

УДК 631.527:575.167:575.22

## ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА РАЗВИТИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ И РАБОТУ ГЕНЕТИЧЕСКИХ СИСТЕМ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

© 2018 Л.В. Волкова<sup>1</sup>, О.С. Амунова<sup>1</sup>, Е.М. Лисицын<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> ФГБНУ Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого, г. Киров

<sup>2</sup> Вятская государственная сельскохозяйственная академия, г. Киров

Статья поступила в редакцию 06.07.2018

Одним из методов повышения зернового уборочного индекса является изменение путем правильного подбора родительских пар работы генетических систем аттракции ассимилятов в колос и перераспределения их между зерновкой и мякиной. Цель работы – оценить вклад морфологических и хозяйственно ценных признаков в урожайность; оценить работу физиолого-генетических систем сортов пшеницы. Объектом являлись 11 сортов яровой мягкой пшеницы конкурсного сортоиспытания ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока. Оценку сортов проводили по 20 растениям с четырех полевых повторений. По температуре воздуха и количеству осадков вегетационный период 2016 года оценен как засушливый, а 2017 года – как излишне увлажненный. Выявлено значимое влияние генотипа по всем изучаемым параметрам, но преобладающая его роль проявлялась по массе растений. Средовыми факторами были обусловлены высота растений и зерновой уборочный индекс. Сочетание факторов «генотип» и «год» не оказывало достоверного влияния на изменчивость признаков. В 2016 году урожайность коррелировала с общей массой растения, его высотой и площадью листовой пластинки. Зерновой уборочный индекс был высоким у всех генотипов, а корреляция с урожайностью была статистически незначима. В условиях избытка влаги (2017 г.) усилилась связь урожайности с продуктивностью главного колоса и выходом зерна в биологическом урожае. В условиях влажного года усилилась эффективность работы генетических систем адаптивности и аттракции. В условиях засухи отмечен больший межсортовой полиморфизм по генам аттракции. Выделены перспективные сорта, которые увеличивали перераспределение пластических веществ из стебля в колос в условиях переувлажнения: С-65, С-122; сохраняли высокий уровень признаков вне зависимости от условий вегетации: С-65, С-64, С-84, С-103. Определены доноры по толерантности к загущению: Маргарита, С-65, С-64, С-84. Сорт С-65 проявил себя в условиях засухи как лучший компонент для скрещивания с целью повышения массы зерна с единицы площади, а в условиях переувлажнения – как сорт, сочетающий в себе наилучшие гены сразу трех физиолого-генетических систем – адаптивности, аттракции и толерантности к загущению.

*Ключевые слова:* засуха, переувлажнение, адаптивность, зерновой уборочный индекс, аттракция, микрораспределение внутри колоса, толерантность к загущению.

Растущие органы растений, являясь центрами мобилизации и потребления веществ, оказывают решающее влияние на величину биологического и хозяйственного урожая зерновых культур. У мягкой пшеницы с ростом суммарной фотосинтезирующей поверхности растений наблюдается повышение урожайности [1]. Поскольку зерновая продуктивность растений обеспечивается не только величиной накопленной биомассы, но и способностью к эффективному перемещению пластических веществ в колос,

*Волкова Людмила Владиславовна, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории селекции яровой мягкой пшеницы. E-mail: prietnaya@fanp-sv.ru*  
*Амунова Оксана Сергеевна, кандидат биологических наук, младший научный сотрудник лаборатории селекции яровой мягкой пшеницы. E-mail: prietnaya@fanp-sv.ru*  
*Лисицын Евгений Михайлович, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник отдела эдафической устойчивости растений ФАНЦ Северо-Востока; профессор кафедры экологии и зоологии Вятской ГСХА. E-mail: edaphic@mail.ru*

большую актуальность приобретает изучение физиолого-генетических систем аттракции и микрораспределения ассимилятов [2]. У новых сортов, по мнению [3], подавляющая часть ассимилятов должна использоваться растением для формирования зерна, а не соломы, тем самым повышая зерновой уборочный индекс (отношение массы зерна к надземной биомассе растения в пересчете на абсолютно сухое вещество, обозначаемый у нас в стране как  $K_{\text{хоз}}$ , %). Большинство исследователей считают, что изменение уборочного индекса с 35 до 50% является главным условием создания новых высокоурожайных сортов [4]. Однако дальнейшее повышение уборочного индекса считается нежелательным [5], поэтому исследователи ищут пути повышения продуктивной биомассы растений и зерна [6]. Одним из таких путей является изменение путем правильного подбора родительских пар работы генетических систем аттракции ассимилятов в колос и перераспределения их между

зерновкой и мякиной [7]. Эта работа становится особенно актуальной в связи с продолжающимися изменениями климата, поскольку именно осадки и температура воздуха являются определяющими факторами урожайности пшеницы [8].

