено пребывание на исследуемой территории только в зимнее время (*Buteo lagopus*, *Picus canus*, *Regulus regulus*, *Parus ater*, *Acanthis flammea*, *A. hornemanni* и др.). Из общего числа зарегистрированных видов 27 (52.9%) встречаются в пределах городской многоэтажной застройки, 48 (94.1%) – в лесных ценозах, на интразональных участках открытых пространств и водоемов. На 39.2% зимняя орнитофауна представлена европейским типом фауны (20 видов), 25.5% составляют транспалеаркты; значительно ниже доля сибирского типа фауны (17.6%). Еще меньше число видов, зимующих в черте города, относящихся к арктическому, монгольскому и китайскому типам фауны.

Авифауна урбанизированных ландшафтов характеризуется высокой динамичностью: в течение года в основных типах городских местооби-



таний происходит неоднократная коренная перестройка населения пернатых, приводящая не только к смене эдификаторов, но иногда и к полной замене сообщества. Между тем временные границы существования сезонных сообществ птиц близки со сроками наступления фенологических сезонов и климатических периодов года и их продолжительностью. Например, используя традиционные и оригинальные принципы хронологической классификации годового ряда населения птиц г.Саратова, выявлено 6 сезонных специфичных составов орнитонаселения: зимний (01.11–15.02), предвесенний (15.02–15.03), предгнездовой (15.03–15.05), гнездовой (15.05–15.07), постгнездовой (15.07–15.09) и миграционный (15.09–01.11). При этом формирование весеннего сообщества населения птиц несколько запаздывает по сравнению с одноименным климатическим сезоном, но совпадает с фенологическим периодом. Летнее сообщество птиц, напротив, формируется раньше фенологического, но совпадает с климатическим. Осенние комплексы птиц формируются уже в конце лета, а появление зимнего населения совпадает как с климатическим, так и фенологическим периодами.

В застроенной части города, на бульварах и внутригородских водоемах предвесенние перемещения начинаются на 2 недели раньше, чем в лесопарковой зоне и на открытых пространствах. Кочевки и осенний пролет в различных местообитаниях начинаются примерно в одно и то же время, однако зимние сообщества птиц в лесопарковой зоне формируются на 2 недели раньше, чем в застроенной части города.

Показатели суммарного обилия птиц г.Саратова, их биомассы и трансформируемой ими энергии увеличиваются в ряду местообитаний: открытые пространства → лесопарки → водоемы и их окрестности → городские парки → скверы и бульвары → районы одноэтажной индивидуальной застройки → районы новой многоэтажной застройки → районы старой многоэтажной застройки. В этой связи можно выделить основные причины и факторы, определяющие дестабилизацию первичной структуры орнитокомплексов территорий, подвергшихся урбанизации. К группе факторов, нарушающих экологические механизмы регуляции численности птиц городских ландшафтов, относятся трофический фактор, деятельность человека, присутствие хищников и другие.

Для создания полного представления о населении птиц любой изучаемой территории недостаточно проанализировать лишь пространственную динамику количественных показателей. Целесообразно обратить внимание и на пространственные изменения структуры орнитокомплексов. Для этих целей традиционно используют программы автоматической классификации [12]. Данный алгоритм применен при изучении простран-

ственно-временной динамики урбанизированных территорий севера Н.Поволжья. При выявлении структуры населения птиц г.Саратова самым информативным оказалось разбиение на 11 классов, отражающих наиболее общий характер пространственно-временной изменчивости с наименьшими потерями информации, неизбежными при любом обобщении. Порог значимости связи вычислялся как среднее для всей матрицы значений коэффициента сходства и равен 22 единицам.

Последовательность смены сходства орнитокомплексов совпадает с направленностью обеднения населения, связанного с изменением интенсивности антропогенного воздействия, облебенности, обводненности и кормности местообитаний, на фоне общего хода сезонного развития природы, определяющегося динамикой теплообеспеченности. Кроме того, четко проявляется индивидуальная специфика сезонной динамики сообществ птиц в разных местообитаниях. Причем, чем она сильнее и продолжительнее в пределах годового цикла, тем выше индивидуальная специфика и однородность населения птиц.

Дальнейший анализ пространственной неоднородности орнитонаселения региона осуществлялся применительно к природным зональным ландшафтам. При этом мы исходили из того, что результаты кластерного и факторного анализа существенно зависят от объема выборки. Поэтому региональная классификация, выполненная нами в отношении некоторых частей севера Н.Поволжья, на первом этапе носит лишь рабочий характер. Появлялась возможность оперировать концептуальным представлением о группах вариантов орнитонаселения, полученным при первом самом общем разбиении на классы. Только повторное агрегирование первичных групп, объединенных значимым сходством, позволяет получать наиболее достоверные результаты при классификации населения птиц обширных территорий. Именно поэтому полученные нами первичные сведения были переданы в банк данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН и использованы при классификации летнего населения птиц Восточно-Европейской равнины.

С этой целью использовалась матрица коэффициентов сходства по средним для обобщенных групп вариантов. Классификацию осуществляли с помощью качественного аналога метода главных компонент [12]. В результате было выделено три системы населения птиц: природных и полевых сообществ суши; селитебных, промышленных и рудеральных сообществ; водно-околоводных орнитокомплексов. Сходство сообществ внутри этих систем выше, чем между ними. Названия типов населения птиц естественных ландшафтов характеризуют их зональную принадлежность и являются своеобразными маркерами орнитокомплексов.



В классификации для каждого таксона приведены первые пять лидирующих видов (по убыванию среднего обилия), их доля (%) в населении и основные суммарные показатели сообществ. Первый показатель — плотность населения (особей/км²), второй — фоновое богатство (число фоновых видов, т.е. видов, обилие которых составляет не менее 1.0 особи/км²). Далее приводятся преобладающие (доминирующие) по числу особей типы фауны, представители которых составляют 10% и более от общего обилия птиц, а также доли этих типов. Все показатели применительно для таксонов рассчитывались по среднему обилию.

Пространственное разнообразие летнего населения птиц севера Нижнего Поволжья в пределах обобщенной классификации Восточно-Европейской равнины и Прикаспийской низменности

(в скобках указаны номера, принятые при классификации населения птиц равнин Северной Евразии)

I. Система природных и полевых сообществ суши

А (Б). Срединный надтип

1 (3). Лесной тип населения (лесов, включая лесопарки; вырубок, гарей, облесенных низинных болот и перелесков в сочетании с полями от средней тайги до степной зоны и европейских северотаежных лесов);

1.1 (3.2). Подтип населения лесов от средней тайги до степи, кроме пойменных ивняков;

1.1.1 (3.2.3). Класс населения лесостепных лесов, %: зяблик 12, большая синица 8, рябинник (*Turdus pilaris*) и лесной конек (*Anthus trivialis*) по 5, садовая славка (*Sylvia borin*) 4; 856/70, европейского типа — 77, сибирского — 12;

1.1.2 (3.2.4). Класс населения степных лесов, %: зяблик 13, обыкновенный скворец и большая синица по 9, полевой воробей 8, мухоловка-белошейка (*Ficedula albicollis*) 6; 1840/61; европейского типа — 84, транспалеарктов — 12;

1.2 (3.3). Подтип населения европейских вырубок, гарей, облесенных, низинных и переходных болот, перелесков с полями, пойменных ивняков и ольховников, чередующихся с лугами;

1.2.1. (3.3.1). Класс населения вырубок, гарей, облесенных низинных и переходных болот, перелесков, чередующихся с лугами и полями, %: береговая ласточка (*Riparia riparia*) 8, зяблик 7, лесной конек и обыкновенный соловей по 6, обыкновенный жулан (*Lanius collurio*) 4; 594/71; европейского типа — 66, транспалеарктов — 22;

1.2.2 (3.3.2). Класс населения пойменных ивняков и ольховников, %: зяблик 9, веснич-

ка (*Phylloscopus trochilus*) и обыкновенный соловей по 6, садовая славка и обыкновенная чечевица (*Carpodacus erythrinus*) по 5; 563/66; европейского типа — 73, транспалеарктов — 13;

2 (4). Лугово-степной тип населения (полей, лугов, степей, открытых низинных и переходных болот от средней тайги до степи);

2.1 (4.3). Подтип населения внепойменных местообитаний лесостепи и степи: полей, лугов, степей, открытых и закустаренных низинных и переходных болот;

2.1.1 (4.3.1). Класс населения лесостепных лугов, болот, степей и полей, %: полевой жаворонок 16, грач 11, желтая трясогузка 9, обыкновенный скворец 5, камышевка-барсучок (*Acrocephalus schoenobaenus*) 3; 519/60; транспалеарктов — 50, европейского типа — 32;

2.1.2 (4.3.2). Класс населения степных полей, лугов, степей и болот, %: полевой жаворонок 39, желтая трясогузка 12, обыкновенный скворец 4, грач 3; 685/58; транспалеарктов — 69, европейского типа — 15;

2.2 (4.4). Подтип населения пойменных местообитаний: полей, лугов и низинных открытых и закустаренных болот;

2.2.1 (4.4.5). Класс населения лесостепных и степных лугов, чередующихся с кустарниками, %: дубровник (*Emberiza aureola*) и болотная камышевка (*Acrocephalus palustris*) по 8, серая славка 7, обыкновенный скворец 6, обыкновенная чечевица 5; 777/67; европейского типа — 52, транспалеарктов — 20, китайского типа — 14;

2.2.2 (4.4.6). Класс населения лесостепных и степных открытых болот и соров, %: белокрылая крачка (*Chlidonias leucopterus*) 17, желтая трясогузка 14, камышевка-барсучок 10, обыкновенный скворец и дубровник по 6; 844/65; европейского типа — 43, транспалеарктов — 39;

Б (-). Южный надтип

3 (-). Тип населения сухих и опустыненных степей и полупустынь;

3.1 (-). Подтип населения типичных и сухих степей;

3.1.1 (-). Класс населения типичных степей, %: полевой воробей 12, грач 10, садовая овсянка 9, обыкновенная каменка 7, серая славка 6; 566/54; европейского типа 56, транспалеарктов 38;

3.1.2 (-). Класс населения сухих степей в пределах степной зоны и полупустыни, %: полевой жаворонок 12, обыкновенная каменка 9, садовая овсянка 4, каменка-плясунья и полевой воробей по 3, 746/49; европейского типа — 46, транспалеарктов — 41.

