ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ УрО РАН

ЭКОЛОГИЯ. ГЕНЕТИКА. ЭВОЛЮЦИЯ

Материалы Всероссийской конференции
молодых ученых,
посвященной 115-летию Н.В. Тимофеева-Ресовского

Екатеринбург
Гощицкий
2015

УДК 574 (061.3)
Э 40

Экология. Генетика. Эволюция. Материалы конф. молодых ученых, 13–17 апреля 2015 г. / ИЭРиЖ УрО РАН — Екатеринбург: Гощицкий, 2015 — 160 с.

В сборнике опубликованы материалы Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 115-летию Н.В. Тимофеева-Ресовского «Экология. Генетика. Эволюция». Мероприятие проходило в Институте экологии растений и животных УрО РАН с 13 по 17 апреля 2015 г. Работы посвящены проблемам изучения биологического разнообразия на популяционном, видовом и экосистемном уровнях, этологии, анализу экологических закономерностей эволюции, поиску механизмов адаптации биологических систем к экстремальным условиям, а также популяционным аспектам экотоксикологии, радиобиологии и радиоэкологии.

В оформлении обложки использован рисунок Олега Цингера © Zinger, 1945

ISBN 978-5-98829-048-3

© Авторы, 2015
© ИЭРиЖ УрО РАН, 2015
© Оформление. Издательство «Гощицкий», 2015

ПРЕДИСЛОВИЕ К ИЗДАНИЮ

13–17 апреля 2015 г. на базе Института экологии растений и животных УрО РАН состоялась Всероссийская конференция молодых ученых, студентов и аспирантов «Экология. Генетика. Эволюция». В этом году мероприятие было посвящено 115-летию выдающего генетика, эволюциониста и радиоэколога Н.В. Тимофеева-Ресовского. В работе конференции приняли участие молодые ученые и приглашенные докладчики. Молодые участники представляли 18 организаций, из которых: 11 – научно-исследовательских, входящих в структуру РАН и других ведомств РФ, 7 ВУЗов России. Профессиональный состав участников конференции: студенты и магистранты ВУЗов (12 человек); аспиранты и соискатели (10); инженеры и лаборанты (3); научные сотрудники (17); преподаватели ВУЗов (2). За четыре рабочих дня конференции состоялось четыре пленарных лекций и 42 устных доклада молодых участников. Утренние сессии открывали пленарные лекции ведущих специалистов в области биологии и экологии. С докладом «Редкие и исчезающие почвы: проблемы охраны» выступила канд. биол. наук Светлана Юрьевна Кайгородова (ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург); лекцию «Памяти Николая Владимировича Тимофеева-Ресовского» прочитал докт. биол. наук, профессор Николай Васильевич Глотов (Марийский госуниверситет, Йошкар-Ола). Сообщение докт. биол. наук Владимира Леонидовича Семерикова (ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург) было посвящено теме «Генетическое разнообразие видов хвойных Северной Евразии и их четвертичная история». Проблемы микориз и сукцессий растительности в наземных экосистемах освещались в лекции докт. биол. наук Дениса Васильевича Веселкина (ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург).

В настоящем сборнике представлены результаты работ студентов, аспирантов, молодых ученых в области эволюции и палеобиологии, изучения биологического разнообразия на разных уровнях организации живого (клеточном, организменном, популяционном, видовом и биоценотическом). Обсуждаются механизмы устойчивости биоты, проблемы факториальной и функциональной экологии, биосферологии, экологического прогнозирования и рационального природопользования.

С электронными версиями материалов молодежных конференций 1962–2014 гг. можно ознакомиться по ссылке http://ipae.uran.ru/library/publications_pdf/proceedings/youth_conference_in_ipae.

Редколлегия

Влияние кратковременного теплового стресса на показатели изменчивости в лабораторных линиях комнатной мухи

Т.Т. Ахметкиреева, К.А. Китаев
Институт биохимии и генетики УНЦ РАН, г. Уфа

Ключевые слова: комнатная муха, тепловое воздействие, изменчивость, геометрическая морфометрия.

Изменчивость — одно их важнейших свойств живых организмов (Яблоков, 1966; Шварц, 1980). Изменение условий существования и соответствующее изменение направления отбора приводят к изменению генетического состава популяции (Шварц, 1980). Формирование новых специфических реакций может происходить на основе поведенческих и физиологических особенностей, которые существовали, но не обнаруживали себя в силу разных обстоятельств. Их появление всегда имеет соответствующие генетические предпосылки, которые не проявляются в обычной ситуации, но реализуются в условиях стресса (Маркель, 2013). В то же время стресс может служить маркером адаптивности, а вариабельность уровня его проявления является важной частью фенотипа и фенотипического полиморфизма в популяции, что может быть использовано для косвенной оценки генетической основы этого полиморфизма.

Адаптационный, или функциональный, полиморфизм обеспечивается динамикой онтогенетических процессов, и его проявления необходимо исследовать в динамике. Методология оценки уровня разнообразия также должна включать динамические показатели. В первую очередь это демографические характеристики; при этом для быстрой оценки уровня разнообразия требуется использование адекватных моделей и чувствительных маркерных характеристик.

Цель работы — сравнительная оценка показателей изменчивости в ряду поколений контрольной линии *Shgen Control* и линии *Shgen Stress*, подвергающейся кратковременному тепловому стрессу на каждом этапе онтогенеза. В соответствии с целью были поставлены следующие задачи: 1) оценить демографические показатели линий (плодовитость, сроки развития, продолжительность жизни); 2) провести биохимический анализ активности ферментов гемолимфы личинок (биохимических маркеров стресса); 3) проанализировать изменчивость формы крыла имаго с помощью методов геометрической морфометрии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для длительных наблюдений удобны лабораторные культуры насекомых, особенно с относительно коротким жизненным периодом, без обязательной сезонной диапаузы, с легко синхронизирующимися по времени стадиями онтогенеза. Всеми этими преимуществами обладает комнатная муха *Musca domestica* L. Группы были выделены из гетерогенной лабораторной линии *Shgen*, прошедшей к началу эксперимента 65 поколений отбора на раннюю репродукцию, сопряженную с сокращенной продолжительностью жизни. К выделенным группам отбор по срокам репродукции в дальнейшем не применяли. Группу *Shgen Stress* подвергали тепловому воздействию (при 65°С, 10 минут, термостат ТС-80М-2) на каждом этапе онтогенеза (на стадии личинки, куколки и имаго), *Shgen Control* содержали в стандартных условиях (Беньковская, 2010).

Для оценки групповой изменчивости по демографическим показателям использовали коэффициент вариации (*Cv*). Анализ изменчивости формы крыла проводили с помощью методов геометрической морфометрии с использованием 17 меток для 170 имаго. Различия по форме крыла оценивали с помощью канонического анализа в программе Morpho J 1.00 (Klingenberg, 2008). Для оценки индивидуальной приспособленности личинок к тепловому стрессу (*ТС*) использовали гемолимфу из спинного сосуда личинок. Определяли активность ДОФА-оксидазы, тирозиназы, ацетилхолинэстеразы и концентрацию катехоламинов. Получены данные по 32 особям.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ динамики плодовитости в экспериментальных группах продемонстрировал сохранение характерного фенотипа рано репродуцирующих особей в контрольной группе. Под влиянием *ТС* отмечается эффект стимуляции длительной репродукции, сопровождающийся общим повышением плодовитости. По срокам развития к 16 поколению линия *Shgen Stress* заметно отличается по вариабельности (*Cv*=0.2) как от контрольной линии *Shgen Control* (*Cv*=0.1), так и от исходной *Shgen* (*Cv*=0.08).

Развитие стресса у насекомых можно определить по активности тирозиназы, дофаминоксидазы и концентрации катехоламинов в гемолимфе. Кроме того большое значение имеет активность ацетилхолинэстеразы (Беньковская, Мустафина, 2012). Измерение этих физиологических параметров позволяет оценить развитие стресса и приспособленность к тому или иному воздействующему фактору.

Учитывая, что одним из медиаторов преобразования нервных стимулов в гуморальные является ацетилхолин, и для деградации его излишков в организме насекомого активно используется аце-

тилхолинэстераза, активность этого фермента служит одним из показателей интенсивности (реактивности) деятельности нервной системы насекомого. Для анализа брали личинок 6 поколения. В гемолимфе личинок линии *Shgen Stress* активность этого фермента оказалась выше (0.16±0.05 ед. акт./мин*мг белка), чем у *Shgen Control* (0.09±0.01 ед. акт./мин. мг белка). Это означает, что стрессируемая линия быстрее, интенсивнее реагирует на тепловое воздействие. Также у *Shgen Stress* наблюдается большой разброс данных: *Cv*=0.34, тогда как у контрольной линии *Cv*=0.12. Повышенная вариабельность отмечается у стрессируемой линии и по активности тирозиназы, и по концентрации катехоламинов. При этом активность тирозиназы и ДОФА-оксидазы согласуется с концентрацией катехоламинов и у стрессируемой линии ниже (0.00056±0.0004 мкг/мг ткани), чем у контрольной (0.0035±0.001 мкг/мг ткани). Тем самым подтверждается формирование приспособленности у *Shgen Stress* к тепловому воздействию.