**Цель работы** – оценить влияние условий года на изменчивость морфологических и хозяйственно ценных признаков яровой мягкой пшеницы; определить вклад этих признаков в урожайность; оценить работу генетических систем адаптивности, аттракции и микрораспределения продуктов фотосинтеза в колосе пшеницы, толерантности к загущению.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом для исследований являлись 11 сортов яровой мягкой пшеницы конкурсного сортоиспытания селекции ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока. Агротехника – принятая для яровой пшеницы, предшественник – чистый пар. Почва участка дерново-подзолистая, среднесуглинистая, с содержанием гумуса 2,6 %. Посев проводили в оптимальные сроки с нормой высева 6 млн. всхожих семян на 1 га, учетная площадь делянок 10 м<sup>2</sup>. Оценку сортов по морфологическим и хозяйственно ценным признакам растений проводили по 20 растениям с четырех полевых повторений. Статистическую обработку данных проводили по методике [9] с использованием двухфакторного дисперсионного и корреляционного анализов. Анализ работы генетических систем – согласно методическим рекомендациям [2].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Годы проведения исследований существенно различались по температурному и водному режимам фаз развития, определяющих продуктивность растений, что позволило определить амплитуду изменчивости изучаемых признаков в разных средах.

В первую половину периода “всходы-кущение”, которая определяет такой элемент структуры продуктивности, как количество зерен в колосе, в 2016 г. (8...26 мая) температура воздуха была ниже среднесуточной, во вторую половину – немного выше; при этом только два дня температура воздуха была ниже эффективной (10 °C). Осадки выпадали крайне редко, всего два раза превысив среднесуточные. Превышение лимита эффективных осадков (5 мм) отмечено в один день – 23 мая, когда прошел ливневый дождь (23 мм).

Этот же период развития растений в 2017 г. значительно отличался от 2016 г.: температура воздуха в течение всего периода была ниже среднесуточной, при этом более полови-

ны периода – ниже эффективной температуры. Осадков и по сумме и по количеству дней с эффективными осадками (четыре) было больше, чем в 2016 г., и больше среднесуточных. Продолжительность периода снизилась по сравнению с 2016 г. на три дня.

Период от цветения до восковой спелости, определяющий массу зерен в колосе, в 2017 г. на четыре дня превысил его продолжительность в 2016 г. Вегетация растений в 2016 г. проходила при повышенных (относительно среднесуточной) температуре воздуха, но при значительно сокращенном количестве осадков (осадки выпадали только 10 дней, причем 70% осадков – 81 мм – выпало 10 июля). Продолжительность периода составила 38 дней. В 2017 году осадки выпадали 22 из 42 дней этого периода, сумма осадков (144,7 мм) была в три раза выше среднесуточной (42 мм). При этом температура воздуха была близка к среднесуточной.

В целом за вегетационный период сумма эффективных температур и количество осадков в 2016 году по отношению к климатической норме составили соответственно 135 и 80 %; в 2017 году – 94 и 122 %. Таким образом, можно оценить вегетационный период 2016 года как засушливый, а 2017 года – как излишне увлажненный. Это полностью совпало с задачами исследования, поскольку известно, что доступность воды и температура воздуха оказывают существенное влияние на развитие растений, только если они имеют экстремальный уровень проявления (очень низкие или высокие температуры, недостаток или избыток воды) [10].

Морфологические и хозяйственные признаки, анализируемые в конце жизненного цикла растений – это результат развивающихся во времени системных процессов, на ход которых влияют генетические и средовые факторы, вклад которых был оценен с использованием двухфакторного дисперсионного анализа (табл. 1).

