

3. Михалёв, Ю.В. О биологических показателях состояния популяций осетра и стерляди Енисея / Ю.В. Михалёв, Т.В. Михалёва // Проблемы и перспективы рационального использования рыбных ресурсов Сибири. – Красноярск, 1999. – С. 63–72.
4. О состоянии и охране окружающей среды в Красноярском крае в 2007 году: Государственный докл. – Красноярск, 2008. – 266 с.
5. Плохинский, Н.А. Математические методы в биологии / Н.А. Плохинский. – М.: Изд-во МГУ, 1978. – 265 с.
6. Правдин, И.Ф. Руководство по изучению рыб / И.Ф. Правдин. – М., 1966. – 376 с.
7. Рубан, Г.И. Сибирский осётр *Acipenser baerii* Brandt (структура вида и экология) / Г.И. Рубан. – М.: ГЕОС, 1999. – 236 с.

УДК 575.22; 502.4

Э.А. Снегин

АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ГЕНОФОНДОВ ОСОБО ОХРАНЯЕМЫХ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ В УСЛОВИЯХ ЛЕСОСТЕПНОГО ЛАНДШАФТА (НА ПРИМЕРЕ НАЗЕМНОГО МОЛЛЮСКА BRADYBAENA FRUTICUM MÜLL (GASTROPODA, PULMONATA)*

На основе изоферментных покосов эстераз анализировалось состояние генофондов популяций модельного вида *Bradybaena fruticum* Müll (кустарниковая улитка), обитающих в особо охраняемых территориях юга Среднерусской возвышенности. В исследуемых группах зафиксированы достоверно более высокие показатели генетической изменчивости по сравнению с популяциями из промышленных территорий. Исходя из расчета эффективной численности, был сделан прогноз времени существования изучаемых популяций, согласно которому срок их жизни зависит от степени антропогенной нагрузки.

Ключевые слова: вид-индикатор, наземный моллюск, популяционные генофонды, заповедные территории.

E.A. Snegin

ANALYSIS OF THE POPULATION GENOFONDS OF ESPECIALLY PROTECTED NATURAL TERRITORIES IN THE CONDITIONS OF THE FOREST-STEPPE LANDSCAPE (ON THE EXAMPLE OF LAND MOLLUSC BRADYBAENA FRUTICUM MÜLL (GASTROPODA, PULMONATA)

The genofonds condition of the modeling *Bradybaena fruticum* Müll (fruticose snail) species populations living on the especially protected territories of the Central Russian Upland south was analyzed on the isofermatal esterases loci basis. Authentically higher indicators of genetic variability in comparison with the industrial territories populations are fixed in the researched groups. Starting with the effective number calculation, the forecast of the researched populations existence time according to which term of their life depends on the anthropogenous loading degree was made.

Key words: kind-indicator, land mollusc, population genofonds, protection areas.

В последние годы на территории юга лесостепной зоны Среднерусской возвышенности (Белгородская область) проводились комплексные исследования экосистем с целью оптимизации здесь сети особо охраняемых территорий (ООПТ). Данная задача вытекала из реальной экологической ситуации, сложившейся в указанном районе, на фоне уничтожения лесостепи как природного явления. Одним из средств спасения экосистем является сохранение оставшихся естественных биотопов с преданием им охраняемого статуса, а также устранение негативного влияния человека на существующие заповедные участки.

К сожалению, оптимизация сети ООПТ в настоящее время связана с определенными трудностями, в частности, с отторжением территорий, являющихся частной или коллективной собственностью. Необходимо четкое и убедительное обоснование для такого рода действий. Однако, осуществляя природоохранные ме

* Работа выполнена при финансовой поддержке программы РНПВШ № 2.2.3.1/ 3723, РФФИ № 09-04-97513.