Результаты канонического анализа временной изменчивости формы крыла самок показаны на рисунке. Соотношение величин межгрупповых дисперсий вдоль первой и второй канонических осей (доля дисперсии вдоль CVA1 составила 53%, а вдоль CVA2 — 29%) указывает, что больший вклад в изменчивость формы крыла

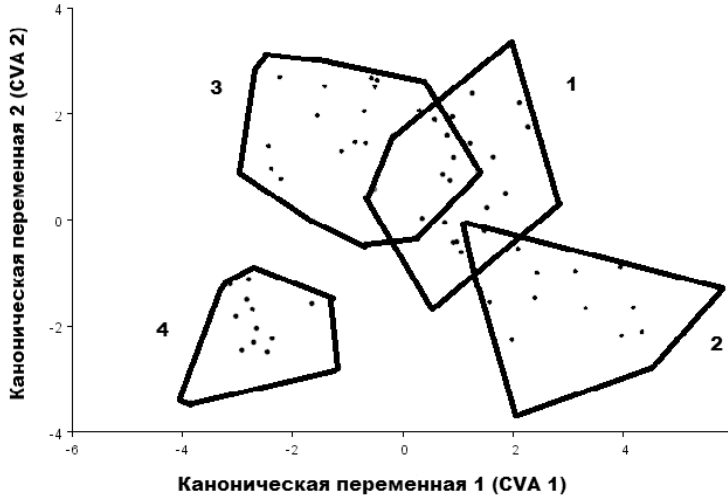


Рисунок. Результаты канонического анализа формы левого крыла самок Musca domestica (CVA1 — CVA2): 1 — Shgen Control, 5 поколение; 2 — Shgen Control, 16 поколение; 3 — Shgen Stress, 5 поколение; 4 — Shgen Stress, 16 поколение.

вносит фактор «тепловое воздействие» по сравнению с временным фактором. Все различия по форме крыла оказались статистически значимыми. Так как скорость внутривидовой дифференциации определяется в первую очередь условиями существования (Шварц, 1980), в процессе приспособления к ним у стрессируемой линии ускоряется дивергенция от исходной линии, по сравнению с контрольной.

Таким образом, показано, что периодический кратковременный тепловой стресс способствует росту изменчивости демографических и фенотипических показателей в исследованных линиях мух.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 15–04–04801).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беньковская Г.В. Возможности и ограничения изменений продолжительности жизни в лабораторном эксперименте // Успехи геронтологии. 2010. Т. 23, № 3. С. 442–446.

Беньковская Г.В., Мустафина Р.Ш. Влияние светового режима на биохимические показатели развития стресс–реакции в линиях *Musca domestica* L. с различной продолжительностью жизни // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2012. Т. 48, № 5. С. 433–438.

Маркель А.Л. Поведение, стресс и эволюция // Философия науки. 2013. №1, Т. 53. С. 140–152.

Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.

Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 364 с.

Klingenberg C.P. Morphological integration and developmental modularity // Ann. Rev. of Ecology, Evolution and Systematics. 2008. V. 39. P. 115–132.

Изменение запаса крупных древесных остатков в градиенте загрязнения выбросами медеплавильного завода

И.Е. Бергман, П.Г. Пищулин

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: промышленное загрязнение, медеплавильный завод, тяжелые металлы, крупные древесные остатки, сухостой, валеж.

ВВЕДЕНИЕ

Под крупными древесными остатками (КДО) обычно понимают мертвое вещество стволов деревьев (сухостой, валеж, пни) всех стадий разложения, вплоть до его перехода в детрит. КДО часто упоминают, как важный аспект в сохранении биоразнообразия, формирующий среду обитания для многих видов флоры и фауны (Harmon et al., 1990; Siitonen, 2001; Stokland et al., 2012). Пни и упавшие древесные стволы служат местом интенсивного возобновления для ряда бореальных видов деревьев (Юсупов, 2011). КДО влияют на микроклимат в лесу (Кривец и др., 2015), служат важным источником питательных веществ (Радюкина, 2007) и накапливают значительное количество углерода (Замолодчиков, Грабовский, 2013; Karjalainen, Kuuluvainen, 2002). Процесс разложения детрита обеспечивает постоянное поступление питательных веществ в почву и углекислого газа в атмосферу (Швиденко и др., 2009).

В то же время, большинство работ по КДО касается ненарушенных биотопов. Значительно меньше публикаций посвящено влиянию промышленного загрязнения на изменение основных показателей КДО (Залесов и др., 2002; Цветков, Цветков, 2003; Волчатова и др., 2007; Ставишенко, 2010; Ставишенко, Кшнясев, 2013; Бергман и др., 2015 а, б). Результаты этих работ противоречивы: продемонстрирована как активизация процессов отпада по мере возрастания уровня загрязнения (Фимушин, 1979; Ившин, 1993; Цветков, Цветков, 2003; и др.), так и отсутствие закономерных изменений (Поляков, Полякова 2005; Ставишенко, 2010; Тарханов, 2011; Ставишенко, Кшнясев, 2013; Бергман и др., 2015 а).

Таким образом, существенный дефицит информации по влиянию промышленного загрязнения на формирование запасов КДО и наличие противоречивых результатов определили цель настоящей работы. В ходе исследования тестировали следующую гипотезу: на загрязненных территориях запас/количество элементов КДО выше, чем в

аналогичных фоновых условиях (такое увеличение может возникать как из-за интенсификации отпада, так и торможения деструкции). Гипотеза вытекает из хорошо документированных фактов угнетения древесных растений (Фимушин, 1979; Цветков, Цветков, 2003; Усольцев и др., 2012; Muhlbaier, 1987; и др.) и торможения деструкционных процессов (Воробейчик, 1991, 1995, 2002, 2007; Волчатова и др., 2007; Воробейчик, Пищулин, 2011) под действием промышленного загрязнения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в районе действия Среднеуральского медеплавильного завода, расположенного на окраине г. Ревды Свердловской обл., в 50 км к западу от г. Екатеринбурга. Предприятие действует с 1940 г. и считается одним из крупнейших источников атмосферного загрязнения в России: общий объем эмиссии в конце 1980-х составлял более 140 тыс. т/год, к середине 2000-х — уменьшился до 25 тыс. т/год, а после кардинальной реконструкции предприятия в 2010 г. — менее 5 тыс. т/год (Воробейчик и др., 2014). Основные компоненты выбросов — SO_2 и пылевые частицы с сорбированными токсичными элементами (Cu, Pb, Cd, Zn, Fe, As, Hg и др.). В результате многолетнего действия загрязнения вокруг завода сформировались зоны с различной степенью поражения экосистем, форма которых частично совпадает с преимущественным направлением ветров в данном районе (с запада на восток).

Территория относится к подзоне южной тайги. Работы проведены в елово-пихтовых лесах разных растительных ассоциаций, закономерно меняющихся при приближении к заводу (от неморально-кисличной через кислично-разнотравную к мертвопокровной и мохово-хвощевой). Почвенный покров исследованных участков представлен сочетаниями горно-лесных бурых, дерново-подзолистых и серых лесных почв, в разной степени трансформированных действием техногенных факторов. В данной работе части градиента объединены в три зоны загрязнения: импактную — на удалении 2 и 3 км от источника выбросов, буферную — 4, 7 и 10 км, фоновую — 20 и 30 км. Лесотаксационная характеристика древостоев приведена в таблице. Подробное описание характера изменения экосистем приведено ранее (Воробейчик и др., 1994, 2014; Усольцев и др., 2012).

При перечете отпад подразделяли на две категории: 1) сухостой — отмершие, но не упавшие деревья с диаметром ствола на высоте 1.3 м не менее 5 см; 2) валеж — в разной степени разложившиеся деревья (или их фрагменты), расположенные на поверхности или частично погребенные, с диаметром большего основания не менее 5 см. Стволы погибших деревьев, зависшие в кронах соседних деревьев, также отнесены к валежу.