Значимое влияние генотипа проявлялось по всем изучаемым параметрам, но преобладающая его роль проявлялась по массе растений. Средовыми факторами в значительной степени обусловлены высота растений и зерновой уборочный индекс. Сочетание факторов «генотип» и «год» не оказывало достоверного влияния на изменчивость признаков, роль неучтенных факторов сильнее проявлялась по общему весу растений.

Согласно теории эколого-генетической организации количественных признаков [11], при смене лимитирующего фактора внешней среды меняются число и набор генов, детерминирующих среднюю величину и генетическую дисперсию признака. Следовательно, урожайность, как результирующий признак, в разных средах определяется активностью разных комплексов генов. Знание вклада факторов в урожайность

**Таблица 1.** Вклад генотипа и условий года в развитие количественных признаков яровой мягкой пшеницы

Признак	Среднее значение в опыте ± ст. отклонение		Корреляция с урожайностью (r)		Вклад факторов*, %		
	2016	2017	2016	2017	A	B	AB
Площадь флагового листа, см <sup>2</sup>	11,6±3,4	18,7±3,5	0,76**	0,48	39,9**	49,6**	3,9
Масса растения, г	3,3±0,5	3,0±0,5	0,62**	0,64**	51,8**	5,2	13,9
Высота растения, см	69,1±4,6	93,6±5,7	0,46	0,26	9,4**	81,3**	6,1
Масса колоса, г	1,9±0,3	1,4±0,2	0,55	0,79**	35,9*	41,3**	8,6
Масса зерна с колоса, г	1,5±0,2	1,1±0,1	0,58	0,81**	38,2**	40,6**	8,0
Зерновой уборочный индекс, %	50,3±2,4	39,8±1,4	-0,09	0,51	9,1*	86,1**	1,93
Урожайность, т/га	2,0±0,7	3,4±0,4	-	-	18,3*	60,4**	3,9

Примечание: \*A – генотип; B – год; AB – взаимодействие года и генотипа; \*\* – статистически значимо при  $p \leq 0,05$

дает возможность предсказывать поведение растительного организма при изменении условий выращивания.

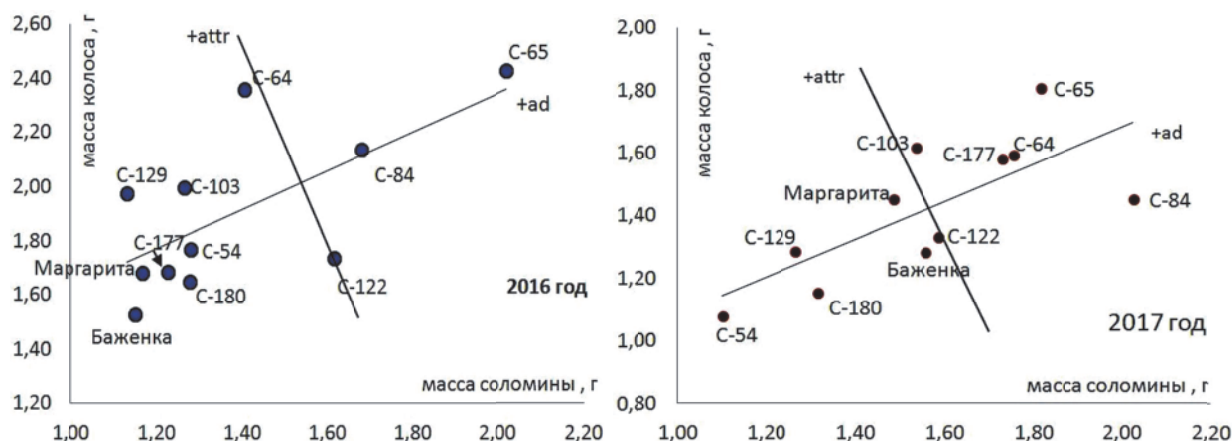
В контрастные по влагообеспеченности годы корреляционные связи отдельных признаков с урожайностью различались по величине. В засушливом 2016 году урожайность коррелировала с показателями, характеризующими развитие надземной биомассы: общей массой растения, его высотой и площадью листовой пластинки. Зерновой уборочный индекс был высоким у всех генотипов, и корреляция с урожайностью была статистически незначима. В условиях избытка влаги (2017 г.) усилилась связь урожайности с продуктивностью главного колоса и выходом зерна в биологическом урожае. Поскольку по коэффициенту корреляции можно с достаточной точностью судить об информативности учитываемых признаков, данные сведения следует принимать во внимание при оценках и отборах в разных средах.