II. Система селитебных, промышленных и рудеральных сообществ

А (Б). Срединный надтип

4 (7). Тип населения птиц европейских поселков и городов от тундры до степи;

4.1 (7.2). Подтип населения застроенных



районов европейских городов и поселков от лесотундры до степи (кроме диффузной);

4.1.1 (7.2.4). Класс населения многоэтажной застройки в пределах лесостепной зоны, %: домовый воробей 33, воронок 31, сизый голубь 22, черный стриж и грач по 4; 1993/22; транспалеарктов – 67, средиземноморского – 22, европейского типа – 10;

4.1.2 (-). Класс населения многоэтажной застройки в пределах степной зоны, %: домовый воробей 23, сизый голубь 19, черный стриж 16, полевой воробей 10, воронок 5; 1558/34; транспалеарктов – 43, европейского типа – 31, средиземноморского – 19;

4.1.3 (-). Класс одноэтажной застройки в пределах всех зон, %: домовый воробей 41, полевой воробей 15, сизый голубь 8, белая трясогузка (*Motacilla alba*) 4, грач 3; 976/49; европейского типа – 41, транспалеарктов – 28;

4.2 (7.5). Подтип населения городских парков, скверов, кладбищ и городов диффузного типа, %: домовый и полевой воробьи 29 и 13, сизый голубь и обыкновенный скворец по 5, белая трясогузка 4; 1274/85; транспалеарктов – 52, европейского типа – 31;

4.3 (7.6). Подтип населения садово-огородных участков от средней тайги до степи, %: полевой и домовый воробьи 41 и 8, обыкновенный скворец 7, белая трясогузка 6, рябинник 4; 1399/54; транспалеарктов – 58, европейского типа – 30;

5 (8). Тип населения карьеров и отвалов, %: полевой и домовый воробьи 13 и 10, грач и обыкновенная каменка по 9, белая трясогузка 6; 376/47; транспалеарктов – 52, европейского типа – 40;

6 (9). Тип населения свалок, %: грач 15, серебристая чайка (*Larus argentatus*) 14, домовый воробей и серая ворона по 11, полевой воробей 9; 2373/40; европейского типа – 38, транспалеарктов – 36, голарктов – 22.

Б (-). Южный надтип

7 (-). Тип населения птиц европейских поселков и городов в пределах полупустыни, %: домовый воробей 14, полевой воробей 9, обыкновенный скворец 8, обыкновенная каменка 6, серая ворона 3; 1456/32; европейского типа – 32, транспалеарктов – 40.

III. Система населения птиц водно-околоводных сообществ

А (Б). Срединный надтип

8 (11). Тип населения европейский срединный озерно-речной (рек, озер, полей фильтрации и промышленных отстойников от южной тайги до степи), %: кряква (*Anas platyrhynchos*) 37, озерная чайка (*Larus ridibundus*) 11, береговая ласточка 8, чирок-трескунок (*Anas querquedula*) 7, чибис (*Vanellus vanellus*) 3; 753/53; транспалеарктов – 85, европейского типа – 10;

Б (-). Южный надтип

9 (-). Тип населения лиманный европейский в пределах полупустынной зоны, %: камышевка-барсучок 11, белокрылая и черная крачки (*Chlidonias niger*) по 7, желтая трясогузка 5, луговой чекан (*Saxicola rubetra*) 3, травник (*Tringa totanus*) 1; 1045/56; транспалеарктов – 54, европейского типа – 16.

Первичный анализ представленной схемы указывает на значительную обобщенность представлений о типах орнитокомплексов. Это обусловлено наличием в единой выборке переходных вариантов, которые объединяют несколько сильно отличающихся групп в региональной выборке. Например, лугово-степной тип населения при единой классификации объединяет орнитокомплексы всех открытых местообитаний, которые имеют богатое или среднее минеральное питание. В число лидеров здесь в одном из классов входит дубровник, хотя в первую тройку не вошел ряд видов, лидирующих в типах этой группы в частной классификации, осуществленной применительно к Саратовской области. К ним, в частности, относится полевой воробей, береговая ласточка, обыкновенный соловей, садовая и болотная камышевки, обыкновенная каменка и серая ворона. При крупных обобщениях подобные искажения неизбежны но, исходя из целей исследования, ими можно пренебречь.

Однако все же удается выявить главные особенности изучаемых орнитокомплексов. Так, все многообразие степных внепойменных лесов существенно отличается от других лесных сообществ Восточно-Европейской равнины большей плотностью компонентов (в 3 и более раза), другим составом лидеров по обилию, значительной степенью доминирования и меньшим числом фоновых видов. Здесь преобладают представители только европейского типа фауны и транспалеарктическая группировка. Кроме того, в населении птиц селитебных, промышленных и рудеральных территорий в классификации выделяется единый тип сообществ, где вне связи с зональной и ландшафтной принадлежностью орнитокомплексы собственно застроенной части группируются по характеру застройки – городской и сельской. Подзональность проявляется лишь в отношении свалок, однако в последние годы и эти различия все более нивелируются за счет изменения характера связи многих птиц с изучаемой территорией.

На основе осуществленной классификации населения птиц севера Н.Поволжья можно выделить несколько типов орнитокомплексов: лугово-степной, типично-степной, синантропный и водно-околоводный. Таким образом, сообщества птиц лесостепи представляют собой сочетание лесных и лугово-степных компонентов, а полупустыни – сухостепных и пустынь.



ных. Население птиц агроценозов в данном контексте является обедненным вариантом лугово-степного типа, а современные сообщества селитебных, промышленных и рудеральных ландшафтов — синантропного типа с примесью вобранных типов, свойственных прилегающим ландшафтам. Аналогичный путь формирования характерен и для водно-околоводных сообществ [13].

Выявленные при классификации вариантов населения птиц урбанизированных и естественных зональных экосистем факторы были использованы для индивидуальной оценки силы и общности их связи с неоднородностью орнитонаселения, отраженной матрицей коэффициентов сходства. Например, для выявления пространственно-временных особенностей структуры населения птиц г.Саратова классифицировалась совокупность из 231 варианта населения птиц, представляющих 8 городских местообитаний, в каждом из 6 ранее выделенных аспектов. Как было показано выше, самым информативным оказалось разбиение на 11 классов. Увеличение их числа приводит к возрастанию сложности структуры, усложняются ее анализ и интерпретация в связи с большим числом межклассовых связей.

Расчеты и последующий анализ результатов позволили выявить факторы, влияние которых преимущественно определяет пространственно-временную неоднородность населения птиц г.Саратова. В течение года и отдельно по периодам основные территориальные изменения населения птиц урбанизированных ланд-

шафтов связаны с продуктивностью (кормностью), облесенностью, застроенностью и возрастом застройки. Несколько меньшее влияние оказывает рельеф, распашка и обводненность, но их значимость существенно возрастает в летнее время. Интегральное влияние этих факторов в виде сложных природно-антропогенных режимов объясняет 72.3% пространственно-временной неоднородности орнитокомплексов в течение года.

В отношении природных ландшафтов применение данной методики позволило выявить несколько отличительных особенностей, обусловленных зональностью территории. Так, для лесостепных северных районов севера Н.Поволжья наибольшее значение информативности свойственно составу лесообразующих пород; влияние данного фактора на структуру сообществ птиц значительно превышает аналогичные показатели для других природных зон. Применительно к лесостепи на первый план в обозначенном ряду выходит общая облесенность территории, а также подзональные отличия. Здесь отчетливо выражена связь со степенью распаханности угодий. В условиях полупустыни особую корреляционную значимость приобретают продуктивность и кормность экосистем, а также степень обводненности и общего увлажнения. Сила совместного влияния основных факторов и режимов среды на неоднородность населения птиц всей изучаемой территории оказалась близкой к 60% учтенной дисперсии матрицы коэффициентов сходства.

Библиографический список

1. *Щипанов Н.А.* Современные принципы охраны животного мира: задачи, подходы, концепции, наземные позвоночные // Усп. совр. биол. 1992. Т.112, вып. 5–6. С.643–660.
2. *Розенберг Г.С., Краснощеклов Г.П.* Волжский бассейн: экологическая ситуация и пути рационального природопользования. Тольятти, 1996.
3. *Алимов А.Ф.* Разнообразие в сообществах животных и его сохранение // Успехи современной биологии. 1993. Т.113, вып. 6. С.652–658.
4. *Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Туманов И.Л.* Адаптивные особенности мелких млекопитающих: Эколого-морфологические и физиологические аспекты. Л., 1985.
5. *Вергелес Ю.И.* Количественные учеты населения птиц: обзор современных методов // Беркут. 1994. Т. 3, вып. 1. С.56–67.
6. *Tomialojc L.* The combined version of the mapping method // Bird census work and nature conservation. Gottingen, 1980. P. 92–106.
7. *Белик В.П.* Птицы степного Придонья: Формирование фауны, ее антропогенная трансформация и вопросы охраны. Ростов н/Д, 2000.
8. *Стеланян Л.С.* Конспект орнитологической фауны СССР. М., 1990.
9. *Штегман Б.К.* Основы орнитологического деления Палеарктики // Фауна СССР. Птицы. М.; Л., 1938. Т.1, вып. 2.
10. *Равкин Е.С., Бышнев И.И., Кочанов С.К.* и др. Пространственное разнообразие летнего населения птиц Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков: Тр. Междунар. конф. «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии». Казань, 2001. С.212–236.
11. *Урбах В.Ю.* Биометрические методы: Статистическая обработка опытных данных в биологии, сельском хозяйстве и медицине. М., 1964.
12. *Трофимов В.А., Равкин Ю.С.* Экспресс-метод оценки связи пространственной неоднородности животного населения и факторов среды // Количественные методы в экологии животных. Л., 1980. С. 135–138.
13. *Равкин Е.С., Равкин Ю.С., Вартапетов Л.Г.* и др. Классификация летнего населения птиц равнин Северной Евразии // Сиб. экол. журн. 2001. №6. С.741–766.
14. *Лазарева Л.В., Пичугина Н.В., Пролеткин И.В.* Ландшафты // Эколого-ресурсный атлас Саратовской области. Саратов, 1996. С.15–16.