роприятия, нужно всегда помнить, что при оценке состояния существующих участков особо охраняемых территорий и территорий претендующих на подобный статус, необходимо уделять особое внимание не только флористико-фаунистическому описанию биоты, включающему констатацию наличия или отсутствия тех или иных видов, но и анализу генетической структуры их популяций, с помощью которого можно оценить степень уязвимости этих групп видов к различным негативным воздействиям.

Известно, что в настоящее время в результате антропогенного пресса идет резкое сокращение популяционных ареалов, которые становятся все более мозаичными. Как следствие, идет сокращение численности особей из-за изменения мест обитания. Уменьшение величины и одновременное увеличение степени изолированности популяций *повышает в них вероятность выщепления рецессивных мутаций* (вследствие инбридинга) и ведет к повышению средней степени гомозиготности и соответственному снижению генетической гетерогенности, которая является «мобилизационным резервом», обеспечивающим устойчивость популяции, как системы. Безусловно, переход какого-либо аллеля в гомозиготное состояние для особи и популяции может стать физиологически оптимальным, но для каких-то узких условий среды. А сдвиг этих условий, который неизбежно происходит в урбанизированном ландшафте, может стать катастрофой в силу уменьшения приспособленности. В этом заключается полезное и одновременно опасное свойство гомозиготирования.

Поэтому, оценивая степень гомозиготности (или гетерозиготности), которая отражает общие свойства генотипа и весь комплекс взаимодействий организма со средой, можно оценить степень устойчивости популяций в каждый данный момент времени. А так как жизнь каждого вида, включая и виды, используемые в качестве индикаторов, связана с жизнью всего биоценоза, в котором данный вид существует, то его дальнейшая эволюционная судьба *в значительной мере отражает судьбу всего биологического сообщества.*

Все вышесказанное применимо и к популяциям, обитающим на особо охраняемых природных территориях. Данные экосистемы так или иначе испытывают негативное воздействие со стороны человека, особенно это касается небольших по площади заповедных участков. Такие природные резерваты вмещают сравнительно небольшую часть популяций природных видов, несущих ограниченное количество генетической информации и обладающих небольшим запасом генетической прочности. В связи с этим оптимизацию сети таких ООПТ с целью устранения негативного воздействия на них со стороны человека следует проводить при обязательном анализе генетической составляющей.

Конечно, нереально оценить жизнеспособность сотен и тысяч видов, входящих в охраняемые экосистемы. Приходится останавливаться на некотором ограниченном количестве «индикаторных» видов. В качестве таковых, в частности, можно использовать стенобионтные виды, чутко реагирующие изменением своих популяционных параметров *в ответ на изменения, происходящие в экосистемах.* Таковыми, в частности, являются наземные брюхоногие моллюски.

В ходе наших исследований был проведен анализ частот аллелей изоферментных локусов с целью оценки состояния популяционных генофондов наземного брюхоногого моллюска *Bradybaena fruticum* Fer. (кустарниковая улитка) в условиях экосистем особо охраняемых природных территорий юга лесостепи Среднерусской возвышенности. Кроме того, исходя из расчета эффективной численности, был построен прогноз времени существования изучаемых популяций.

Стоит отметить, что кустарниковая улитка была выбрана в качестве объекта исследований не случайно. Этот вид широко распространен в пределах европейского континента, особи его обладают ярко выраженным полиморфизмом как морфологических, так и биохимических фенотипов. Поэтому данный моллюск давно используется для мониторинга экосистем различных ландшафтных зон [1–6].

Материалы и методы исследований. В качестве генетических маркеров нами использовали четыре локуса мономерных неспецифических эстераз: Est2 (с тремя аллелями), Est3 (с тремя аллелями), Est 4 (с пятью аллелями) и Est 5 (с пятью аллелями). Наследование всех локусов идет по кододоминантному типу [3].