Конечный хозяйственный урожай – это результат выработки и распределения ассимилятов, накапливающихся в период развития растения. В наших исследованиях стояла задача

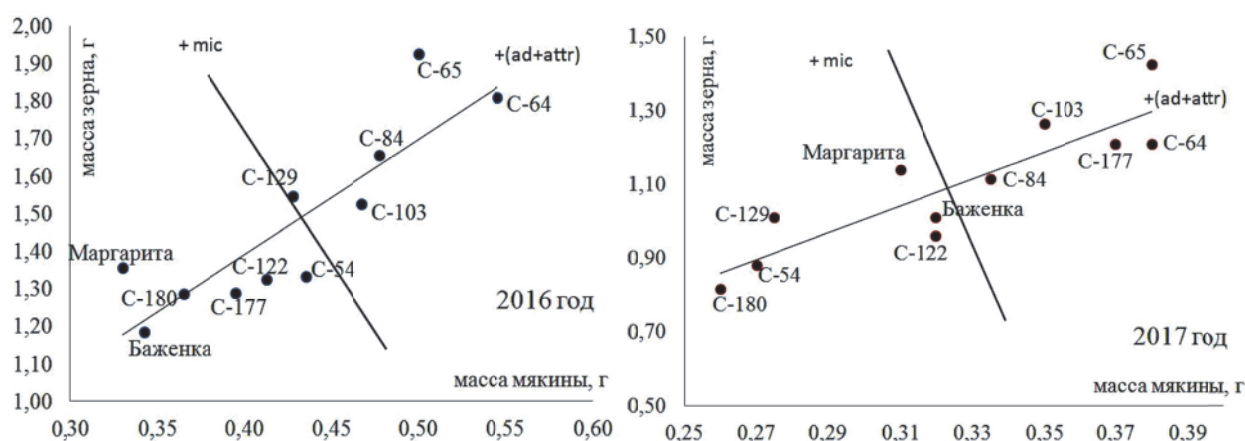
изучить работу генетических систем аттракции продуктов фотосинтеза из стебля в колос (*attr*), системы микрораспределений аттрагированных пластических веществ между зерном и мякиной в колосе (*mic*), а также системы толерантности к загущению (*tol*).

Графики разнонаправленности, описанные [2], могут быть использованы для решения двух задач: 1) идентификации генотипов отдельных растений в расщепляющих популяциях по их фенотипам, когда на графики наносят показатели СП и ФП отдельных растений; 2) подбора роди-тельских пар при гибридизации, когда на графики наносят средние величины признаков сортов из рабочей (стартовой) коллекции селекционера. Ранее мы использовали эту методику для оценки работы физиолого-генетических систем пшеницы в условиях действия ионов алюминия [12] – главного стрессового эдафического фактора дерново-подзолистых почв европейского северо-востока России [13].

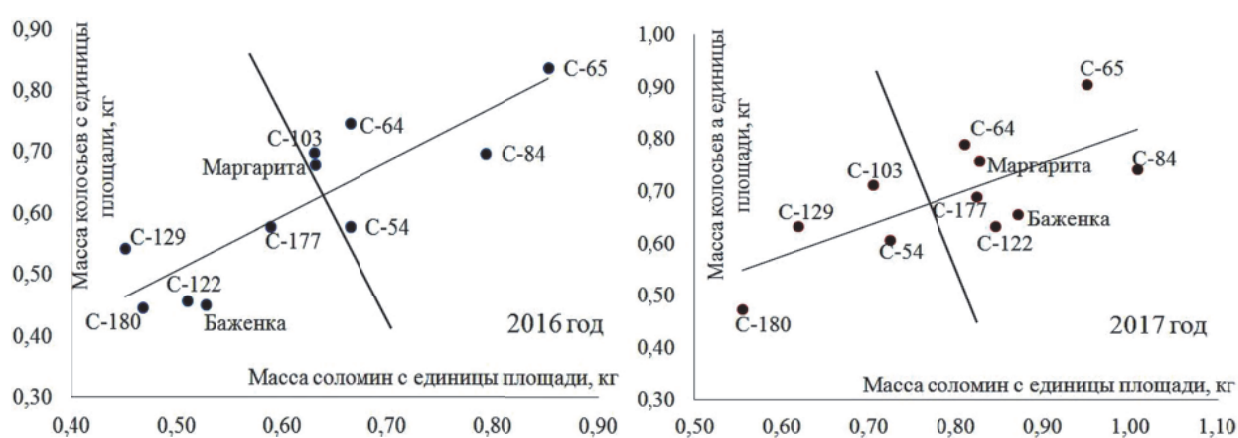
На рис. 1, 2, 3 показано распределение средних величин показателей сортов в условиях засушливого и влажного года. В правой верхней части графиков располагаются точки генотипов,