УДК 612.17/.18: 599.323.4

ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ В РЕАКЦИЯХ СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ НА МОДУЛЯЦИЮ СИМПАТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ У НОРМАЛЬНЫХ И СТРЕССИРОВАННЫХ КРЫС

О.В. Глушковская-Семячкина, Т.Г. Анищенко

Саратовский государственный университет,
кафедра физиологии человека и животных
E-mail: biofac@sgu.ru

Изучались половые особенности в реакциях сердечно-сосудистой системы на фармакологическую активацию и торможение адренергических влияний в покое и при стрессе. Показано, что у нормальных и стрессированных самок кардиоваскулярная чувствительность к введению обзидана и адреналина значительно выше, чем у самцов. Это дает основание полагать, что симпатическая система в женском организме играет более существенную роль в регуляции кардиоваскулярной реактивности в покое и при стрессе, чем в мужском.

Sexual differences in reactions of the cardiovascular system to sympathetic activity modulation for normal and stressed rats

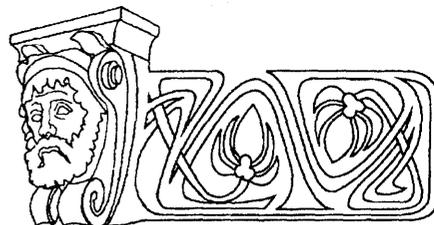
O.V. Glushkovskaya-Semyachkina, T.G. Anishchenko

The paper treats sexual features in reactions of the cardiovascular system to pharmacological activation and inhibition of adrenergic influences at rest and under stress. The cardiovascular sensitivity of normal and stressed females to Obsidanum and epinephrine introduction is shown to be much higher than that of males. One may suppose that the sympathetic system in the female body plays a more essential role in cardiovascular reactivity regulation at rest and under stress in comparison with males.

Целью данной работы явилось изучение реакций сердечно-сосудистой системы (ССС) на блокаду и активацию симпатических влияний у самок и самцов крыс в покое и при стрессе.

Эксперименты выполнены на 60 самках и самцах белых крыс. Для блокады и стимуляции адренергических механизмов использовали, соответственно, обзидан (ISIS Pharma GmbH, 08056 Zwickau, 0.1 мг/100) и адреналина сульфат (10 мкг/100 г). Животных брали в эксперимент спустя 24 часа после операции. В качестве стрессорного воздействия была использована модель жесткой иммобилизации животного на спине в течение 60 мин (ЭБС – эмоционально-болевого стресс). Статистическая обработка экспериментальных данных осуществлялась с помощью программы Statistica for Windows 5.0. Различия считались достоверными при $P < 0.05$. Данные представлены как сред. знач. \pm стандартная ошибка среднего.

Стресс индуцировал значительную тахикар-



дию у животных обоего пола (рис. 1). Отметим, что самки демонстрировали более выраженную тахикардию по сравнению с самцами. Так, в первые 15 мин ЭБС у самок уровни ЧСС (частота сердечных сокращений) составляли $132 \pm 3 - 127 \pm 2\%$ ($P < 0.05$), а у самцов $125 \pm 3 - 121 \pm 2\%$ ($P < 0.05$). Однако, несмотря на более высокое стрессорное увеличение ЧСС у самок по сравнению с самцами, восстановление этого параметра у крыс женского пола происходило быстрее, чем у мужского.

Наряду с тахикардией ЭБС вызывал гипертензию у самок и самцов (рис. 2). Однако,

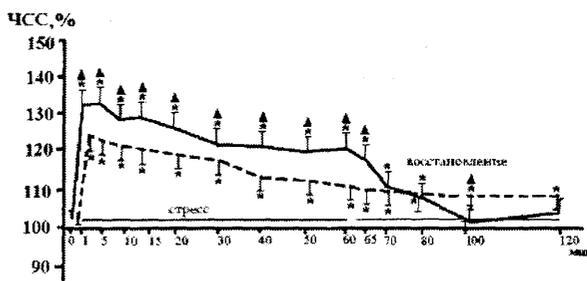


Рис.1. Изменения ЧСС у самок и самцов крыс в условиях стресса: — — самки; - - - - самцы; * — $P < 0.05$ относительно исходного уровня; ▲ — $P < 0.05$ относительно самцов

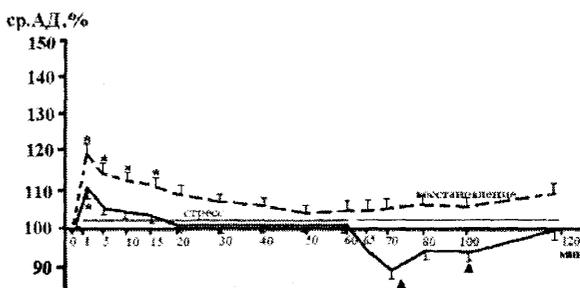


Рис.2. Изменения ср.АД у самок и самцов крыс в условиях стресса. Усл. обозначения см. на рис. 1



по сравнению с ЧСС, изменения ср.АД были не столь выраженными и продолжительными. При этом, несмотря на более значительную у самок тахикардию, как амплитуда, так и продолжительность гипертензивных реакций у женских особей были менее выражены, чем у мужских. Так, у самок достоверно повышенные значения ср.АД наблюдались лишь на 1-й мин ЭБС, в то время как у самцов — в течение первых 15 мин стрессорного воздействия. После отмены стресса у самок (но не у самцов) наблюдались незначительные гипотензивные реакции, что можно рассматривать как развитие компенсаторных реакций на повышение ср.АД при стрессе.

Введение пропранолола сопровождалось длительной брадикардией, выраженной в большей степени и у большего числа самок по сравнению с самцами. Так, на протяжении 80 мин после введения пропранолола ЧСС снижалась на 10—21% ($P < 0.05$) у 67% самок и на 12—14% ($P < 0.05$) у 58% самцов. К концу наблюдения у самок (но не у самцов) отмечалось еще более выраженное урежение пульса (23—25% против 8—12%, $P < 0.05$). При этом брадикардия сопровождалась компенсаторным увеличением ср.АД у 58% самок и лишь у 16% самцов.

Подавляющий эффект пропранолола в отношении сердечного ритма был более выражен у самок и в условиях стресса (рис. 3). Так, ЭБС на фоне введения пропранолола сопровождался у самок брадикардией, а у самцов —

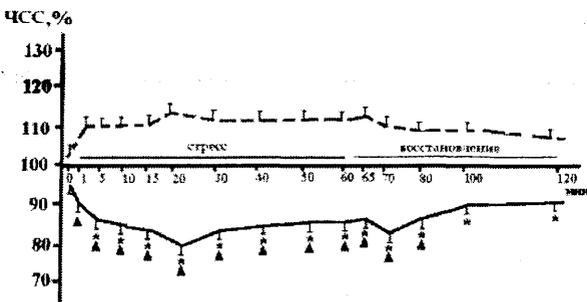


Рис.3. Изменения ЧСС у самок и самцов крыс в условиях стресса на фоне введения обзидана. Усл. обозначения см. на рис. 1

незначительным, статистически недостоверным увеличением ЧСС. Действительно, ЧСС у самок снижалась на 12—20% ($P < 0.05$), а у самцов увеличивалась на 9—13%. При этом у самок брадикардия наблюдалась как на протяжении стресса, так и после его отмены. Следует отметить, что пропранолол не подавлял вызываемое стрессом увеличение ср.АД, которое было одинаковым у самок и самцов (рис. 4). Однако гипертензивные реакции в условиях стресса на фоне введения пропранолола были

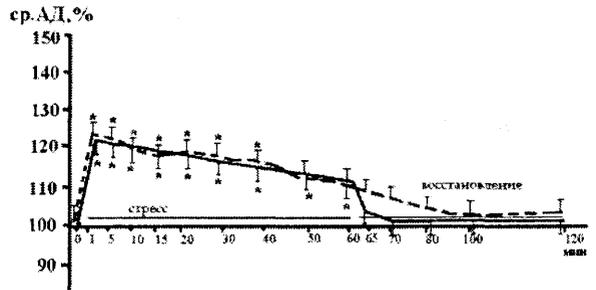


Рис.4. Изменения ср. АД у самок и самцов крыс в условиях стресса на фоне введения обзидана. Усл. обозначения см. на рис. 1

несколько выше и более длительные, чем в условиях ЭБС, что, возможно, является компенсаторной реакцией на подавление пропранололом уровня стресс-индуцированной тахикардии. Так, если в условиях ЭБС уровень гипертензии был более выражен у самцов по сравнению с самками (18% против 11%, $P < 0.05$) и повышенные значения ср.АД у мужских особей наблюдались в течение 15 мин, а у самок — только на 1-й мин ЭБС, то в условиях ЭБС на фоне введения пропранолола уровень гипертензии был примерно одинаковым у самок и самцов (23—25%, $P < 0.05$ и 17—21%, $P < 0.05$). При этом повышенные значения ср.АД регистрировались в течение 40 мин стрессорного периода у самок и 60 мин у самцов.

Болюсное введение адреналина вызывало резкое увеличение ср.АД, которое сопровождалось рефлекторной брадикардией. Эти гемодинамические эффекты адреналина были кратковременными и наблюдались лишь на 1-й мин эксперимента, после чего как ср.АД, так и ЧСС достигали своих базальных значений. Отметим, что при этом уровень гипертензии был примерно одинаковым у животных обоего пола, составляя 139% ($P < 0.05$) от контроля у самок и 131% ($P < 0.05$) у самцов. Однако в ответ на значительное увеличение ср.АД компенсаторное урежение пульса у самок было более выраженным, чем у самцов (74% против 30%, $P < 0.01$). Отметим, что базальные значения ЧСС и ср.АД у самок были несколько выше, чем у самцов.