Таблица. Таксационная характеристика исследованных елово-пихтовых древостоев

Зона загрязнения	Удаление от завода, км	№ ПП	Состав	Средний возраст, лет*	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Густота, шт./га	Сумма площадей сечений, м²/га	Запас, м³/га
Фоновая	30	1	5Пх3Е1Ос1С+Б	100 (64 – 134)	21.3	22.3	1244	48.4	35.9
		2	5Пх2Е2Ос1Б		20.9	21.6	1177	43.2	30.7
		3	6Е4Пх ед.Б		22.2	23.9	1110	49.6	31.9
	20	4	4Пх3Е2Б1Ос ед.С		21.2	24.7	1070	51.4	33.5
Буферная	10	1	3Е3Пх3Б1Лп+Ос	99 (37–164)	15.9	18.4	1520	40.4	23.4
		2	5Е4Пх1Б+Лп		16.7	20.0	1055	33.2	20.3
	7	3	4Б3Е3Пх+Лп		17.3	21.3	1014	36.1	21.1
		4	4Е4Пх2Б+Лп.Ос		22.4	24.0	1062	48.2	34.9
		5	7Пх3Б ед.Ос		21.8	23.1	888	37.1	35.9
		6	5Пх3Е2Б		21.0	21.5	1049	38.2	26.0
	4	7	9Е1Пх ед.Б		21.5	24.2	802	36.9	23.9
		8	6Пх3Е1Б ед.Ос		15.4	14.3	2345	37.6	22.7
Импактная	3	1	3Е3Пх2С2Б	77 (44–130)	14.9	15.8	1616	31.5	17.3
		2	5Пх4Е1Б+С		13.7	13.9	2006	30.4	16.8
	2	3	5Е3С1Б1Пх ед.Ив		15.1	16.9	1033	23.1	12.8
		4	5Е3Пх1Б1Ив +С		12.8	13.5	1207	17.3	9.5
		5	5Е4Пх1Б +С		14.5	16.0	1238	24.9	12.7

*Примечание: * – указан средневзвешенный (по площадям поперечных сечений) возраст, в скобках – минимальный и максимальный возраст деревьев на ПП (снят с модельных деревьев (Бергман, 2011)).*

При учете сухостоя измеряли его диаметр (с точностью до 0.5 см), а по графику высот оценивали высоту дерева на момент гибели. В основу определения запаса сухостоя, как и для живых деревьев, по-

ложены зависимости объема ствола от его диаметра на высоте 1.3 м (Бергман, 2011). При учете валежа измеряли диаметры (с точностью до 0.5 см) противоположных концов и длину (с точностью до 1 см) каждого фрагмента. Объем валежа рассчитывали по формуле объема усеченного конуса (Трефилова и др., 2009). Для валежа место слома (большего основания), как правило, приходится на высоту в 1.3 м. Таким образом, отпад был подразделен на следующие размерные категории по диаметру: тонкомер — 5 см < $d_{1.3} \leq 18$, среднемер — $18 < d_{1.3} \leq 42$, крупномер — $d_{1.3} \geq 42$. Если упавший ствол находился за пределами ПП, но его пень — в пределах ПП, ствол включали в перечет.

Статистический анализ данных выполнен в программах STATISTICA v. 8.0. и AtteStat (версия от 24.02.13). Для сравнения средних использовали критерий Манна-Уитни (учетная единица - ПП). Распределение КДО по категориям крупности анализировали с помощью таблиц сопряженности, для оценки различий использовали критерий χ^2 Пирсона.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Наибольший общий запас КДО (т.е. суммарно сухостоя и валежа) отмечен в буферной зоне (113.7 м^3/га), что несколько выше значений в фоновой (в 1.6 раза) и импактной (в 1.7 раза) зонах. Это связано с большим запасом валежа (в 4.3 раза выше, чем в фоновой и в 3.2 раза выше, чем в импактной), тогда как запас сухостоя в буферной зоне наименьший (в 2.3 раза ниже, чем в фоновой и в 1.8 раза ниже, чем в импактой) (см. рис. 1а).

Иная картина наблюдается при анализе изменения количества элементов КДО в градиенте загрязнения. Общее количество КДО выше (в 1.3 раза) вблизи завода по сравнению с фоновыми древостоями, тогда как для сухостоя зарегистрировано обратное соотношение (в 1.1 раза); однако эти различия статистически не значимы (p>0.05). Количество валежа значимо выше (p<0.05) в импактной и буферной зонах по сравнению с фоновой (в 2.4 и 2.3 раза соответственно) (см. рис.1б).

Распределение количества КДО по категориям крупности статистически неоднородно ($\chi^2(4)=48.6$; $p<0.001$) и связано с зоной загрязнения (рис. 2): значимые различия установлены между импактной и буферной зонами ($\chi^2(2)=37.2$; $p<0.001$), а также буферной и фоновой ($\chi^2(2)=20.8$; $p<0.001$), тогда как импактные и фоновые участки не различаются ($\chi^2(2)=1.84$; $p=0.39$). Выявленные различия связаны с большей долей среднемерного и крупномерного отпада при умеренном загрязнении — в 2.1–2.5 раза по количеству и в 1.3–2.0 раза по запасу в сравнении с древостоями фоновой и имактной зон соответственно (см. рис. 2).

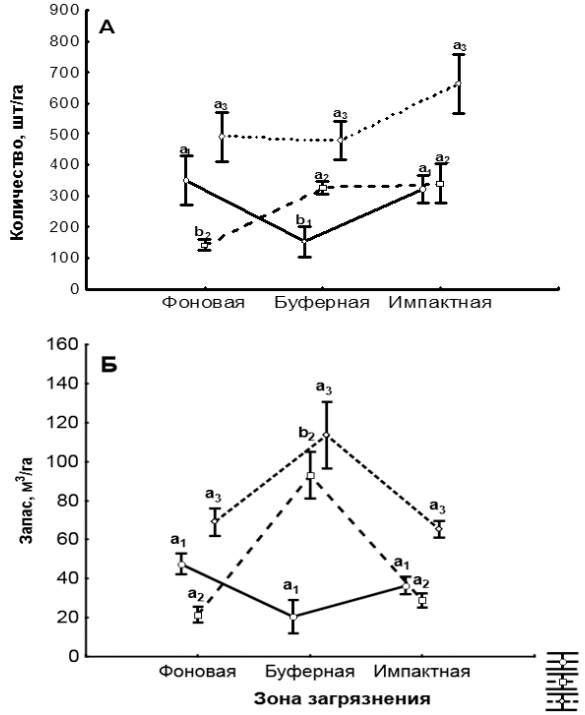


Рис. 1. Изменение количества (А) и запаса (Б) КДО в градиенте загрязнения. 1 — сухостой; 2 — валеж; 3 — суммарно сухостой и вылеж. Одинаковые буквы означают отсутствие значимых различий между зонами загрязнения по критерию Манна-Уитни, подстрочный индекс обозначает элемент КДО (см. легенду). Планки погрешности — стандартная ошибка.

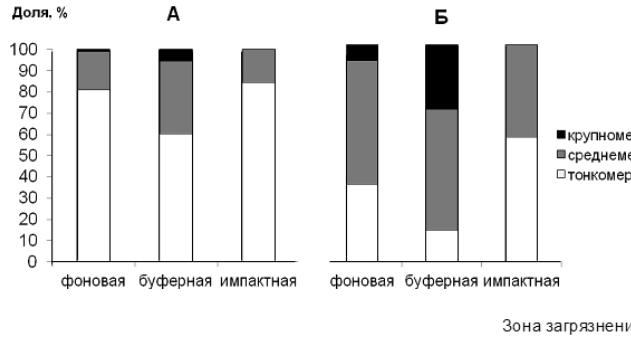


Рис. 2. Распределение количества (А) и запаса (на момент гибели дерева) (Б) КДО по размерным категориям (по диаметру) в разных зонах загрязнения.

Полученные нами величины запаса КДО (отпада) в фоновой зоне (53.1 — 83.8 м^3/га) несколько выше значений, зарегистрированных в других районах, например, в средневозрастных и приспевающих хвойных древостоях Ленинградской области — 26 м^3/га (Трейфельд, 2001), в лесах южной тайги — 39.4 м^3/га (Швиденко и др., 2009). В то же время показано, что для умеренной и бореальной зон, при отсутствии сильных природных нарушений, запас КДО может достигать 150 м^3/га (Sitonen, 1999; Norden et al., 2004).