Для сбора моллюсков на участке 2х2 м энтомологическим сачком проводилось кошение. При этом в сачок попадались разновозрастные особи, сидящие на стеблях трав. Затем на этом же участке вручную с почвы собирались моллюски, упавшие при кошении, а также находящиеся во время сбора в прикорневом ярусе. При небольшой плотности моллюсков размер участка увеличивали в два раза. В каждом исследуемом биоценозе делалось три или четыре выборки. Координаты мест выборок отмечали с помощью GPS навигатора Garmin 76. Общую площадь занимаемого улитками биотопа определяли по карте.

Экстракцию водорастворимых белков проводили из ретрактора ноги моллюсков путем замораживания при -80 °С с последующим оттаиванием и механическим измельчением тefлоновым гомогенизатором в 0,05 М трис-HCl-буфере (рН 6,7). Электрофорез изоферментов проводился в 10%-м полиакриламидном геле в камере

* В исследуемых группах не обнаружены аллели Est4-5 и Est5-5.

VE-3 («Helicon»). Использовались гелевый трис-HCl-буфер (концентрирующий гель pH 6,7, разделяющий гель pH 8,9) электродный трис-глициновый-буфер (pH 8,3). Окрашивание блоков проводилось в субстратной смеси: трис-HCl (pH 7,4), α -нафтилацетат, прочный красный TR.

Всего в 2008–2009 гг. для анализа было использовано 579 особей *B. fruticum*. Исследования проводились в следующих ООПТ (рис.1):

- «Ямская степь» (№ 2, участок заповедника «Белогорье», Губкинский район);
- «Дмитриевка» (№ 5, памятник природы «Дуб-долгожитель», Корочанский район);
- «Лисья гора» (№ 6, памятник природы, Валуйский район);
- «Борки» (№ 7, памятник природы, Валуйский район);
- «Стенки Изгорья» (№ 8, участок заповедника «Белогорье», Новооскольский район);
- «Калюжный яр» (№ 9, природный парк «Ровеньский», Ровеньский район).

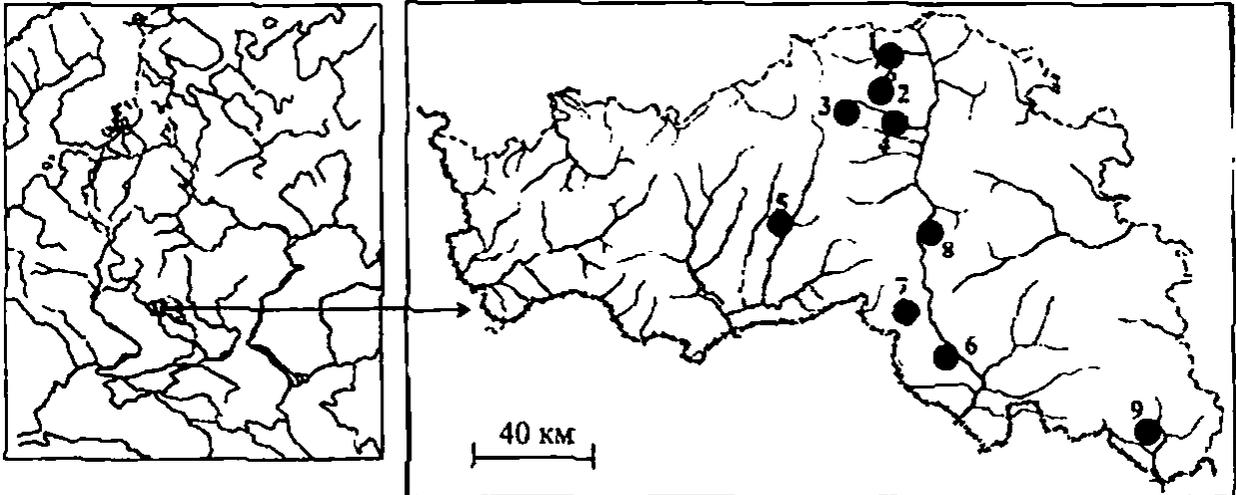


Рис. 1. Район исследований (цифрами обозначены пункты сбора, описание которых дается в тексте)

Для сравнения в качестве контрольных вариантов использовались популяции моллюсков, обитающих в зонах влияния Стойленского и Лебединского горно-обогатительных комбинатов (ГОК): № 1 – «Стойло»; №3 «Коньшино»; № 4 «Кочегуры».