ЭБС на фоне введения адреналина характеризовался более выраженной гипертензией и менее значительной тахикардией, чем ЭБС (рис. 1, 2, 5, 6). Эти реакции проявлялись в большей степени у самок по сравнению с самцами.

Действительно, при ЭБС на фоне введения адреналина у самок уровень гипертензии превышал таковой для интактных самок в 4 раза (45% против 11%, $P < 0.05$), а уровень тахикардии был снижен почти в 3 раза по сравнению с ЭБС (11% против 32%, $P < 0.05$). В отличие от самок, у самцов в условиях ЭБС

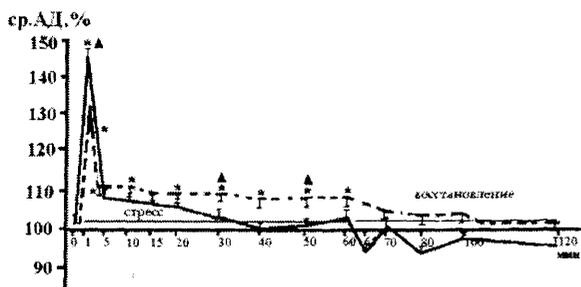


Рис.5. Изменения ср.АД у самок и самцов крыс в условиях стресса на фоне введения адреналина. Усл. обозначения см. на рис. 1

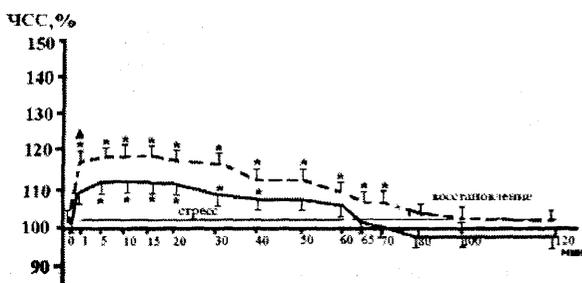


Рис.6. Изменения ЧСС у самок и самцов крыс в условиях стресса на фоне введения адреналина. Усл. обозначения см. на рис. 1

адреналин менее значительно повышал уровень стресс-индуцированной гипертензии (31% против 18%, $P < 0.05$) и понижал стрессорный уровень тахикардии (18% против 24%, $P < 0.05$). При этом, несмотря на более значительную гипертензию в женском организме по сравнению с мужским (45% против 31%, $P < 0.05$), восстановление ср.АД у самок наблюдалось уже к 5-й мин стрессорного периода, в то время как у самцов повышенные значения ср.АД регистрировались на протяжении всего стресса (см. рис. 5). Отметим, что менее выраженное увеличение ЧСС у стрессированных самок по сравнению со стрессированными самцами (8–11% против 12–17%, $P < 0.05$) сопровождалось более быстрым восстановлением этого параметра в женском организме по сравнению с мужским (см. рис. 6). Действительно, если у самок повышенные значения пульса регистрировались в течение 40 мин стресса, то у самцов — еще 10 мин спустя после его отмены.

Таким образом, анализ кардиоваскулярных реакций на стресс и модуляцию адренергической активности с учетом полового фактора выявил существенные половые различия в кардиоваскулярной стресс-реактивности и в активности симпатической нервной системы у нормальных и стрессированных животных. Эти различия проявлялись как при блокаде, так и при усилении адренергических влияний на ССС в условиях покоя и физиологического стресса. Результа-

ты настоящих исследований показали, что динамика кардиоваскулярных ответов на ЭБС имеет половые особенности, которые проявлялись в преимущественном преобладании у самок — миокардиальной, а у самцов — сосудистой стресс-реактивности ССС. В условиях ЭБС женские особи, несмотря на более существенное увеличение ЧСС, демонстрировали менее значительное увеличение ср.АД и более высокую скорость релаксации этих показателей, чем мужские особи.

Ряд исследователей считает, что в основе развития заболеваний системы кровообращения зачастую может лежать высокая сосудистая реактивность ССС на стрессы [1]. Чрезмерные и длительные гипертензивные реакции на психоэмоциональные воздействия, отмеченные в наших исследованиях у мужских особей, считаются предпосылкой для развития гипертонии, коронарных болезней, инфаркта миокарда. По мнению ряда авторов, особенности «женского» типа динамики ср.АД, заключающиеся в менее значительном увеличении ср.АД при стрессе на фоне существенного учащения сердечных сокращений, снижают у них риск сердечно-сосудистых заболеваний, индуцируемых стрессами [2]. Следовательно, более высокая смертность среди мужской субпопуляции от сердечно-сосудистых заболеваний в значительной мере может определяться наличием различной у мужчин и женщин стресс-реактивности ССС по показаниям ср.АД и ЧСС.

Основываясь на собственных результатах и принимая во внимание согласующиеся с ними вышеизложенные литературные данные, можно заключить, что «женский» тип реакций ССС на стрессы имеет определенные преимущества в адаптации системы кровообращения к стрессорным воздействиям. Очевидно, что половые различия в адаптации кардиоваскулярной системы к стрессам обеспечиваются сложными системными механизмами, среди которых, как показали наши исследования, немаловажную роль могут играть половые особенности симпатической регуляции деятельности ССС. Действительно, у самок по сравнению с самцами как блокада, так и стимуляция адренергических механизмов сопровождалась более выраженными сдвигами в деятельности сердечно-сосудистой системы по показаниям ЧСС и ср.АД, что свидетельствует о повышенной чувствительности ССС самок к регулирующим симпатическим влияниям.

Наши данные согласуются с результатами опытов Song et al [3], в которых выявлено более выраженное у самок, по сравнению с самцами, влияние симпатической системы на сердечный ритм и уровень ср.АД. Эти факты органично дополняют литературные данные о более высоком уровне катехоламинового мета-



болизма в женском организме по сравнению с мужским [4].

Таким образом, ССС самок является более чувствительной к модуляции активности адренергических регуляторных механизмов как в покое, так и при стрессе по показаниям ЧСС, ср.АД. Это дает основание полагать, что симпатическая система в женском организме играет большую роль в регуляции кардиоваску-

лярной реактивности в покое и при стрессе, чем в мужском. Наблюдаемые половые особенности в реакциях на обзидан и адреналин дают основание для рекомендации дифференцированного подхода к мужчине и женщине в лечебной практике при использовании фармакологических препаратов.

Исследования выполнены при частичной поддержке CRDF (грант SR-006-XI).

Библиографический список

1. *Krantz D.S., Manuck S.B.* Acute psychophysiological reactivity and risk of cardiovascular disease: A review and methodological critique // *Psychol. Bull.* 1984. V.96. С. 435.
2. *Weidner G., Helming L.* Cardiovascular stress reactivity and mood during the menstrual cycle // *Hypertension.* 1991. V.17, №1. P.5—20.
3. *Song J. Ram J., Furspan P., Freedman R.* Differences in alpha2-adrenoceptor modulation of calcium channels in vascular smooth muscle cell of male and female rats // *Pfluger Arch.* 1996. V. 433, №1-2. P. 212—214.
4. *Vathy I., Sokol J., Etgen A.* Gender-related differences exist in cortical {3H}nisoxetine binding and are not affected by prenatal morphine exposure // *Neuroscience.* 1997. V. 76. P. 331—334.

УДК 577.3: 599.323.4

ПОЛОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА У КРЫС В УСЛОВИЯХ ПОКОЯ И ОСТРОГО СТРЕССА

Д.С. Леонтьев, И.Ю. Быкова, Т.Г. Анищенко, М.Н. Кондрашова*

Саратовский государственный университет,
кафедра физиологии человека и животных

E-mail: biofac@sgu.ru

* Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН,
г. Пущино

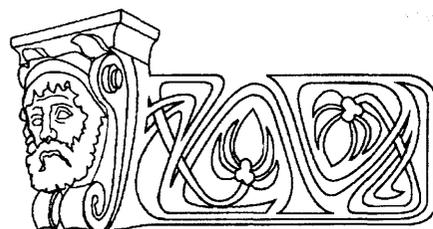
E-mail: kondrashova@iteb.ru

В статье рассматриваются вопросы, касающиеся возможных причин различной стресс-устойчивости самок и самцов. Было проведено измерение активности сукцинатдегидрогеназы, цитратсинтазы и АТФ-азы, полярографическое исследование дыхания на различных субстратах митохондрий самок и самцов в условиях покоя и острого стресса. Обнаружено, что острый стресс приводит к активации энергетического обмена в митохондриях. Это проявляется в увеличении активности АТФ-азы и усилении окисления сукцината. Выявлена повышенная стресс-реактивность митохондрий самцов, что может являться причиной их большей уязвимости со стороны стрессорных факторов.

Sexual features of energy metabolism in rats at rest and under acute stress

D.S. Leontiev, I.Yu. Bykova, T.G. Anishchenko, M.N. Kondrashova

The paper discusses problems concerning possible causes of different stress stability of females and males. Measurements of the activity of succinate dehydrogenase, citrate synthase and ATPase, a polarographic study of breathing on different substrates of male and female mitochondria at rest and under acute stress were conducted. Acute stress was found to result in activation of the energy metabolism in mitochondria. This manifests itself in an increase of the activity of ATPase and promotion of succinate oxidation. A higher stress reactivity of male mitochondria was detected, which may be the cause of their greater vulnerability to stressor factors.



Исследование проблемы половых различий в устойчивости к стрессу предполагает изучение различных уровней организации стрессорных реакций, в число которых входят и механизмы регуляции энергетического обмена. Мы предполагаем, что влияние гормонов и половые различия проявляются и на уровне регуляции митохондриальных ферментов, что определило цель нашего исследования. В представленной работе были изучены активность ключевых ферментов цикла Кребса, АТФ-азного комплекса и основные показатели митохондриального дыхания с учетом полового фактора в покое и после стрессорного воздействия.