Как мы отметили выше, результаты исследований процессов отпада в подверженных атмосферному загрязнению древостоях не однозначны. Согласно одним материалам (Фимушин, 1979; Ившин, 1993; Цветков, Цветков, 2003; и др.) с увеличением уровня загрязнения величина отпада увеличивается, согласно другим (Тарханов, 2001; Поляков, Полякова, 2005) — каких-либо закономерных изменений запасов КДО по мере приближения к источнику выбросов не выявлено. Результаты, как настоящего исследования, так и ранее выполненного нами в этом же районе (Бергман и др., 2015а) не установили четких значительных различий между участками градиента загрязнения ни по количеству, ни по запасу КДО. Тем не менее, общее количество отпада (сухостой и валеж), как и предполагалось, максимально в импактной зоне, однако максимум запаса смещен в буферную зону (рис. 1). Таким образом, наша рабочая гипотеза подтвердилась лишь частично.

Противоречивость результатов может быть связана с разнообразием ситуаций возле разных источников выбросов (которые различаются продолжительностью и силой воздействия), но в первую очередь — с динамикой процессов отпада, поскольку результат во многом зависит от того, на каком этапе развития находится древостой в конкретный момент времени (Катаев, 1990). Несмотря на визуальную однородность исследуемых нами древостоев, соотношение слагающих их возрастных поколений может различаться (см. табл.), что, в свою очередь, может приводить к неодинаковой интенсивности отпада в разных частях градиента загрязнения. К сожалению, проверить данное утверждение очень сложно, т.к. основной вид исследуемых лесов — пихта сибирская — в большинстве случаев повреждена скрытыми стволовыми и комлевыми гнилями (Ставишенко, 2010) и определение возраста по годичным кольцам в этом случае не представляется возможным.

Неоднократно было показано, что основное количество КДО в темнохвойных лесах приходится на фрагменты низких ступеней толщины (Дыренков, 1971; Гусев, 1977); с этим согласуются и полученные нами данные (рис. 2а). В то же время это входит в определенное противоречие с опубликованными ранее результатами (Бергман и др., 2015а), согласно которым импактная зона значимо отличается

от остальных увеличенной долей количества/запаса тонкомерных стволов в общем отпаде. Данное противоречие, скорее всего, объясняется несколько иным набором ПП в градиенте загрязнения в 2014 г. по сравнению с 2009 г. Из рассмотрения были исключены несколько прежних участков, из-за проведения на них сплошных рубок и различных видов хозяйственной деятельности в последние годы. Это еще раз демонстрирует высокую гетерогенность условий в районе наших исследований (Воробейчик, Пищулин, 2011; Мухачева и др., 2012; Воробейчик и др., 2014).

Отсутствие различий в запасах КДО между импактной и фоновой зонами также может быть связано с различиями в механизмах формирования их запасов в разных зонах нагрузки. В импактной зоне запас КДО в первую очередь формируется за счет бóльшего количества угнетенных загрязнением деревьев низких ступеней толщины, постоянно накапливающихся на поверхности почвы из-за увеличенной интенсивности отпада (Фимушин, 1979; Цветков, Цветков, 2003), и слабой деструкции органики (Воробейчик, 1991, 1995, 2002, 2007; Воробейчик, Пищулин, 2011). В фоновой зоне запас КДО формируется за счет меньшего количества, но более крупных деревьев, которые не испытывают негативного влияния загрязнения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Участки в градиенте загрязнения значимо не отличаются по общему запасу/количеству КДО, хотя наблюдается тенденция увеличения количества отпада при приближении к заводу. Максимальное количество КДО зарегистрировано в импактной зоне, запаса — в буферной. Запас/количество сухостоя и валежа изменяются в градиенте разнонаправлено.

Отсутствие различий, на наш взгляд, связано со следующим. Во-первых, структура возрастных поколений, слагающих древостой, может различаться в разных частях градиента загрязнения, что, в свою очередь, приводит к неодинаковой интенсивности отпада. Во-вторых, в районе исследований отмечена высокая гетерогенность лесорастительных условий, что также не могло не сказаться на полученных результатах. В-третьих, механизмы формирования отпада на загрязненных и контрольных участках неодинаковы: в импактной зоне запас КДО формируется за счет бóльшего количества слабо разлагающихся валежных стволов низких ступеней толщины, тогда как в фоновой — за счет меньшего количества, но более крупных деревьев.

Авторы признательны д.б.н. Е.Л. Воробейчику за обсуждение работы и комментарии. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 14–04–31488) и Программы фундаментальных исследований УрО РАН (проект № 15–12–4–27).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бергман И.Е. Биологическая продуктивность ели и пихты в градиенте атмосферных загрязнений на Урале: сравнительный анализ и составление таксационных таблиц: дис. канд. с.-х. наук. Екатеринбург: УГЛТУ, 2011. 156 с.

Бергман И.Е., Воробейчик Е.Л., Усольцев В.А. Структура отпада елово-пихтовых древостоев в условиях загрязнения выбросами Среднеуральского медеплавильного завода // Сибирский лесной журнал. 2015а. № 2. С. 20–32.

Бергман И.Е., Костицина М.В., Пищулин П.Г. Начальные этапы разложения валежной древесины в градиенте загрязнения выбросами медеплавильного завода // Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов Северной Евразии: материалы Всероссийской конференции с международным участием. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 2015б. С. 15–16.

Волчатова И.В., Александрова Г.П., Хамитуллина Е.А. и др. Микогенный ксилолиз в условиях антропогенного загрязнения // Лесоведение. 2007. № 5. С. 27–31.

Воробейчик Е.Л. Изменение интенсивности деструкции целлюлозы под воздействием техногенной нагрузки // Экология. 1991. № 6. С. 73–76.

Воробейчик Е.Л. Изменение мощности лесной подстилки в условиях химического загрязнения // Экология. 1995. №4. С. 278–284.

Воробейчик Е.Л. Изменение пространственной структуры деструкционного процесса в условиях атмосферного загрязнения лесных экосистем // Изв. РАН. Сер. биологическая. 2002. № 2. С. 368–379.

Воробейчик Е.Л. Сезонная динамика пространственного распределения целлюлозолитической активности почвенной микрофлоры в условиях атмосферного загрязнения // Экология. 2007. № 6. С. 427–437.

Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г. Влияние деревьев на скорость деструкции целлюлозы в почвах в условиях промышленного загрязнения // Почвоведение. 2011. №5. С. 597–610.

Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонтов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.

Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В., Бергман И.Е. Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2014. № 6. С. 448–458.

Гусев И.И. Закономерности строения еловых древостоев Европейского Севера. Методические рекомендации по дипломному проектированию по лесной таксации. АЛТИ. 1977. 44 с.

Дыренков С.А. Структура и динамика древостоев еловых лесов Европейского Севера // Тр. ЛенНИИЛХ. 1971. Вып. 13. С. 106–120.

Залесов С.В., Кряжевских Н.А., Крупинин Н.Я. и др. Деградация и демутация лесных экосистем в условиях нефтегазодобычи. Вып. 1. Екатеринбург: УГЛТУ, 2002. 436 с.

Замолодчиков Д.Г., Грабовский В.И., Каганов В.В. Натурная и модельная оценки углерода валежа в лесах костромской области // Лесоведение. 2013. № 4. С. 3–11.

Ившин А.П. Влияние атмосферных выбросов Норильского горно-металлургического комбината на состояние елово-лиственничных древостоев: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1993. 25 с.

Катаев О.А. Динамика естественного отпада в древостоях ели // Лесоведение. 1990. № 6. С. 33–40.

Кривец С.А., Бисирова Э.М., Керчев И.А. и др. Трансформация таёжных экосистем в очаге инвазии полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Западной Сибири // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2015. № 1. С. 41–63.

Мухачева С.В., Давыдова Ю.А., Воробейчик Е.Л. Роль гетерогенности среды в сохранении разнообразия мелких млекопитающих в условиях сильного промышленного загрязнения // Докл. АН. 2012. Т. 447, № 1. С. 106–109.

Поляков В.И., Полякова Г.Г. Особенности развития средневозрастных пригородных сосняков Красноярска // Лесная таксация и лесоустройство. 2005. Выпуск 1 (34). С. 44–49.

Радюкина А. Ю. Влияние валежа на лесные почвы: дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ им. М.В. Ломоносова, 2007. 119 с.

Ставишенко И.В. Состояние лесных сообществ ксилотрофных грибов под воздействием промышленных аэрополлютантов // Экология. 2010. № 5. С. 397–400.

Ставишенко И.В., Кшнясев И.А. Реакция лесных сообществ ксилотрофных грибов на аэротехногенное загрязнение: мультимодельный вывод // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 4. С. 1–11.

Тарханов С.Н. Состояние лесных экосистем в условиях атмосферного загрязнения на европейском севере: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Сыктывкар, 2011. 38 с.