**Рис. 1.** Изменение работы генетических систем адаптивности и аттракции продуктов фотосинтеза из стебля в колос в зависимости от условий вегетации



**Рис. 2.** Изменение работы генетических систем системы микрораспределений аттрагированных ассимилятов между зерном и мякиной в колосе



**Рис. 3.** Изменение работы генетических систем толерантности к загущению в зависимости от условий вегетации

наиболее адаптивных к данным условиям. Точки наименее адаптивных сортов смещаются к началу координат (влево и вниз). О реакции сортов на условия года указывает амплитуда разброса точек данных по положительной и отрицательной осям регрессии.

Известно, что пониженные температуры воздуха и избыток влаги в период образования сухого вещества зерновки затрудняют отток ассимилятов в колос. Поэтому в условиях 2017 г. произошло значительное снижение продуктивности колоса и зернового уборочного индекса (табл. 1). На графиках, отражающих работу генетических систем адаптивности и аттракции из стебля в колос (рис. 1), в засушливый год (2016) наблюдался больший полиморфизм по генам аттракции в сравнении с влажным (2017) годом (размах точек по отрицательной линии регрессии выше). Лучшие полигены аттракции при недостатке влаги несет сорт С-64, при излишнем увлажнении – сорта С-65 и С-103. Худшие полигены аттракции в оба года были у сортов Баженка, С-180 и С-64.

При изменении водно-температурного режима в 2017 году большинство сортов, за исключением С-180, С-122, С-129, С-65 имели положительный сдвиг по большей оси эллипса, т.е.

усиливали работу генетических систем адаптивности. С другой стороны, при обоих типах стресса сорта С-177, С-180, С-129 и С-54 имеют сниженный уровень адаптивности. Интерес в селекционном отношении представляют сорта, которые в оба года имели лучшие полигены адаптивности: С-65, С-84.

При анализе работы генетической системы микрораспределения между зерном и мякиной в колосе (рис. 2), можно отметить, что оба стрессовых фактора (засуха 2016 г. и переувлажнение 2017 г.) практически одинаково влияли на генетическое разнообразие реакции растений, оцененных по диапазону распределения точек вдоль оси этой системы.

Следует обратить внимание на сорта, которые сохраняли признаки вне зависимости от условий вегетации на высоком уровне: С-65, С-64, С-84, С-103.

При изучении графика рис. 2 можно отметить, что в условиях засушливого года (2016) сорт С-64 имел максимальный сдвиг массы зерен за счет аттракции и адаптивности, т.е. обладал сильными генами этих систем. Наибольший сдвиг за счет системы микрораспределения продуктов фотосинтеза проявил сорт С-65, т.е. этот сорт обладал хорошими генами микрораспре-

делений. Если использовать эти сорта в качестве родительских для скрещивания по лучшим физиолого-генетическим системам аттракции, адаптивности и микрораспределений, то точка признака «масса зерен с главного стебля» нового гибридного сорта уйдет в плюс-сторону. При этом среднее генотипическое значение массы зерен с главного стебля нового сорта превысит значение родительского сорта С-64 примерно на 9,5% (с 1,81 до 2,00 г).

В условиях избыточного увлажнения 2017 г. сорт С-65 обладал самыми сильными генами всех трех рассматриваемых физиолого-генетических систем, т.е. использование его в качестве одного из компонентов скрещивания не приведет к повышению уровня массы зерна в главном колосе.

Продуктивность сорта определяется не только отдельными растениями, рост которых ограничен конкуренцией за элементы питания и солнечный свет, но и всем посевом. Эколого-генетический анализ систем толерантности к загущению приобретает большое значение для оценки пригодности сортов к выращиванию в условиях производства. Перспективными в этом отношении являются сорта, которые на представленных графиках (рис. 3) в меньшей степени снижают массу колосьев и соломины в условиях загущения: Маргарита, С-65, С-64, С-84.