Для экспериментов было использовано 45 самок и 50 самцов беспородных крыс массой 220—250 г. Стресс моделировался путем иммобилизации животного на спине в течение 30 мин. Проводилось полярографическое исследование дыхания гомогенатов печени. Среда инкубации содержала 125 мМ KCL, 10 мМ Hepes, $\text{K}_2\text{H}_2\text{P}_4$ 1,5 мМ, Ph 7,4. В качестве субстратов окисления использовали сукцинат 4 мМ или α -кетоглута-



рат (КГЛ) 4 мМ. С целью изучения вклада эндогенного сукцината в общее дыхание применяли добавку 2 мМ малоната (МАЛ) – ингибитора сукцинатдегидрогеназы (СДГ). Для оценки фосфорилирующего дыхания использовалась добавка 200 мкМ АДФ. Разобщенное дыхание изучали при добавлении в ячейку 10^{-6} М Сl-ССР [5]. Содержание белка митохондрий определяли по методу Лоури.

Активность СДГ определяли по степени восстановленности феррицианида $K_3[Fe(CN)_6]$. Активность цитратсинтазы оценивали по скорости образования цитрата в инкубируемой пробе. Активность АТФ-азы измеряли по скорости образования неорганического фосфата при гидролизе АТФ с использованием отмытых митохондрий [6]. Статистическую обработку результатов осуществляли с помощью программы «SigmaPlot». Для оценки достоверности различий применяли парный t-критерий Стьюдента.

Результаты показали, что у самок в покое скорость фосфорилирующего дыхания в состоянии V3 при окислении сукцината на 28% выше, чем у самцов ($p < 0,05$), притом, что начальная скорость V_2 была примерно одинаковой (рис. 1, а). Разобщенное дыхание на сукцинате у самок также было значительно выше, чем у самцов. Так, добавка Сl-ССР увеличивала интенсивность дыхания на 95% ($p < 0,05$) у самок и на 67% ($p < 0,05$) у самцов (рис. 2, а). Это полностью совпадает с разницей по фосфорилирующему дыханию (на те же 28%, $p < 0,05$). В экспериментах, проведенных в весенний сезон (март, апрель), различия в скорости разобщен-

ного дыхания на сукцинате проявлялись в еще большей степени. Активация дыхания составила для самок 85%, а для самцов 37% ($p < 0,05$). Независимо от сезона у самцов состояние разобщенного дыхания сменялось ингибированием, и скорость поглощения кислорода приходила к исходному значению, в то время как у самок ингибирования не наблюдалось либо выражалось в меньшей степени (см. рис. 2,а). Как и на сукцинате, дыхание на КГЛ в покое у самцов ниже, чем у самок. Добавление малоната в пробу вызывает ингибирование СДГ и позволяет выявить истинную скорость окисления КГЛ и оценить вклад эндогенного сукцината в общее дыхание. Пробы с малонатом показали, что истинная скорость разобщенного дыхания на КГЛ одинакова для самок и самцов, а вклад эндогенного сукцината почти вдвое выше у самок (рис. 3, а, б). Обнаружение более интенсивного дыхания на сукцинате у самок позволяет предположить, что активность СДГ в покое у них выше. Действительно, сукцинатдегидрогеназная активность митохондрий самок на 35% выше, чем у самцов ($p < 0,05$, рис. 4). В то же время скорость образования цитрата у контрольных самок и самцов достоверно не отличалась (рис. 5).

Измерение активности АТФ-азы показало, что активность фермента в покое существенно различается между самцами и самками. Так, уровень АТФ-азной активности в печени у самок составил $0,083 \pm 0,003$ мкмоль Φ_n /мг белка в час, а у самцов – $0,065 \pm 0,002$ мкмоль Φ_n /мг белка в час. Это означает, что активность АТФ-азы в печени у самок превышала таковую у самцов на 27%

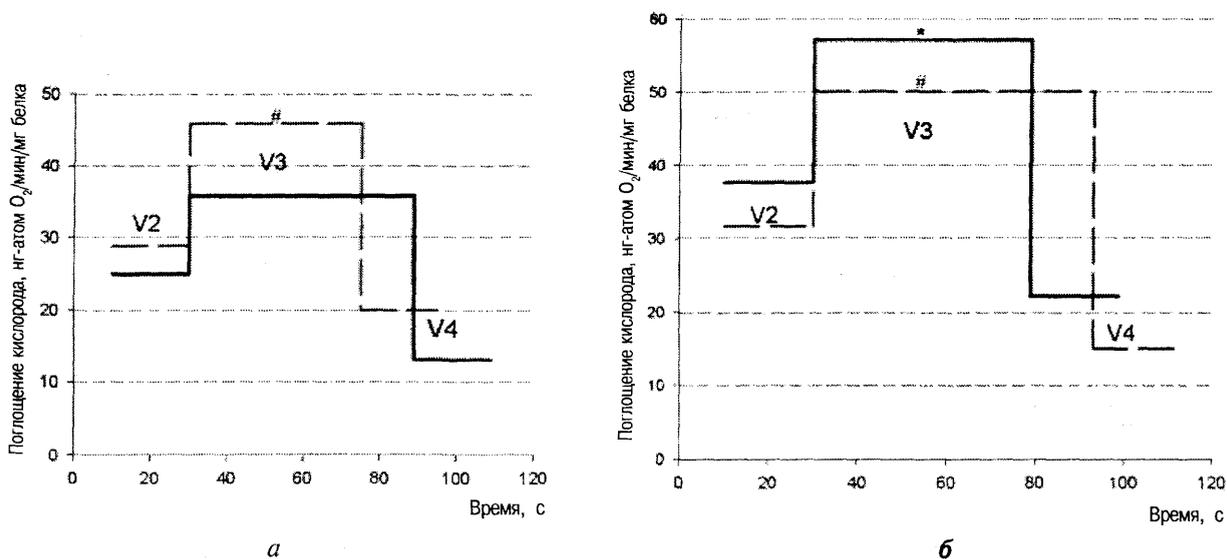


Рис. 1. Фосфорилирующее дыхание митохондрий контрольных и стрессированных крыс при окислении сукцината (среда инкубации: КСl 125 мМ, Нерес 10 мМ, KH_2PO_4 1,5 мМ; добавки: 200 мкМ АДФ, гомогенат 50 мкл): а – интактные животные; б – после острого стресса; * – $p < 0,05$ относительно контроля, # – относительно самцов; - - - самки; — — — самцы

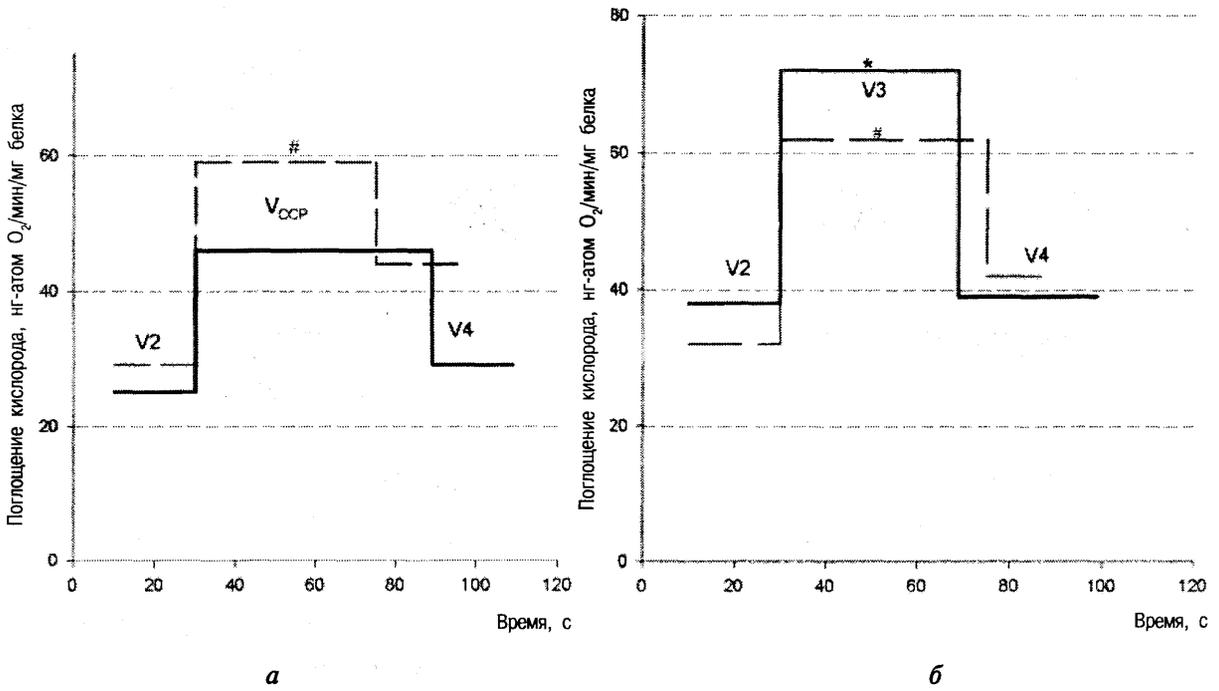


Рис. 2. Разобщенное дыхание митохондрий контрольных и стрессированных крыс при окислении сукцината (среда инкубации: KCl 125 mM, Nерес 10 mM, $\text{K}_2\text{H}_2\text{P}_2\text{O}_7$ 1,5 mM; добавки: Cl-CCP 10^{-6} M, гомогенат 50 мкл): *a* — intactные животные; *б* — после острого стресса; * — $p < 0.05$ относительно контроля, # — относительно самцов; - - - самки; — самцы