Трейфельд Р.Ф. Запасы и масса крупного древесного детрита (на примере лесов Ленинградской области): дис. ... канд. с.-х. наук. Санкт-Петербург, 2001.147 с.

Трефилова О.В., Ведрова Э.Ф., Оскорбин П.А. Запас и структура крупных древесных остатков в сосняках Енисейской равнины // Лесоведение. 2009. № 4. С. 16–23.

Усольцев В.А., Воробейчик Е.Л., Бергман И.Е. Биологическая продуктивность лесов Урала в условиях техногенного загрязнения: исследование системы связей и закономерностей. Екатеринбург: УГЛТУ, 2012. 365 с.

Фимушин Б.С. Закономерности роста сосновых древостоев и методика оценки ущерба, наносимого им промышленными выбросами втусловиях пригородной зоны Свердловска: дис. ... канд. с.-х. наук. Свердловск: УГЛТИ. 1979. 169 с.

Цветков В.Ф., Цветков И.В. Лес в условиях аэротехногенного загрязнения. Архангельск, 2003. 354 с.

Швиденко А.З., Щепащенко Д.Г., Нильссон С. Оценка запасов древесного детрита в лесах России // Лесная таксация и лесоустройство. 2009. №1(41). С. 133–147.

Юсупов И.Р. Особенности поселения и роста ели и пихты под пологом пихто-ельника чернично-зеленомошного в подзоне широколиственно-темнохвойных лесов Южного Урала // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2011. Т. 13. № 5(2). С. 131–134.

Harmon M.E., Ferrell W.K., Franklin J.F. Effects on carbon storage of conversion of old growth forests to young forests // Science. 1990. № 247. P. 699–702.
Karjalainen L., Kuuluvainen T. Amount and diversity of coarse woody debris within a boreal forest landscape dominated by *Pinus sylvestris* in Vienansalo Wilderness, Eastern Fennoscandia // Silva Fennica. 2002. V. 36 (1). P. 147–167.
Muhlbaier D.J. Measurement of dry deposition to surfaces in deciduous and pine canopies // Environ. Pollut. 1987. V. 44. N. 4. P. 261–277.
Norden B., Gotmark F., Tonneberg M. et al. Dead wood in semi-natural temperate broadleaved woodland: contribution of coarse and fine dead wood, attached dead wood and stumps // Forest Ecology and Management. 2004. V. 194. P. 235–248.
Siitonen J. Forest management, coarse woody debris and species richness of saproxylic organisms: Finnish boreal forests as an example // Nordic Symposium on the Ecology of Coarse Woody Debris in Boreal Forests, 31 May — 3 June 1999, Umea University, Sweden. P. 36–37.
Siitonen J. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: fennoscandian boreal forests as an example // Ecol. Bull. 2001. V. 49. P. 11–41.
Stokland J.N., Siitonen J., Jonsson B.G. Biodiversity in Dead Wood. Cambridge Univ. Press., 2012. 509 p.

Специфика распространения обыкновенного тритона (*Lissotriton vulgaris* L. 1758) на урбанизированных территориях

Д.Л. Берзин

Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург

Ключевые слова: обыкновенный тритон, распространение, снижение численности.

Одной из значимых проблем в зоологии на сегодняшний день является непрерывное сокращение распространения и численности амфибий во всем мире. Уральский регион не является исключением. Хорошо известно, что одной из главных причин массового вымирания амфибий является уничтожение и фрагментация естественных местообитаний (Becker et al., 2007). Посльку в последние годы был уничтожен ряд местообитаний обыкновенного тритона, возникла необходимость провести ревизию данных по его распространению и экологии.

Цель данной работы — анализ современного распространения *Lissotriton vulgaris* Linnaeus, 1758 на урбанизированных территориях. Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи: 1) сравнить современное распространение *L. vulgaris* с литературными данными по этой территории; 2) оценить специфику городских местообитаний обыкновенного тритона; 3) выявить факторы, влияющие на распространение *L. vulgaris;* 4*)* оценить численность *L. vulgaris* на исследуемых территориях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Настоящая работа основана на полевых исследованиях Д.Л. Берзина и В.Л. Вершинина (2010–2014 гг.), проведенных на территории Екатеринбургской городской агломерации, а также прилегающих к ней территориях. С 2011 по 2014 гг. обследовано 39 местообитаний амфибий, в 10 из которых отмечен обыкновенный тритон. Общий объем материала: 635 взрослых, 282 сеголетка. При проведении исследований придерживались ландшафтной типизации местообитаний (Вершинин, 1980). Отлов животных проводили вручную в водных и наземных местообитаниях.

Оценку численности обыкновенного тритона производили с помощью мечения (путем отрезания фаланг пальцев) с повторными

отловами. Численность рассчитывали с помощью формулы, модифицированной Бейли (Bailey, 1951).

Гидрохимические анализы нерестовых водоемов обыкновенного тритона выполнены в лаборатории физико-химических исследований Учебно-научного центра факультета геологии и геофизики Уральского государственного горного университета. Температуру исследуемых водных местообитаний измеряли термометром ТП-22 с ценой деления 0.5°С. Дополнительно использованы материалы из коллекции ИЭРиЖ УрО РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Современное распространение обыкновенного тритона на территории города охватывает, главным образом, лесопарковую зону — 62.5% исследованных местообитаний. В зоне малоэтажной застройки — 25% и в зоне многоэтажной застройки — 12.5%. В естественных местообитаниях *L. vulgaris* — вполне обычный, достаточно широко распространенный вид.

С 1970 по 2015 гг. в зоне многоэтажной застройки исчезло 88.9% местообитаний, в зоне малоэтажной застройки — 66.7%, в лесопарковой зоне — 37.5%. Вместе с тем, эти территории подвержены ежегодно увеличивающейся рекреационной нагрузке (Вершинин, 2014). В целом, за последние годы уничтожены, либо стали непригодными для жизни *L. vulgaris* 60% исследуемых местообитаний. В настоящее время *L. vulgaris* по распространенности стоит на втором месте после остромордой лягушки.

Были выявлены факторы, влияющие на распространение и численность *L.vulgaris:* появление ротана (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877), кислотность и температура водоемов.

На распространение хвостатых амфибий значительно влияет вид-вселенец ротан. Особенно уязвимыми оказались экосистемы малых водоемов, где ротан становится консументом высшего порядка, на котором сходятся практически все нити трофической сети. Поедание ротаном личинок ведет к исчезновению множества локальных популяций амфибий, в том числе тритона (Решетников, 2003). По нашим данным, из-за появления ротана на территории г. Екатеринбурга исчезло 5 местообитаний обыкновенного тритона.

Ряд авторов отмечают, что на распространение обыкновенного тритона влияет значение уровня pH водоемов. Так, по литературным данным для Среднего Урала (Вершинин и др., 2006), обыкновенный тритон не встречается в водоемах с pH ниже 6.5. По нашим сведениям, отмечается тенденция к распространению обыкновенного тритона в водоемах с нейтральным или слегка щелочным pH.

Городские местообитания тритонов характеризуются высокими (относительно лесных территорий) температурами (рисунок), которые влияют на сроки размножения этих животных. В городе выход тритонов в нерестовые водоемы начинается в конце апреля, то есть гораздо раньше, чем в загородной популяции (в начале или в середине мая в зависимости от погодных условий конкретного года).

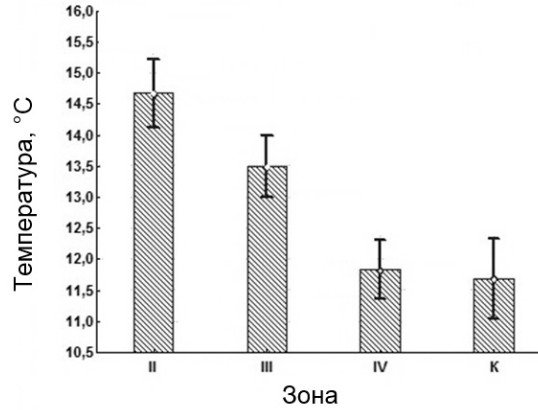


Рисунок. Температура нерестовых водоемов L. vulgaris. II — зона многоэтажной застройки, III — зона малоэтажной застройки, IV — лесопарковая зона, К — фоновая территория).

На селитебных территориях (в зонах II и III) площадь наземных местообитаний обыкновенного тритона очень мала, что связано с интенсивной застройкой города, поэтому некоторые особи обыкновенного тритона в зоне многоэтажной и малоэтажной застройки больший период времени проводят в водной среде, некоторые из них могут находиться в водоемах до середины августа, а в естественных популяциях (за пределами городской агломерации) взрослые тритоны выходят на сушу в конце июня — начале июля (табл. 1).