Анализ данных рис. 3 позволяет считать, что лучшие гены адаптивности и толерантности к загущению в условиях засухи несет сорт С-65, в условиях переувлажнения – сорта С-65 и С-84 (они имеют максимальный сдвиг по оси адаптивность + толерантность к загущению – вправо вверх). В то же время, лучшие гены по аттракции ассимилятов из стеблей и листьев в колос (максимальный сдвиг по оси аттракции влево вверх) несут сорта Маргарита, С-129, С-64 и С-103 (засуха) и сорта Маргарита, С-129, С-65 и С-103 (переувлажнение).

Скрещивание сортов С-65 и С-64 может привести к повышению значения массы колосьев с кв. метра по сравнению с родительским сортом С-65 примерно на 10% (с 0,80 до 0,88 кг/м<sup>2</sup>) в условиях засухи. С другой стороны, в условиях переувлажнения сорт С-65 несет лучшие гены и адаптивности + толерантности к загущению, и гены аттракции ассимилятов в колос.

## ВЫВОДЫ

При рассмотрении результатов дисперсионного анализа выявлена сильная зависимость уровня развития количественных признаков яровой пшеницы от условий года. Широкая амплитуда изменчивости сезонных значений высоты растений и зернового уборочного индекса свидетельствует о высокой чувствительности

ростовых параметров и процессов аттракции на популяционном уровне.

Показатель массы растения в меньшей степени зависел от условий вегетации и значимо коррелировал с урожайностью во все годы исследований. В условиях влажного года усилилась эффективность работы генетических систем адаптивности и аттракции у большинства изученных генотипов. В условиях засухи отмечен большой полиморфизм по генам аттракции ассимилятов из стебля и листьев в колос.

Выделены перспективные сорта, которые увеличивали перераспределение пластических веществ из стебля в колос в условиях переувлажнения: С-65, С-122; сохраняли высокий уровень признаков вне зависимости от условий вегетации: С-65, С-64, С-84, С-103. Определены доноры по толерантности к загущению: Маргарита, С-65, С-64, С-84.

Сорт С-65 проявил себя в условиях засухи как лучший компонент для скрещивания с целью повышения массы зерна с единицы площади, а в условиях переувлажнения – как сорт, сочетающий в себе наилучшие гены сразу трех физиолого-генетических систем – адаптивности, аттракции и толерантности к загущению.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Тимошенкова Т.А., Самуилов Ф.Д. Влияние фотосинтезирующей поверхности разных органов растений на урожайность сортов яровой пшеницы в степи Оренбургского Предуралья // Вестник Казанского ГАУ. 2013. № 1 (27). С. 129-134.
2. Драгавцев В.А. К проблеме генетического анализа полигенных количественных признаков растений. СПб.: ВИР, 2003. 35 с.
3. Жученко А.А. Адаптивная система селекции растений (эколого-географические основы). М.: Изд-во РУДН. 2001. Т. 1. 780 с.
4. Иващенко В.Г., Павлюшин В.А. Интенсификация растениеводства и эколого-производственный баланс агроэкосистем: снижение плодородия почв и фитосанитарная дестабилизация // Вестник защиты растений. 2017. № 3(93). С. 5-16
5. Parry M.A., Reynolds M., Salvucci M.E., Raines C., Andralojc P.J., Zhu X.G., Price G.D., Condon A.G., Furbank R.T. Raising yield potential of wheat. II. Increasing photosynthetic capacity and efficiency // J. Exp. Bot. 2011 V. 62(2). P. 453-67. URL: doi: 10.1093/jxb/erq304 (дата обращения 04.05.2018).
6. Foyer C.H., Ruban A.V., Nixon P.J. Photosynthesis solutions to enhance productivity // Phil. Trans. R. Soc. B. 2017. 372: 20160374. URL: <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2016.0374> (дата обращения 04.05.2018).
7. Михайленко И.И., Драгавцев В.А. Математические модели в селекции арстений. Сообщение II. Алгоритмы управления генетико-селекционным улучшением хозяйственно ценных свойств самоопылителей // Сельскохозяйственная биология. 2013. № 1. С. 35-41.
8. Siebert S., Webber H., Rezaei E.E. Weather impact