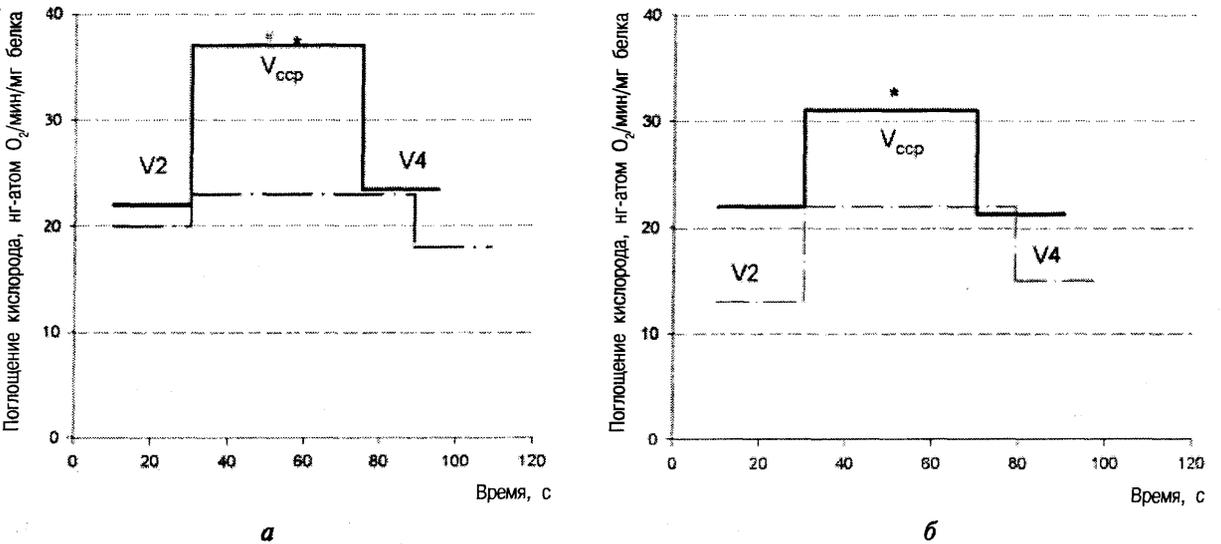


Рис. 3. Разобщенное дыхание митохондрий контрольных экземпляров крыс при окислении α -кетоглутарата (в качестве субстрата окисления α -кетоглутарата 4mM; среда инкубации: KCl 125 mM, Nерес 10 mM, $\text{K}_2\text{H}_2\text{P}_2\text{O}_7$ 1,5 mM; добавки: 10^{-6} M Cl-CCP, гомогенат 50 мкл): *a* — самки; *б* — самцы; * — $p < 0,05$ относительно пробы кетоглутарат + МАЛ, # — относительно самцов; — кетоглутарат; - - - кетоглутарат + МАЛ

($p < 0,05$). Повышенная у самок по сравнению с самцами активность сукцинатдегидрогеназы и АТФ-азы в покое может в значительной мере обуславливаться более высокой у самок актив-

ностью адренергических структур [7, 8]. Ранее показано, что катехоламины оказывают активирующее действие на СДГ [9] и АТФ-азу [10]. Острый стресс привел к усилению стимулирован-

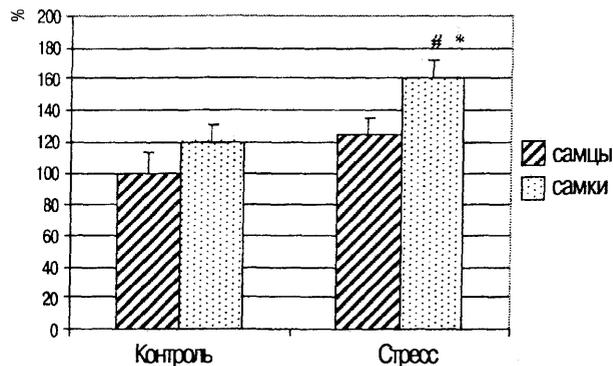
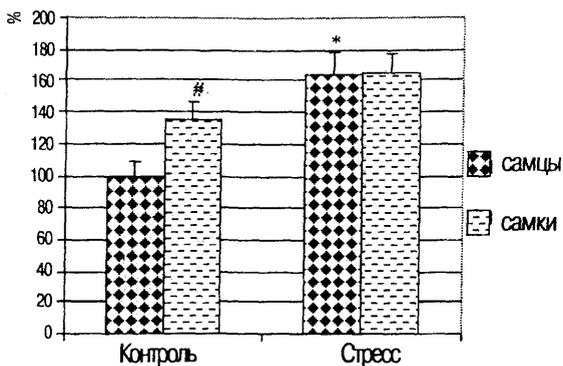
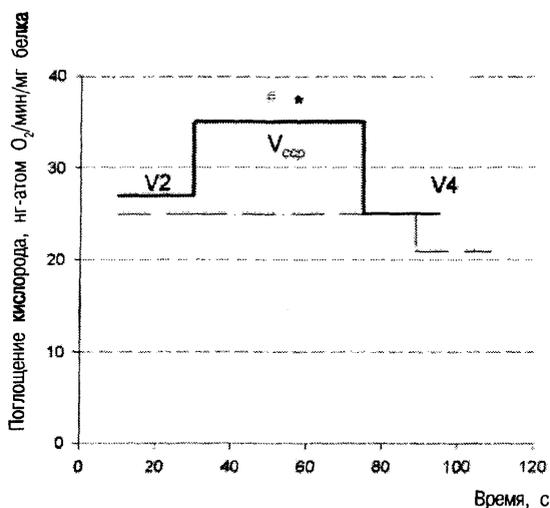
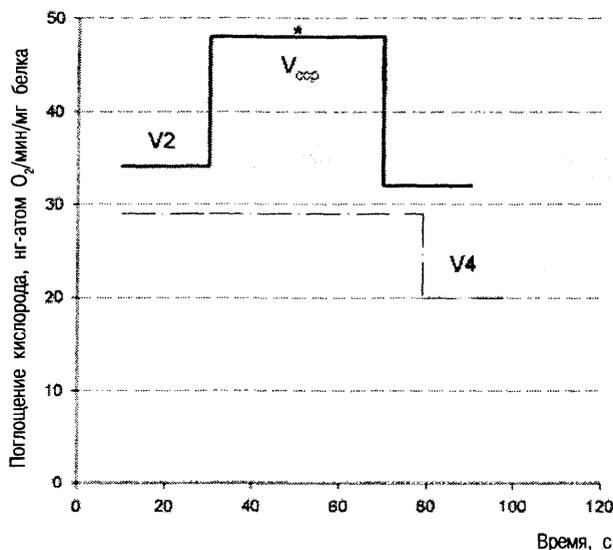


Рис. 4. Активность СДГ у самок и самцов в покое и под действием стресса. Различия статистически достоверны ($p < 0,05$): * — относительно контрольной группы животных; # — по отношению к самцам. Данные приведены в процентах по отношению к интактным самцам

Рис. 5. Активность цитратсинтазы у самок и самцов в покое и под действием стресса. Различия статистически достоверны ($p < 0,05$): * — относительно контрольной группы животных; # — по отношению к самцам. Данные приведены в процентах по отношению к интактным самцам



а



б

Рис. 6. Разобщенное дыхание митохондрий стрессированных крыс при окислении α -кетоглутарата (в качестве субстрата окисления α -кетоглутарата 4мМ; среда инкубации: КСI 125 мМ, Нерес 10 мМ, KH_2PO_4 1,5 мМ; добавки: 10^{-6} М СI-ССР, гомогенат 50 мкл): а — самки; б — самцы; * — $p < 0,05$ относительно пробы кетоглутарат + МАЛ, # — относительно самцов; — кетоглутарат; - - - кетоглутарат + МАЛ

ного АДФ окисления сукцината митохондриями самцов на 62% ($p < 0,05$) (см. рис. 1, б).

В отличие от самцов, у самок такого заметного усиления не произошло ($p > 0,05$). У самцов увеличилась и интенсивность разобщенного окисления сукцината на 56% ($p < 0,05$) (см. рис. 2, б). Как и на сукцинате, у самцов, но не у самок, наблюдалось усиление дыхания на КГЛ после стресса. Особо ярко выражены различия по малонатчувствительной фракции дыхания. В покое она несколько ниже у самцов, чем у самок, и увеличивается у них вдвое

после стресса, в то время как у самок увеличения не наблюдается (рис. 6). Опыты по измерению разных форм дыхания показывают, что реакция на стресс происходит за счет изменения окисления сукцината как добавленного (см. рис. 1, 2), так и образующегося из КГЛ — малонатчувствительная фракция (рис. 3, б). Окисление КГЛ в присутствии МАЛ меняется меньше, причем это может быть обусловлено также вкладом сукцината, так как полного торможения окисления эндогенного сукцината малонатом не происходит.



Как и следовало ожидать, на основании результатов полярографического исследования, активность СДГ и цитратсинтазы меняется под влиянием острого стресса (см. рис. 4, 5). Так, активность СДГ митохондрий самцов возросла после стресса на 56% ($p < 0,05$). У самок прирост активности фермента был выражен в меньшей степени и составил 30% ($p < 0,05$). Противоположный характер носят половые различия в активности цитратсинтазы – у самцов её увеличение было вдвое ниже, чем у самок, 25% и 60%, соответственно ($p < 0,05$). Различия можно объяснить тем, что протекание полного цикла Кребса характерно для состояния покоя, а обход его начальных этапов, приводящий к ускоренному образованию сукцината, характерен для возбуждения. Как показано, возбуждение мощнее реализуется у самцов. Возросшая в условиях стресса потребность клетки в энергетических ресурсах запускает механизмы, уско-

ряющие синтез АТФ. Одним из ключевых факторов, определяющих скорость образования АТФ, является активность митохондриальной АТФ-азы. Наши опыты показали, что после стрессорного воздействия активность этого фермента значительно возрастает – и у самок и у самцов (на 96 и 100% соответственно ($p < 0,05$)). Таким образом, острый стресс приводит к активации энергетического обмена в митохондриях. Это проявляется в усилении окисления сукцината и увеличении активности АТФ-азы. При этом, если в условиях покоя активность основных механизмов энергообеспечения выше в митохондриях самок, то при стрессе активация энергетического обмена более выражена у самцов. Вопрос о механизмах обнаруженных нами половых различий остается открытым и требует продолжения исследований.

Исследования выполнены при частичной поддержке CRDF (грант SR-006-XI).