Обработка полученных данных проводилась с использованием программы GenAlEx [7].

Результаты исследований и их обсуждение. Согласно полученным данным (табл.1–2), уровень гетерозиготности по локусам эстераз в популяциях особо охраняемых природных территорий достоверно превосходит аналогичный показатель, характерный для групп из промышленных территорий. Кроме того, в популяциях ООПТ отмечено достоверное увеличение среднего числа аллелей на локус, среднего эффективного числа аллелей и зафиксировано повышенное значение количества реализованных комбинаций, чем в зонах влияния ГОК. Особо неблагоприятная ситуация отмечается в колонии «Стойло» (№1), которая находится на территории промышленной зоны. Здесь получено наименьшее значение средней гетерозиготности ($0,025 \pm 0,023$) и наблюдается фиксация двух аллелей Est 2-2 и Est 5-2'. Кроме того, в этой группе отмечено наименьшее число реализованных комбинаций (7) и наименьшее эффективное число аллелей ($1,04 \pm 0,048$). В колониях «Кочегуры» и «Коньшино» также выявлено пониженное содержание гетерозиготных фенотипов, что говорит о депрессивном состоянии этих групп. Особого внимания в этой связи заслуживает заповедный участок «Ямская степь», также находящийся в непосредственной близости от горнопромышленных предприятий. Несмотря на близость возмущающего фактора, популяция, обитающая здесь, судя по соотношению частот аллелей, находится в более стабильном состоянии, чем соседние группы. Этот факт, вероятно, отчасти можно объяснить охранным статусом заповедника, благодаря чему здесь отсутствуют дополнительные негативные воздействия, такие, как выжигание растительности и перевыпас скота. С другой стороны, весьма важную роль здесь могут играть особенности рельефа, так как эта популяция находится в лесном массиве у подножия мелового склона, который препятствует попаданию сюда поллютантов со стороны ГОК.

* Локус Est 5 в большинстве изученных популяций мономорфен.

Частоты аллелей и уровни гетерозиготности локусов эстераз в популяциях кустарниковой улитки

Локус	Аллель	Популяции								
		1. «Стойло» Пойменный лес	2. «Ямская степь» Байрачная дубрава	3. «Коньшино» Байрачная дубрава	4. «Кочегуры» Байрачная дубрава	5. «Дмитриевка» Пойменная дубрава	6. «Писья гора» Нагорная дубрава	7. «Борки» Ивовый лес	8. «Стенки Изгорья» Ольшаник	9. «Капложный яр» Ивовый лес
Est2	1	0,000	0,177	0,066	0,788	0,144	0,342	0,319	0,283	0,000
	2	1,000	0,685	0,926	0,212	0,850	0,658	0,534	0,678	0,797
	3	0,000	0,138	0,007	0,000	0,006	0,000	0,147	0,039	0,203
	H _b	0,000	0,354	0,147	0,303	0,250	0,450	0,500	0,566	0,243
	H _e	0,000	0,480	0,137	0,334	0,257	0,450	0,591	0,459	0,323
	F	-	0,262	-0,072	0,093	0,026	0,000	0,154	-0,232	0,247
Est3	1	0,025	0,063	0,096	0,000	0,369	0,008	0,009	0,053	0,189
	2	0,975	0,870	0,882	1,000	0,613	0,792	0,802	0,947	0,811
	3	0,000	0,067	0,022	0,000	0,019	0,200	0,190	0,000	0,000
	H _b	0,050	0,205	0,235	0,000	0,750	0,333	0,224	0,079	0,324
	H _e	0,049	0,235	0,212	0,000	0,489	0,333	0,321	0,100	0,307
	F	-0,026	0,127	-0,111	-	-0,535	0,000	0,302	0,208	-0,057
Est4	1	0,050	0,051	0,140	0,000	0,294	0,008	0,103	0,329	0,365
	2	0,950	0,740	0,860	0,970	0,613	0,908	0,897	0,664	0,635
	3	0,000	0,209	0,000	0,030	0,094	0,075	0,000	0,000	0,000
	4	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,008	0,000	0,007	0,000
	H _b	0,050	0,402	0,221	0,061	0,575	0,150	0,207	0,395	0,243
	H _e	0,095	0,406	0,240	0,059	0,530	0,169	0,185	0,450	0,463
	F	0,474	0,011	0,082	-0,031	-0,085	0,113	-0,115	0,123	0,475
Est5	1	0,000	0,000	0,000	0,091	0,031	0,000	0,000	0,013	0,000
	2	1,000	0,992	1,000	0,909	0,956	0,992	1,000	0,987	1,000
	3	0,000	0,008	0,000	0,000	0,006	0,008	0,000	0,000	0,000
	4	0,000	0,000	0,000	0,000	0,006	0,000	0,000	0,000	0,000
	H _b	0,000	0,016	0,000	0,182	0,088	0,017	0,000	0,026	0,000
	H _e	0,000	0,016	0,000	0,165	0,085	0,017	0,000	0,026	0,000
	F	-	-0,008	-	-0,100	-0,035	-0,008	-	-0,013	-
N		40	127	68	33	80	60	58	76	37