- on crop yield – searching for simple answers to a complex problem // *Environ. Res. Lett.* 2017. 12. 081001. URL: <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa7f15> (дата обращения 04.05.2018).
9. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта: (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Колос, 1979. 419 с.
  10. Кочерина Н.В., Драгавцев В.А. Введение в теорию эколого-генетической организации полигенных признаков растений и теорию селекционных индексов. СПб: Издательство СЦДБ, 2008. 86 с.
  11. Irving L.J. Carbon assimilation, biomass partitioning and productivity in grasses // *Agriculture*. 2015. V. 5. P. 1116-1134. URL: [doi:10.3390/agriculture5041116](https://doi.org/10.3390/agriculture5041116) (дата обращения 04.05.2018).
  12. Лисицын Е.М., Амунова О.С. Работа генетических систем пшеницы в зависимости от пути поступления алюминия в растение // *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2017. № 6(61). С. 8-15.
  13. Lisitsyn E.M., Shchennikova I.N., Shupletsova O.N. Cultivation of barley on acid sod-podzolic soils of north-east of Europe // in: *Barley: Production, Cultivation and Uses*. Ed. Steven B. Elfson. New York: Nova Publ. 2011. P. 49-92.

## INFLUENCE OF ENVIRONMENT ON DEVELOPMENT OF QUANTITATIVE TRAITS AND ACTION OF GENETICS SYSTEMS IN SPRING SOFT WHEAT

© 2018 L.V. Volkova<sup>1</sup>, O.S. Amunova<sup>1</sup>, E.M. Lisitsyn<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Federal Agricultural Scientific Center of North-East named after N.V. Rudnitsky, Kirov

<sup>2</sup>Vyatka State Agricultural Academy, Kirov

One of the methods to increase grain harvesting index is a change of action of genetics systems of assimilate attraction into ear and its re-distribution between kernel and chaff by correct selection of parent pairs. Aim of the work – to estimate contribution of morphological and economic valuable traits in yield capacity; to estimate action of physiological-genetics systems in wheat varieties. Object of the work was eleven varieties of spring soft wheat from competitive nursery of Federal Agricultural Scientific Center of North-East. Twenty plants of each variety from four field replications were used for analysis. According to air temperature and amount of precipitations, growing season of 2016 was estimated as dry, and of 2017 – as over-moistened one. Significant influence of genotype is detected on all studied parameters but the highest – on plant mass. Environmental factors determined plant height and grain harvesting index. Genotype x year interaction had not any significant influence on traits' change. In 2016, yield capacity correlated with whole plant mass, its height and leaf area. Grain harvesting index was high in all genotypes and correlation with yield capacity was insignificant. Under over-moistened conditions (2017) link of yield capacity with main stem productivity and grain part in biological harvest become stronger. Under conditions of moistened year, effectiveness of action of genetics systems of adaptivity and attraction was increased. Under dry conditions, higher inter-varietal polymorphism in genes of attraction was marked. Perspective varieties were selected which increased re-distribution of assimilates from stem into ear under over-moistened conditions: C-65, C-122; kept high level of traits independently to growing conditions: C-65, C-64, C-84, and C-103. Donors of tolerance to overcrowding were detected: Margarita, C-65, C-64, and C-84. Variety C-65 was the best component for crossing with aim to increasing grain mass per unit of square under dry conditions, but under over-moistened conditions – as variety combined the best genes of three genetics systems simultaneously – adaptivity, attraction, and tolerance to overcrowding.

*Keywords:* drought, over-moistened, adaptivity, grain harvesting index, attraction, micro-distribution within ear, tolerance to overcrowding.

---

*Lyudmila Volkova, PhD in Biology, Research Fellow in Laboratory of Spring Soft Wheat Breeding.*

*E-mail: priemnaya@fanc-sv.ru*

*Oksana Amunova, PhD in Biology, Associate Research Fellow in Laboratory of Spring Soft Wheat Breeding.*

*E-mail: priemnaya@fanc-sv.ru*

*Eugene Lisitsyn, DSc in Biology, Leading Research Fellow in Department of Plant Edaphic Resistance, Federal Agricultural Scientific Center of North-East; Professor at the Ecology and Zoology Department, Vyatka State Agricultural Academy. E-mail: edaphic@mail.ru*