Библиографический список

1. Lowry O.N., Rosebrough N.J., Farr A.L., Randall R.J. // *J. Biol. Chem.* 1951. V.193. P.265.
2. Методы биохимических исследований / Под ред. М.И. Прохоровой Л., 1982. С. 207.
3. Siddiqui A., Gilmore D. Regional differences in the catecholamine content of rat brain: effects of neonatal castration and androgenization // *Acta Endocrinol.* (Copenh.). 1988. V. 118. P. 483–494.
4. Vaccari A., Brotman S., Cimino G., Timiras P. Sex differentiation of neurotransmitter system // *Brain Res.* 1977. V.132. P.176–185.
5. Леонтьев Д.С., Федотчева Н.И., Кондрашова М.Н. Реципрокный эффект адреналина и серотонина на окисление сукцината и α -кетоглутарата в гомогенатах печени и мозга крыс // *Совр. технологии в педиатрии и хирургии: Материалы I Всерос. съезда.* М., 2002. С. 467.
6. Shukla V.H., Dave K.R., Katyare S.S. Effect of catecholamine depletion on oxidative energy metabolism in rat liver, brain and heart mitochondria; use of reserpine // *Comp. Biochem. Physiol. Toxicol. Pharmacol.* 2000. V.127, №1. P. 79.

УДК 57 (072.8)

РАЗВИТИЕ КАБИНЕТНОЙ СИСТЕМЫ В СОВРЕМЕННОМ ШКОЛЬНОМ БИОЛОГИЧЕСКОМ ОБРАЗОВАНИИ

А.С. Малыгина, Т.Б. Решетникова, Р.М. Евдокимова

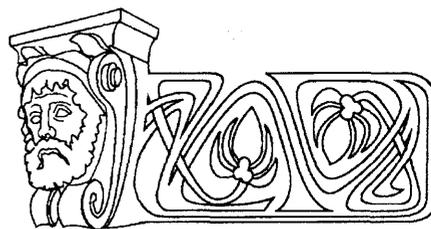
Саратовский государственный университет,
кафедра методики преподавания биологии и экологии
E-mail: biofac@sgu.ru

В статье освещается один из аспектов модернизации российского биологического образования – использование учебно-материальной базы обучения биологии. Приводятся экспериментальные данные по состоянию кабинетов биологии 100 школ Саратовской области. Авторы показывают пути развития кабинетов биологии на современном этапе.

**Cabinet sistem development
in modern school biological education**

A.S. Malygina, T.B. Reshetnikova, R.M. Evdokimova

The paper treats one of the modernization aspects of Russian biological education, namely, the usage of an educational-resource base for teaching



biology. Experimental data on the conditions of biology cabinets in 100 schools of the Saratov region are presented. Some ways of the development of biology cabinets at the present stage are proposed.

В качестве главной задачи модернизации российского образования рассматривается обеспечение нового его качества. В образовательном стандарте для основной и старшей (профильной) школы обращено внимание на реализацию в обучении идеи деятельностного подхода. Для этого в минимум содержания включены определенные способы деятельности,



востребованные в повседневной жизни учащихся. Например, научить их ухаживать за растениями и животными, оценивать свое отношение к живым организмам.

Ключевой проблемой в решении этого является рациональное и более полное использование учебно-материальной базы школы в целом. Повышение эффективности и качества учебного процесса достигается путем применения кабинетной системы обучения учащихся, которая получает свое дальнейшее развитие в теории и практике школы, в соответствии с ее модернизацией.

Учебно-материальной базой обучения биологии служит биологический кабинет, в котором проводятся урочные и внеурочные занятия, а также размещается учебное оборудование, используемое в процессе обучения. Следовательно, без современного кабинета биологии с наличием живого уголка учителю вряд ли реально выполнить задачу модернизации.

В условиях современного общества, в связи с перестройкой образования и переходом на новые программы, встает ряд проблем по оборудованию и поддержанию в эстетико-оздоровительном состоянии школьного кабинета биологии. Это обусловлено степенью изношенности оборудования и необходимостью пополнения кабинетов в школах с традиционно сложившейся кабинетной системой новыми учебно-методическими комплектами, а также организацией кабинетов биологии в школах-новостройках.

Изучение современного состояния кабинетов биологии в школах города Саратова и Саратовской области (100 школ) проводилось в 2002 – 2004 гг. методом анкетирования. Опрос учителей показал, что в большинстве школ кабинет биологии существует. Отдельные гимназии имеют по два кабинета биологии, в сочетании с кабинетами экологии. Только 3% школ не имеют оборудованных кабинетов биологии.

В 77% кабинетов биологии исследуемых школ присутствует почти полный типовой комплект учебного оборудования. В остальных школах, где комплект оказывается далеко не полным, в основном отсутствуют экранно-звуковые средства обучения, видеофильмы, проекционная аппаратура, специализированные комплекты для научно-исследовательской работы, динамические пособия, а также не оборудованы рабочие места учащихся. Вследствие этого в таких школах не выполняются предусмотренные программой демонстрации и самостоятельные работы учащихся.

Натуральные объекты справедливо считаются наиболее важными в формировании биологических понятий. В процессе опроса выяснилось, что они представлены в школах в недостаточном количестве, а их состояние удовлетворительное. Это касается влажных препа-

ратов, ботанических и зоологических коллекций, чучел, гербария.

В большинстве кабинетов биологии имеется в наличии достаточное количество микропрепаратов, моделей, учебных таблиц, однако они находятся в неудовлетворительном состоянии. Ученики в таких школах не всегда могут внимательно ознакомиться с внешним видом, строением и разнообразием организмов и провести наблюдение в сравнительном плане.

Важно отметить, что в оборудовании кабинетов должна входить учебно-методическая, научная, научно-популярная, справочная и другая необходимая для обучения учащихся литература, а также дидактические материалы для упражнений и учета знаний. Только в 75% кабинетов школ имеется вся необходимая литература, а в 25% она либо отсутствует, либо представлена не полностью. Отсутствие современной литературы в школе приводит к потере интереса к учебному процессу по биологии, снижая качество обучения. Многие учителя отмечают, что пополнение библиотеки кабинета биологии идет за счет личных книг.

Во всех школах разработаны перспективные планы развития кабинетов биологии. Однако пополнение оборудования кабинетов биологии в 95% школ не происходит. Обновление оборудования идет от случая к случаю, соответственно активности и настойчивости отдельных учителей или помощи родителей учеников, но без учета объективных потребностей преподавания этих учебных предметов и не соответствует составленным планам.

В состав кабинета биологии должны входить класс-лаборатория, лаборантская и уголок живой природы, но, как выяснилось, лишь в 30% школ все составляющие кабинета биологии имеются, а в 70% кабинет биологии представлен лишь некоторыми компонентами. Уголок живой природы в основном представлен комнатными растениями. В некоторых кабинетах имеются аквариумы. Животные присутствуют в уголке живой природы лишь в 20% школ. В гимназии №2 г. Балаково помимо традиционных кабинетов биологии создан музей природы.

Компьютеры отсутствуют практически во всех кабинетах биологии (исключение составляют ФТЛ №1 г. Саратова и гимназия №2 г. Балаково). Это делает невозможным применять современные формы и методы, например, мультимедийное обучение.

Оборудование рабочих мест учителя и учащихся в 20% кабинетов биологии происходит без учета гигиенических и эстетических требований, а также техники безопасности. Неправильная планировка, а также расположение рабочих мест и мест хранения средств обучения в кабинетах приводит к нарушению требований по технике безопасности. В помещении кабинета



должна поддерживаться определенная температура, влажность, процентное соотношение вредных примесей в воздухе, не превышающих ПДК. Для этого по проекту в кабинетах обычно действует приточно-вытяжная вентиляция. В 50% школ эта норма также не выполняется. Поэтому в таких школах кабинеты должны регулярно проветриваться на переменах. Кроме вентиляции кабинет биологии должен обеспечиваться водой и сливом. Но, по полученным данным, лишь в 50% школ эта норма соблюдается. Таким образом, во многих школах не выполняются санитарно-гигиенические нормы.

Правила пожарной безопасности соблюдаются практически во всех кабинетах биологии исследуемых школ.

Состояние имеющегося оборудования в кабинетах биологии школ хорошее в 25%, в 67% школ — удовлетворительное и лишь в 3% — неудовлетворительное. Таким образом, в большинстве оказываются школы, в которых оборудование не сохранило свой первоначальный вид. В результате этот недостаток сильно сказывается на качестве знаний школьников.

Наши данные позволили установить общую тенденцию слабого развития и оснащённости кабинетов биологии. Если подобная тенденция сохранится и дальше, то состояние обучения биологии будет такое же, как и в школах начала XX века. Данное положение противоречит целевой установке современного биологического образования и ведет к негативным последствиям. XXI век называют веком биологии, точные науки разви-

ваются на стыке с биологическими науками, а в школьной практике учителям биологии всё чаще приходится отстаивать важность приобретения глубоких и прочных биологических знаний учениками непрофильных классов. Небрежное отношение администрации школ к курсу биологии, и как следствие недостаточное внимание к оборудованию кабинетов, лишь усугубляет такое отношение учащихся к данному предмету. Исходя из основных требований к уровню подготовки выпускников основной школы (биология для 5—9 классов), у учащихся должны быть сформированы умения распознавать, сравнивать, определять, препарировать объекты и т.д. Реально их выполнение только при наличии типового кабинета, отвечающего современным достижениям науки биологии (см.: Типовой комплект учебного оборудования для оснащения кабинета биологии. СПб., 2003).

Следовательно, проблема оснащения кабинета биологии в настоящее время является очень важной, и ей должно уделяться больше внимания как со стороны учителей, так и со стороны администрации школ. Существенную помощь в обновлении оборудования кабинетов биологии натуральными объектами могут оказать вузы, имеющие биологические кафедры. В частности, студенты биологического факультета СГУ могут пополнить школьные кабинеты коллекциями насекомых, влажными препаратами, тушками, гербарием и т.д., собранными в процессе полевых практик и выполнения дипломных работ. Педагогическая практика студентов также может способствовать решению обсуждаемой проблемы.