Отмечено значительное сокращение численности популяций обыкновенного тритона в зоне многоэтажной застройки (табл. 2). Если ранее здесь отмечались популяции, состоящие из сотен особей, в настоящее время популяции насчитывают десятки животных. В зоне III и IV наблюдается тенденция к увеличению численности популяций тритона и его доли в видовых комплексах амфибий. Невысокая численность *L. vulgaris* в загородных популяциях, по-видимому, связана с более рассредоточенным распределением животных, и как следствие, более низкой локальной плотностью в сравнении с го-

Таблица 1. Особенности фенологии *L. vulgaris* в градиенте урбанизации

Зона	Выход первых особей на размножение	Период пребывания в водоеме
II (зона многоэтажной застройки)	25 апреля	25 апреля — 04 августа
III (зона малоэтажной застройки)	07 мая	07 мая — 26 июля
IV (лесопарковая зона)	06 мая	06 мая — 05 июля
К (фоновая территория)	17 мая	17 мая — 15 июня

Таблица 2. Оценка численности *L. vulgaris* (половозрелые особи)

Зона	Пределы численности размножающихся животных (Вершинин, 1996)	Численность размножающихся *L. vulgaris* (2014)
II (зона многоэтажной застройки)	30 — 430	45.3 ±20.6
III (зона малоэтажной застройки)	17 — 154	105.6 ±40.6
IV (лесопарковая зона)	95 — 217	508.3 ±247.8
К (фоновая территория)	44	53.3 ±12.7

родскими изолятами, в которых наземная площадь местообитаний намного меньше водной. В городских местообитаниях локальная плотность земноводных выше, чем в загородных популяциях.

ВЫВОДЫ

За последнее десятилетие отмечено сокращение распространения *L. vulgaris* за счет разрушения, глубокой качественной трансформации местообитаний, а также появления вида-вселенца — ротана.

Численность популяций обыкновенного тритона в зоне многоэтажной застройки существенно снижена по сравнению с III и IV зонами, и не превышает нескольких десятков особей.

На урбанизированной территории отмечена более высокая температура нерестовых водоемов, что влияет на сроки размножения *L. vulgaris*.

В зоне многоэтажной застройки в настоящее время исчезли популяции обыкновенного тритона с высокой численностью.

Доля и численность обыкновенного тритона достигают наибольших значений на территориях со средним и низким уровнем урбанизации — в зоне малоэтажной застройки и лесопарках.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вершинин В.Л. Обыкновенный тритон (*Triturus vulgaris* (L.)) в экосистемах города // Экология. 1996. № 2. С. 137–141.

Вершинин В.Л. Распределение и видовой состав амфибий городской черты Свердловска // Информационные материалы Института экологии растений и животных. Свердловск, 1980. С. 5–6.

Вершинин В.Л., Середюк С.Д., Черноусова Н.Ф. и др. Пути адаптациогенеза наземной фауны к условиям техногенных ландшафтов. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2006. 183 с.

Вершинин В.Л. Экология города. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2014. 88 с.

Решетников А.Н. Влияние ротана *Perccottus glenii* на амфибий в малых водоемах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. ИПЭЭ РАН. Москва, 2003. 24 с.

Becker C.G., Fonseca C.R., Haddad C.F.B. et al. Habitat split and the global decline of amphibians // Science. 2007. V. 318. № 5857. P. 1775–1777.

Bailey N.T.J. On estimating the size of mobile populations from recapture data // Biometrika. 1951. V. 38. P. 293–306.

Изменение состава и обилия видов растений при переходе от леса к вырубке в условиях ельника черничного

Н.В. Геникова[1], Е.В. Торопова[2]

[1] *Институт леса КарНЦ РАН, г. Петрозаводск*
[2] *Институт экологических проблем Севера УрО РАН, г. Архангельск*

Ключевые слова: экотон, вырубка, ельник черничный, напочвенный покров.

В отечественной и зарубежной научной литературе исследования влияния краевого эффекта на изменение состава и обилия видов напочвенного покрова чаще посвящены изучению зон контакта луговых/степных и лесных сообществ (Белянина, 2013; Marozas, 2014; и др.). В то время как раневые экотоны и динамические процессы, происходящие на кромках вырубок, реже становятся объектом и предметом исследования (Бурова, 2012; Dynesius et al., 2008; и др.).

Цель нашей работы — исследовать реакцию растений напочвенного покрова на резкое изменение условий произрастания в переходной зоне от ельника черничного к вырубке. Нами были проведены исследования переходной зоны между ельниками черничными (преобладающий возраст древостоя от 110 до 170 лет) и 2-летней луговиковой вырубкой в Холмогорской районе Архангельской области (подзона северной тайги).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

На кромках вырубки разной экспозиции по четырем сторонам света из леса на вырубку перпендикулярно кромке были заложены 8 трансект (по две повторности на каждую экспозицию) длиной 40–50 м и шириной 0.5 м. Затем трансекты разбивались на микроплощадки размером 50х20 см, на которых и проводили описание напочвенного покрова: учитывали состав и проективное покрытие видов сосудистых растений, мхов и лишайников, а также оценивали проективное покрытие опада, травяно-кустарничкового и моховолишайникового ярусов. Всего таким образом на 8 трансектах было исследовано 1700 микроплощадок. Также было проведено геоботаническое описание каждого лесного сообщества и участка вырубки на концах трансекты. Выполнен графический анализ сопряженного изменения обилия видов на трансектах.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Большое количество порубочных остатков на трансекте затрудняет анализ полученных данных по обилию видов напочвенного покрова. Порубочные остатки были частично уложены на волоках, а большей частью распределены по всей вырубке. В среднем захламленность исследованных участков вырубки составляет 20 кубометров на гектар.

Всего на исследованных участках было отмечено 12 видов мхов (*Dicranum fuscescens* Turner, *D. majus* Turner, *D. polysetum* Sw., *D. scoparium* Hedw., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., *Plagiothecium laetum* Schimp., *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt, *Polytrichum commune* Hedw., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not., *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Sphagnum girgensohnii* Russow, *S. russowii* Warnst.), 3 вида наземных лишайников (*Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot., *Cl. rangiferina* (L.) F.H. Wigg, P*eltigera aphtosa* L. Willd) и 32 вида сосудистых растений (*Avenella flexuosa* (L.) Drej., *Calamagrostis phragmitoides* C. Hartm., *Carex globularis* L., *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub, *Empetrum nigrum* L. s.l., *Equisetum sylvaticum* L., *Geranium sylvaticum* L., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Linnaea borealis* L., *Listera cordata* (L.) R. Br., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Lycopodium annotinum* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Melampyrum pretense* L., *M. sylvaticum* L., *Orthilia secunda* (L.) House, *Oxalis acetosella* L., *Pyrola rotundifolia* L., *Rosa acicularis* Lindl., *Rubus arcticus* L., *R. chamaemorus* L., *Solidago virgaurea* L., *Trientalis europaea* L., *Vaccinium myrtillus* L., *V. uliginosum* L., *V. vitis-idaea* L.), в том числе деревья и кустарники (*Betula pubescens* Ehrh., *Juniperus communis* L., *Picea abies* (L.) H. Karst, *Pinus sylvestris* L., *Sorbus aucuparia* L.).

В целом, обилие мхов не отличается между участками леса, опушки и вырубки, но их жизненное состояние на вырубке угнетенное, отмечены пятна высушенных солнцем растений. Проективное покрытие зеленых мхов резко снижается на микроплощадках с большим количеством порубочных остатков.

Из отмеченных на трансекте мхов только представители рода *Sphagnum* требовательны к увлажнению субстрата, поэтому они приурочены к определенным участкам. Они занимают, в основном, микропонижения, как в лесу, так и на вырубке, в том числе углубления в почве после вывалов деревьев, основания уже заросших пней, участки, примыкающие к заросшим поваленным деревьям.