Из популяций особо охраняемых территорий наибольшие показатели генетической изменчивости отмечены в группе «Дмитриевка», которая является самой многочисленной из изученных групп (табл. 3) и самой удаленной от основных промышленных центров.

Таблица 2

Показатели генетической изменчивости в изучаемых популяциях кустарниковой улитки

Выборка	Среднее число аллелей на locus (A)	Среднее эффективное число аллелей на locus (A_e)	Средняя наблюдаемая гетерозиготность (H_o)	Средняя ожидаемая гетерозиготность (H_e)	Число реализованных комбинаций (из 42)
1. «Стойло»	1,5±0,55	1,04±0,048	0,025±0,023	0,036±0,026	7
2. «Ямская степь»	2,75±0,47	1,48±0,38	0,244±0,035	0,284±0,035	16
3. «Коньшино»	2,25±0,9	1,19±0,13	0,151±0,04	0,147±0,04	10
4. «Кочегуры»	1,75±0,47	1,19±0,21	0,136±0,055	0,140±0,054	8
5. «Дмитриевка»	3,25±0,47	1,63±0,47	0,416±0,045	0,340±0,048	17
6. «Писья гора»	2,75±0,9	1,38±0,33	0,238±0,049	0,242±0,046	14
7. «Борки»	2,25±0,9	1,53±0,6	0,233±0,049	0,274±0,05	12
8. «Стенки Изгорья»	2,5±0,55	1,45±0,42	0,266±0,042	0,259±0,043	13
9. «Калюжный яр»	1,75±0,47	1,45±0,33	0,203±0,062	0,273±0,066	10

Тем не менее стоит подчеркнуть, что в ряде популяций ООПТ (№ 1, 6, 7, 9) фактический уровень гетерозиготности меньше ожидаемого, что говорит о дефиците здесь гетерозигот. Причиной этого, вероятно, является естественное дробление населения вида в условиях лесостепного ландшафта, а также искусственное разобщение популяций ООПТ путем создаваемых изолирующих антропогенных препятствий.

Результаты кластерного анализа на основе генетических расстояний [8] представлены на рис. 2. Полученная картина также отражает генетическую дивергенцию изучаемых популяций. Причем группы из ООПТ значительно дистанцировались от популяций из промышленной зоны, из которых наиболее отличной оказалась популяция «Кочегуры» (№4). Дело в том, что в этой группе отмечена повышенная частота гомозиготного фенотипа эстеразы *Est 2-11* (0,64) при среднем показателе, рассчитанном для региона, $0,045 \pm 0,036$ [4]. Возможно это связано либо с селективным действием здесь естественного отбора, либо со случайным дрейфом генов, вызванным изоляцией.