УДК 633.111«321»:004.12

МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ, МЕТОДЫ И КРИТЕРИИ ОЦЕНКИ АДАПТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ

В.М. Бебякин, Т.Б. Кулеватова*, Н.И. Старичкова

Саратовский государственный университет,
кафедра методики преподавания биологии и экологии
E-mail: biofak@sgu.ru

*ГНУ НИИСХ Юго-Востока

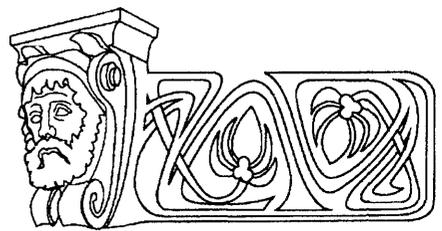
E-mail: raiser@mail.saratov.ru

В статье рассматриваются методы оценки пластичности, стабильности и гомеостатичности, обсуждается последовательность оценки экспериментального материала по адаптивным свойствам растений.

Methodical approaches, methods and estimation criteria of plant autoadaptivity

V.M. Bebyakin, T.B. Kulevatova, N.I. Starichkova

The paper considers methods for estimation of plasticity, stability, and homeostaticity. The order of estimating experimental material on plant adaptive properties is discussed.



Адаптивные свойства сортов отражают пластичность, стабильность и гомеостатичность. Прежде чем приступить к их оценке, необходимо:

1) выявить генотип-средовые эффекты – сезонные и региональные, если испытания сортов проводились во времени и в пространстве, по уровню и значимости корреляции между одноименными признаками, измеренными в разные годы и в разных пунктах;

2) провести оценку основных источников



средовых влияний (год, пункт, фон) на величину признака, что позволит оценить, какая схема эксперимента наилучшим образом раскрывает различия между генотипами;

3) оценить эффективность взаимодействия генотипов с факторами внешней среды: чем сильнее взаимодействие, тем лучше среда для оценки адаптированности генотипов. Если изучение велось в нескольких пунктах в течение нескольких лет, то наибольший интерес представляют два взаимодействия: сорт \times годы, сорт \times пункты. Если влияние среды во всех случаях существенно, то анализ критериев адаптивности является правомерным;

4) выявить долю влияния или вклад различных факторов в определение показателей сорта. Если взаимодействие генотипов со средой и различия между средами испытаний доказаны, то приступают к расчету показателей адаптивных свойств.

К настоящему времени накоплено достаточно информации по эффективности различных методов оценки пластичности и стабильности сортов. Из всех статистических методов, по мнению многих исследователей, наиболее информативным, точным и объективным является метод, предложенный Эберхартом и Расселом. Он позволяет оценивать пластичность по коэффициенту линейной регрессии (b_i) и стабильность через средний квадрат отклонений от линии регрессии (S_i^2). Располагая данными по b_i и средним уровнем признака, можно прогнозировать порядок расположения сортов по тому или иному признаку в лучших или худших условиях.

Метод Эберхарта—Рассела позволяет отобрать генотипы по общей их реакции на лимитированные факторы среды. Генотипы, отзывчивые на улучшение условий, будут в сравнении с менее отзывчивыми формировать более высокое качество зерна в хороших условиях, а в плохих могут оказаться и низкокачественными. При оценке пластичности по коэффициенту регрессии (b_i) необходимо учитывать достоверность отклонения значений b_i от 1, то есть от средней по всему набору сортов. Значимость t -критерия находят по формуле $t = (b_i - 1) / S_b$ (ошибка). Напомним, что если b_i достоверно выше 1, то это свидетельствует о прогрессивном увеличении признака под влиянием улучшения условий выращивания, если b_i меньше 1, то сорта показывают лучшие результаты в неблагоприятных условиях среды. В этом случае изменения условий выращивания не вызывает адекватного изменения признака у изучаемого сорта. Если значения b_i достоверно не отклоняются от 1, то при любом их уровне изменение признака у конкретного сорта будет в точности следовать за изменением условий среды. Генотип с отри-

цательной регрессией на условия среды является пластичным, так как высоко адаптирован в среде лимитированной и слабо адаптирован в безлимитных средах. Коэффициент линейной регрессии показывает, насколько изменяется количественная выраженность признака при «переходе» от одного пункта испытания в другой. Наиболее ценны генотипы, у которых b_i значимо выше 1, а варианса стабильности (S_i^2) несущественна по критерию значимости (F) признака на индекс среды.

S_i^2 — дисперсия отклонения от линии регрессии. Чем меньше эта величина, тем более устойчив признак во времени и в пространстве. Нами установлено, что b_i и S_i^2 отражают разные стороны процесса адаптации, так как корреляция между ними незначима. При оценках пластичности (b_i) и стабильности по Эберхарту и Расселу для F и t -критериев принимается 5%-ный уровень значимости.

На основе использования стабильности, эквивалентов по Врике, регрессионного, корреляционного и кластерного анализов в Институте Юго-Востока разработана программа оценки фенотипической стабильности, в основу которой положена экологическая регрессия. Анализ возможен только при значимости взаимодействия генотип—среда. В программе используются: а) коэффициент регрессии и его ошибка (S_b), t -критерий; б) коэффициент вариации отклонений от регрессии; в) коэффициент адекватности регрессии; г) графическое изображение линии регрессии сортов на индексы среды. При анализе сортов малая доля во взаимодействии соответствует высокой экологической стабильности, а высокая — низкой. По коэффициенту адекватности судят о степени совпадения результатов отдельного сорта или опыта с серией сортов (опытов).

Известно, что эквиваленты характеризуют степень колебания исследуемого признака или свойства в различных условиях внешней среды отдельно по каждому сорту, но в общем их взаимодействии. Эквиваленты более правильно характеризуют пластичность сортов, чем сумма квадратов отклонений каждого сорта по фактору «окружающая среда» (местности + годы). Они оценивают ту часть взаимодействия генотип—среда, которая приходится на отдельный сорт. Оценку значимости между эквивалентами проводят с помощью критерия Фишера:

1) выясняют целесообразность размещения сортов в различных климатических зонах;

2) обосновывают направления селекции по зонам;

3) проводят генетико-селекционную оценку сортов и форм по признаку экологической пластичности с целью дальнейшего их использования в селекции.



При определении стабильности часто пользуются коэффициентом вариации, вычисление которого не требует сложных и трудоемких расчетов. По нашим данным, величина коэффициента вариации признака в пределах сред испытания по каждому генотипу неплохо согласовывается с большинством характеристик адаптивности, она может быть востребованной для тестирования стабильности сорта при условии многолетних испытаний.

Для оценки адаптивного потенциала сортов предложен и целый ряд других критериев: индекс стабильности (ИС), показатель уровня признака и стабильности сорта – ПУСС (Неттевич Э.Д., Моргунов А.И., Максименко М.И., 1985).

Наибольший же интерес для селекции яровых пшениц в условиях Нижнего Поволжья представляют методы и подходы к оценке гомеостаза. Высокогостатичный генотип слабо реагирует на ухудшение условий и хорошо отзывается на их улучшение. Гомеостаз, по заключению В.В. Хангильдина, не что иное, как способность генетических механизмов сводить к минимуму последствия воздействия неблагоприятных внешних условий. В наших экспериментах, связанных с оценкой гомеостатичности яровых мягких и твердых пшениц, а также озимой ржи, использовались величина H_i , предложенная С.П. Мартыновым, и критерии, рекомендованные В.В. Хангильдиным (HOM , $HOM_{(opt-lim)}$, S_c).

Гомеостатичность часто связывают со стабильностью, ниже будет показано, насколько это правомерно. Выявление гомеостаза по H_i требует полевых экспериментов с повторениями при рендомизации в них изучаемых сортов или гибридов, а также значимости взаимодействия генотипов со средой. Значения H_i могут быть как положительными, так и отрицательными, вариация их от сорта к сорту довольно широкая, что свидетельствует о хорошей их информативности. И что немало важно, при оценке сортов по гомеостатичности выдается доверительный интервал, по которому можно судить о различиях между изучаемыми генотипами. Чем выше положительные значения H_i , тем выше гомеостатичность генотипа. То же самое можно отметить и в отношении оценок гомеостаза по В.В. Хангильдину (S_c, HOM).

На критерии $HOM_{(opt-lim)}$ следует остановиться более подробно. Для признаков с отрицательным знаком чем больше отрицательное значе-

ние $HOM_{(opt-lim)}$, тем выше гомеостаз сорта или гибрида. Для признаков же с положительным знаком установлено следующее:

а) отрицательное значение $HOM_{(opt-lim)}$ является показателем того, что на лимитированном фоне проявление признака сильнее, то есть гомеостаз высокий;

б) максимальное и положительное значение $HOM_{(opt-lim)}$ указывает на то, что на оптимальном и лимитированном фонах проявление признаков одинаковое – высокий гомеостаз;

в) минимальное положительное значение $HOM_{(opt-lim)}$ свидетельствует о том, что с “переходом” сорта на лимитированный фон признак изменяется в сторону его снижения (ухудшения) максимально. В качестве меры относительной гомеостатичности сортов и гибридов может использоваться и коэффициент вариации, позволяющий получать вполне удовлетворительные результаты, однако при этом уровень признака не учитывается.

Экологические испытания сортов и линий целесообразнее проводить в разреженных посевах, а наиболее перспективных из них – в посевах, близких по площади питания к производственным.

Количество характеристик, призванных оценивать пластичность, стабильность и гомеостатичность, непрерывно возрастает в связи с важностью проблемы повышения адаптивности сортов и гибридов, представляющих селекционный и производственный интерес. По этой причине нами была проведена факторизация 10 из них, рекомендованных для селекционных целей. Установлено, что минимальная система критериев адаптивности при размещении твердой пшеницы в разреженных посевах включает HOM , b_i , S_i^2 .

Для получения информации об адаптивных свойствах твердых пшениц в производственном посеве необходимо оценить HOM , H_i , S_i^2 . Но поскольку H_i тесно связана с показателями физических свойств теста, то целесообразнее оценивать HOM , b_i , S_i^2 . Таким образом, минимальная система характеристик адаптивности яровых твердых пшениц по физическим свойствам теста включает b_i , S_i^2 и HOM .

Пластичность, устойчивость и гомеостатичность сортоспецифичны. Сорта яровых мягких и твердых пшениц, как правило, не совмещают в одном генотипе пластичность и стабильность.