Из сосудистых растений, встреченных на трансектах, тайник сердцевидный, ортилия однобокая, осока шаровидная, кислица, водяника, голокучник трехраздельный, грушанка круглолистная и морошка чаще встречались или были обнаружены только на лесных участках. Только на лесных участках были отмечены ортилия однобокая и

кислица. Ортилия является олигоапофитом, т.е. относительно редко встречается на нарушенных местообитаниях, а кислица — тенелюбивое растение, заселяющее леса с хорошо развитым тенистым древесным ярусом. Из перечисленных видов тайник заселяет влажные и сырые леса и является таежным видом, который отрицательно реагирует на рубку леса (Кравченко, 2007). На опушке и на вырубке тайник встречался в микропонижениях среди пятен сфагнума. Ортилия и осока шаровидная заселяют преимущественно леса разных типов. Хвощ лесной и кислица встречаются в лесах, в том числе производных, на облесенных болотах. Водяника и морошка заселяют болота и заболоченные леса, нами отмечены на увлажненных участках в ельниках черничных. Лесные виды голокучник и грушанка редко заселяют вторичные местообитания. Предположительно, все эти виды произрастали в лесу до рубки, то есть их исчезновение на исследованных участках вырубки произошло всего за два года, прошедшие со времени рубки древостоя (в 2012 г.).

Такие виды, как седмичник европейский, майник двулистный, марьянник лесной и луговой, линнея северная, встречаются и в лесу, и на опушке, и на вырубке. Всё это лесные и опушечно-лесные виды. Луговик извилистый также встречается по всей трансекте, но обилие его увеличивается на опушке и на вырубке, это вид, который быстро разрастается при увеличении освещенности (в лесу в «окнах» после вывала деревьев или рубки древостоя) (Крышень, 2006). В отличие от луговика, проективное покрытие черники уменьшается при приближении к вырубке.

При этом обилие видов напочвенного покрова у края леса изменяется в зависимости от экспозиции пробного участка. Так, к примеру, на участке, где в дневные часы солнце находится со стороны вырубки, проективное покрытие черники резко уменьшается уже на границе леса, а обилие брусники не изменяется на протяжении как минимум 7 м (дальше большое количество валежа). В то время, как на участке, в дневные часы затененном стеной леса, обилие черники почти не отличается от ее обилия в лесу (кроме площадок с валежом).

Виды, отмеченные преимущественно на вырубке: плаун (дифазиаструм сплюснутый), иван-чай обыкновенный, вейник тростниковидный, заселяют вырубки как вторичные местообитания.

ВЫВОДЫ

Таким образом, за два года, прошедшие со времени рубки древостоя, не отмечено появления новых видов, но при этом произошла перемена в соотношении видов, оставшихся после рубки. На вырубке, по сравнению с лесными участками, сильно возросло обилие луговика извилистого, при этом резко уменьшилось проективное по-

крытие черники, хвоща лесного, осоки шаровидной. Только в лесных сообществах были отмечены кислица, ортилия однобокая. Тайник сердцевидный, водяника, голокучник трехраздельный и грушанка круглолистная чаще встречены на лесных участках.

Исследованные трансекты состоят из участков с сохранившимся древесным ярусом (лес) и участков с резко изменившимися условиями среды (вырубка), а также участков переходного типа, где наблюдается взаимовлияние лесного сообщества и вырубки. Растительность вырубки, сохранившаяся с лесного сообщества, в настоящий момент изменяется, часть лесных и опушечно-лесных видов, в том числе с широкой экологической амплитудой, способных произрастать при увеличившемся освещении, осталась и не уменьшила своего обилия, другая часть лесных теневыносливых и тенелюбивых видов сохранилась только на лесных участках и на территории вырубки не была отмечена.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белянина Е.В. Экологическая характеристика флоры экотонов Оренбургского Предуралья // Вестник ОГУ. 2013. № 6 (155). С. 33–36.

Бурова Н. В. Эколого-фитоценотические особенности экотонных зон в ельниках черничных Архангельской области // Вестник Красноярского гос. аграрного университета. 2012. № 3. С. 71–75.

Кравченко А.В. Конспект флоры Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 403 с.

Крышень А.М. Растительные сообщества вырубок Карелии. М.: Наука, 2006. 262 с.

Dynesius M., Astrom M., Nilsson Ch. Microclimatic buffering by logging residues and forest edges reduces clear-cutting impacts on forest bryophytes // Applied Vegetation Science. 2008. N. 11. P. 345–354.

Marozas V. Effect of the coniferous forest — grassland edge on ground vegetation in the mixed European forest zone, Lithuania // Dendrobiology. 2014. V. 71. P. 15–22.

Сравнительные аспекты питания двухцветного кожана на западе и востоке Свердловской области

О.Р. Гизуллина

Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург

Ключевые слова: летучие мыши, питание, Свердловская область.

За рубежом питание летучих мышей изучается очень активно (Williams et al., 2011; Zeale et al., 2011; и др.). На обширной территории России, и в частности Уральского региона, такие работы единичны. Нам было важно провести подобные исследования для Свердловской области. Известно, что разнообразие рукокрылых в пределах региона уменьшается с запада на восток. Существует предположение, что это обусловлено более бедной кормовой базой в теплый период года в бореальных лесах Западно-Сибирской равнины, которая примыкает к Уральским горам именно на востоке области (Большаков и др., 2005). Поэтому для изучения нами были выбраны западные и восточные районы региона. Они характеризуются противоположными ландшафтно-зональными особенностями и, вероятно, отличаются кормовыми условиями для летучих мышей. Объектом исследований послужил обычный и широко распространенный вид — двухцветный кожан. Цель работы — сравнить особенности питания двухцветного кожана на западе и востоке Свердловской области. Задачи: 1) выявить таксономический состав и численное соотношение членистоногих, потребляемых видом; 2) сравнить изучаемые районы, дополнительно используя данные отловов насекомых светоловушкой.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала был проведен в двух местах, контрастных по ландшафтно-географическому положению, но расположенных в сходных биотопических условиях — мелкий населенный пункт на берегу небольшой реки, окруженный разнотравными лугами, участками пойменного леса и массивом темнохвойного леса. На востоке области — это окрестности с. Скородумское, Ирбитский р-н; участок расположен в подзоне южной тайги равнинного Среднего Зауралья. На западе — окрестности д. Шигаево, Шалинский р-н; участок относится к подзоне подтаежных хвойно-широколиственных лесов предгорий Среднего Урала. В с. Скородумское сбор материала проводили 11 и 16 июля 2012 г. В д. Шигаево — 25 июля 2013 г. Летучих мышей

отлавливали с 23:30 до 4:30 часов. В это же время ловили насекомых светоловушкой, которая располагалась вблизи убежища кожанов — в центре охотничьей территории колонии. От каждой особи экскременты собирали в бумажный пакет, затем ее выпускали. В Шигаево 25 июля погодные условия были сходны с погодными условиями в ночь отлова 11 июля в с. Скородумское; численность и разнообразие насекомых в эти даты также сходны (см. таблицу). В лаборатории из пакета случайным образом отбирали 5–10 экскрементов близкого размера и формы. Каждый фекальный шарик — отдельную пробу — помещали на предметное стекло. Оценивали встречаемость и обилие различных таксонов членистоногих. Подробнее методика описана нами ранее (Гизуллина, 2013). При математической обработке данных использовали пакет программ Statistica 6.0 (StatSoft Inc., 2001) и Excel. Всего проанализировано 100 проб, из них для с. Скородумское — 80 проб (9 особей); для д. Шигаево — 20 проб (3 особи). Отловлено более 4000 экземпляров членистоногих.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В питании двуцветного кожана отмечены следующие группы членистоногих: двукрылые (короткоусые и длинноусые), жуки, бабочки, равнокрылые (цикады и тли), клопы, ручейники, сетчатокрылые (гемеробы и златоглазки), перепончатокрылые, клещи (см. таблицу).

Эти результаты согласуются с данными, полученными для вида другими авторами на территории Польши и Швеции (Bauerova, 1989; Rydell, 1992). Как видно из таблицы, структура рациона кожана на западе области (д. Шигаево) представлена теми же основными группами насекомых, что и на востоке (с. Скородумское). Исключение составляют перепончатокрылые и короткоусые двукрылые — в Шигаево они полностью отсутствуют. Наиболее обильными за все три изученные даты были остатки длинноусых двукрылых, жуков и равнокрылых. В пробах из Шигаево отмечено уменьшение числа остатков клопов и сетчатокрылых. По другим таксонам пробы из Шигаево имеют близкие показатели с пробами из Скородумское за 11 число (по обилию длинноусых двукрылых и тлей), и с пробами из Скородумское за 16 число (по обилию ручейников и сетчатокрылых златоглазок). Показатели встречаемости демонстрируют сходную картину с обилием кормовых объектов. Результаты дискриминантного анализа совокупностей проб за разные даты показали, что обе дискриминантные функции оказались высоко значимы ($p<0.05$, в качестве данных были использованы отдельные пробы). Мы исключили переменную «клещи», так как они попадают в экскременты с остатками насекомых-хозяев. Вдоль первой дискриминантной оси (описывает более 95% дисперсии) выявлены максимальные отличия между