Рис. 2. Дендрограмма генетических расстояний по Nei [7](UPGMA)

В заключение обсуждения полученных результатов приведем прогноз длительности существования изучаемых популяций кустарниковой улитки на исследуемых территориях. Расчеты были проведены с учетом эффективной численности популяций (N_e), которая в нашем случае была рассчитана на основе изменчивости индивидуальной плодовитости для животных гермафродитов [9].

$$N_e = \frac{4N - 2}{2V + 2} \quad V = \frac{\sum (k_i - k)^2}{N}$$

где N – численность половозрелых особей в популяции;
 V – дисперсия индивидуальной плодовитости;
 k_i – плодовитость отдельной особи;
 k – средняя плодовитость.

Расчеты по двадцати шести кладкам показывают, что среднее количество яиц в одной кладке *B. fruticum* в среднем составляет $23,5 \pm 2$, $V \approx 25$ (расчеты проведены по данным И.М. Хохуткина [2]). Общее количество половозрелых улиток в популяциях рассчитывалось с учетом применяемой методики сбора, с определением плотности поселения и общей площади занимаемого популяцией биотопа. Расчет времени существования изучаемых популяций проводился с использованием формулы [10]:

$$t = 1,5N_e$$

где t – количество поколений.

Учитывая, что продолжительность жизни одного поколения у кустарниковой улитки 5 лет, был проведен расчет общей продолжительности жизни изучаемых популяций в годах. Данные расчетов приводятся в табл. 3.

Таблица 3

Прогноз времени существования исследуемых популяций *B. fruticum*

Пункт	Общая численность головозрелых особей	Эффективная численность (N_e)	Время существования в поколениях	Время существования в годах
1. «Стойло»	120	10	15	75
2. «Ямская степь»	158	14	21	105
3. «Коньшино»	135	11	17	84
4. «Кочегуры»	110	9	14	68
5. «Дмитриевка»	3125	260	391	1953
6. «Лисья гора»	1562	130	195	976
7. «Борки»	152	96	144	720
8. «Стенки Изгорья»	1367	114	171	854
9. «Калюжный яр»	1015	85	127	634

Согласно полученным результатам, время существования популяций, обитающих в промышленной зоне, не превышает 100 лет. Тогда как группы из охраняемых территорий превосходят их по этому показателю.

Стоит отметить, что данный прогноз осуществим лишь при дальнейшем стабильном состоянии изучаемых популяций. Однако из-за антропогенного прессинга, от которого значительно страдает весь лесостепной биом, срок жизни этих групп может быть значительно сокращен.

Литература

1. Матеекин, П.В. Полиморфная система эстераз и пространственная структура вида у кустарниковой улитки (*Bradybaena fruticum* Mull.) / П.В. Матеекин, В.М. Макеева // Журн. общей биологии. – 1977. – Т. 38. – № 6. – С. 908–913.
2. Хохуткин, И.М. Структура изменчивости видов на примере наземных моллюсков / И.М. Хохуткин. – Екатеринбург: УрО РАН, 1997. – 175 с.
3. Макеева, В.М. Оценка состояния генофонда природных популяций беспозвоночных животных в условиях фрагментарного ландшафта Москвы и Подмосковья (на примере кустарниковой улитки *Bradybaena fruticum* (Müll)) / В.М. Макеева, М.М. Белоконов, О.П. Малюченко // Генетика. – 2005. – № 11. – С. 1495–1510.
4. Снегин, Э.А. Структура расселенности *Bradybaena fruticum* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) в условиях юга лесостепной зоны Русской равнины: автореф. дис. ... канд. биол. наук. / Э.А. Снегин. М.: Изд-во МГУ, 1999. – 22 с.

5. Снегин, Э.А. Эколого-генетические аспекты расселения *Bradybaena fruticum* (Mollusca, Gastropoda, Pullmonata) в элементах лесостепного ландшафта / Э.А. Снегин // Экология. – 2005. – № 1. – С. 39–47.
6. Снегин, Э.А. Особенности генотипической структуры популяций кустарниковой улитки Трансильвании / Э.А. Снегин // Эколого-Функціональні та фауністичні аспекти дослідження молюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища: Збірник наукових праць. – Житомир: Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2006. – Вып. 2. – С.304–307
7. Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx V5: Genetic Analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. Australian National University, Canberra, Australia. 2001. <http://www.anu.edu.au/BoZo/GenAlEx/>.
8. Nei, M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals / M. Nei // Genetics. – 1978. – Vol. 89. – P. 583–590.
9. Crow, J.F. An introduction to population genetics theory / J.F. Crow, M. Kimura. – N.Y.:Harpers and Row, 1970. – 591 p.
10. Soule, M. E. What is conservation biology? / M. E. Soule // Bioscience. – 1985. – № 35. – P. 727–734.

УДК 630*114.351

А.В. Панов, А.А. Онучин, Н.Н. Кошурникова

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ФИТОМАССЫ НА ВЫРУБКАХ В СОСНЯКАХ ЛИШАЙНИКОВЫХ СРЕДНЕЙ СИБИРИ*

Изучена динамика фитомассы в ходе восстановительной сукцессии после сплошной рубки в сосняках лишайниковых Средней Сибири. Дана оценка изменения общих запасов и продукции фитомассы, ее распределения по структурным элементам и фракциям. Определены приоритеты различных компонентов фитомассы в формировании пулов аккумулируемого органического вещества на разных стадиях восстановительной сукцессии после рубки.

Ключевые слова: круговорот углерода, лесные экосистемы бореальной зоны, вырубки, лесовосстановительная сукцессия, фитомасса.

A.V. Panov, A.A. Onuchin, N.N. Koshurnikova

PHYTOMASS STRUCTURE AND DYNAMICS AT CUTTINGS IN THE CENTRAL SIBERIA LICHEN PINE FORESTS

Phytomass dynamics during the forest succession after a clear cutting in the Central Siberia lichen pine forests is researched. The estimation of the phytomass stores and products change and its distribution into structural compounds and fractions is given. The priorities of different phytomass compounds for formation of the accumulating organic matter pools on the various stages of post cutting forest succession are defined.

Key words: carbon circulation, boreal zones forest ecosystems, cuttings, forest succession, phytomass.

Введение. Лесные экосистемы бореальной зоны выполняют важные средообразующие и регулирующие функции. Значительные масштабы запасов мертвой органики, медленная, сезонно подавленная деструкция органического вещества и большая чувствительность этих лесов к изменениям климата обуславливают их особую роль в глобальном цикле углерода, что дает основания сторонникам гипотезы парникового эффекта рассматривать их в качестве важнейшего фактора регулирования глобальных климатических изменений [1–5].

Очевидно, что экологические и биосферные функции лесов во многом обусловлены состоянием и строением фитоценозов. Рубки главного пользования являются одним из наиболее значимых антропогенных факторов, приводящих к нарушению структуры лесных экосистем и трансформации естественных потоков вещества и энергии, в первую очередь, к изменению углеродных циклов [6–7]. Изучение многолетней динамики составляющих углеродного баланса на вырубках с учетом последующего процесса лесовосстановления представляет несомненный интерес для объективной оценки экологических последствий хозяйственной деятельности в длительных временных масштабах.

Объекты и методы исследований. Район исследований находится в пределах Кеть-Сымской низменности. Рельеф территории представлен хаотичным чередованием уплощенных холмов, валов и грив.

* Работа выполнена при финансовой поддержке грантов МНТЦ 2770, МНТЦ 2757