Таблица. Результаты отловов светоловушкой и анализа экскрементов

Дата	11.06.12			16.06.12			23.06.13		
Метеорологические условия	T=14.6–19.6°C, Влажн. 46–65%			T=22.1–26°C, Влажн. 69–80%			T=18.1–14°C, Влажн. 66–77%		
Название таксона	Светоловушка, кол-во особей	Экскременты		Светоловушка, кол-во особей	Экскременты		Светоловушка, кол-во особей	Экскременты	
		Относ. обилие%	Относ. встреч. %		Относ. обилие%	Относ. встреч. %		Относ. обилие%	Относ. встреч. %
Diptera (Nematocera) длинноусые двукрылые	1534	28.5	100	3760	10.8	95	1700	17.2	93.3
Diptera (Brachycera) короткоусые двукрылые, мухи	+	0.6	20	95	0.08	2.5	–	–	–
Coleoptera жуки	42	12	94	1823	16.7	97.5	132	13.4	63.3
Lepidoptera бабочки	351	2.5	51	362	2.4	40	244	2.7	36.7
Homoptera (Cicadellidae) равнокрылые, цикады	4	4.1	60	620	16.4	97.5	2	13.7	73.3
Homoptera (Aphididae) равнокрылые, тли	–	10.4	81	3	1.4	20	–	8.4	73.3
Hemiptera клопы	4	4.0	57	1820	4	55	7	0.4	13.3
Trichoptera ручейники	233	1.1	23	728	2	37.5	414	3.4	46.7
Neuroptera (Hemerobiidae) сетчатокрылые, гемеробы	–	5.5	60	1	4.1	55	1	1.2	10
Neuroptera (Chrysopidae) сетчатокрылые, златоглазки	–	0.4	10	4	2.2	32.5	1	0.9	30
Ephemeroptera поденки	–	–	–	29	–	–	13	–	–
Hymenoptera перепончатокрылые	24	2.1	43	324	0.2	7.5	1	–	–
п/кл Acari клещи	19	0.4	20	74	–	–	–	3.9	33.3
п/кл Araneae пауки	1	–	–	–	–	–	–	–	–
Неопределенные остатки	–	28.6	100	10	39.5	100	–	34.5	100
Сумма	2212			9653			2515		

пробами из Скородумское за 11 и 16 число, а совокупность проб из Шигаево занимает промежуточное положение. Значения этой оси значимо положительно коррелируют с наличием остатков длинноусых двукрылых и отрицательно с ручейниками. Мы объясняем это разницей в погодных условиях между датами отлова животных. Вторая ось демонстрирует отличие рациона кожана из Шигаево от рационов из Скородумское, однако различия не настолько отчетливы (5%). Значения второй оси значимо отрицательно коррелируют с наличием остатков цикад и положительно с остатками клопов. Таким образом, различия рациона вида в разных локалитетах наблюдаются на уровне тенденции. Мы предполагаем, что наибольший вклад в эти различия вносят изменения погодных условий в период сборов и индивидуальные особенности питания особей, а не географическое положение изучаемых территорий.

ВЫВОДЫ

Рацион двухцветного кожана на западе и востоке Свердловской области имеет схожий состав (отмечено 9 и 11 групп насекомых соответственно). Различия наблюдаются по численному соотношению кормовых объектов (цикады, клопы, сетчатокрылые). Изменения в структуре рациона вида проявляются более четко между разными датами для Ирбитского района, нежели между Ирбитским и Шалинским районами.

В целом, структура рациона вида в обоих изучаемых районах имеет сходство с данными отловов ночных насекомых. Основу питания вида в отловах светоловушкой составляют как многочисленные группы (двукрылые), так и немногочисленные (жуки, цикады, тли).

Мы благодарим за помощь в определении насекомых к.б.н. Н.В. Николаеву, Г.А. Замшину, к.б.н. А.В. Иванова. Выражаем признательность за помощь в подготовке сообщения к.б.н. В.Ю. Баранову, к.б.н. К.В. Маклакову, к.б.н. М.Н. Ранюк. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 12–04–31257).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большаков В. Н., Орлов О. Л., Снитько В. П. Летучие мыши Урала. Екатеринбург: Академкнига, 2005. 176 с.

Гизуллина О.Р. Пищевые предпочтения двухцветного кожана (Chiroptera, Vespertilionidae) в Среднее Зауралье // Экология: теория и практика. Материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Гощицкий, 2013. С. 22–24.

Bauerova Z., Ruprecht A. Contribution to the knowledge of the trophic ecology of the parti-coloured bat, *Vespertilio murinus* // Folia zool. 1989. V. 38. № 2. P. 227–232.

Rydell J. The diet of the parti-coloured bat *Vespertilio murinus* in Sweden // Ecography. 1992. V. 15. № 2. P. 195–198.

Williams C., Salter L., Jones G. The winter diet of the lesser horseshoe bat (*Rhinolophus hipposideros*) in Britain and Ireland // Hystrixlt. J. Mamm. (n.s.). 2011. V. 22. № 1. P. 159–166.

Zeale M.R.K., Butlin R.K., Barker G.L.A. et al. Taxon-specific PCR for DNA barcoding arthropod prey in bat faeces // Mol. Ecol. Resour. 2011. V. 11. P. 236–244.

Модульный подход к изучению морфологической дивергенции хромосомных рас малой лесной мыши

Ю.В. Городилова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: геометрическая морфометрия, малая лесная мышь, модульность, хромосомные расы.

ВВЕДЕНИЕ

Малая лесная мышь (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811) является одним из широкоареальных видов грызунов, обитающих на территории Евразии в зонах широколиственных и смешанных лесов, степях и полупустынях. Этот вид довольно часто занимает доминантное или субдоминантное положение в сообществах мелких млекопитающих. В то же время, нет единого мнения относительно внутривидовой структуры малой лесной мыши. Принято выделять две хромосомных расы — азиатскую и европейскую, последняя подразделяется на восточно- и южно-европейскую хромосомные формы (Богданов, 2004; Богданов и др., 2009; Карамышева и др., 2010). По мнению некоторых специалистов-генетиков (Челомина, Атопкин, 2010) азиатскую расу следует выделить в качестве отдельного вида — *Sylvaemus tokmak* Severtsov, 1873. Однако, по данным других исследователей, генетическая дистанция недостаточна для такого выделения (Карамышева и др., 2010; Богданов и др., 2012). Особый интерес представляют сопоставление молекулярно-генетических и морфологических данных и оценка морфологической обособленности данной группы животных. Такую возможность предоставляют современные методы геометрической морфометрии (Павлинов, 2000; Rohlf, Slice, 1990; Bookstein, 1991; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011) в сочетании с модульным подходом (Cheverud, 1996; Klingenberg, 2005).

Модульность — это системное свойство всего живого. Организмы как единое целое не полностью и не в равной степени интегрированы во всем, они организованы в виде различных частей. Модули представляют собой скопление частей, которые тесно интегрированы между собой, но относительно независимы от других, с которыми проявляют слабые взаимодействия (Cheverud, 1996; Klingenberg, 2005). Модульный подход позволяет решить различные поставленные задачи, поскольку отдельные модули ведут себя различно при одних и тех же условиях и отлично от целостного объекта исследова-

ния. С помощью модульного подхода, например, оценивается влияние пищевой специализации на развитие нижней челюсти (Anderson et al., 2014). В ряде работ, выполненных на лабораторных животных и природных выборках, была показана правомерность выделения морфофункциональных модулей нижней челюсти при исследовании флуктуирующей асимметрии (Ялковская и др., 2014; Leamy, 1993; Klingenberg et al., 2001, 2003).

Таким образом, целью данной работы является описание морфологической изменчивости и дивергенции хромосомных рас малой лесной мыши на основе методов геометрической морфометрии с использованием модульного подхода к анализу формы нижней челюсти.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работу включены выборки малой лесной мыши из восьми различных географических точек, охватывающих все три хромосомные группы вида, которые были выделены на основе молекулярно-генетических методов исследования филогении вида (рис. 1). Восточно-европейская хромосомная форма представлена выборками со Среднего и Южного Урала (Шигаево, Уфа, Кувандык), южно-европейская хромосомная форма — двумя выборками с Кавказа — Кавказский и Тебердинский заповедники, азиатская хромосомная раса представлена выборками с Алтая и Казахстана. В качестве внешней группы мы использовали близкородственный вид — желтогорлую мышь *Sylvaemus flavicollis* Melchior, 1834, которая представлена тремя выборками из Удмуртии, Самарской и Оренбургской областей. В работе использованы однородные в возрастном отношении выборки — зрелые сеголетки. Всего 112 особей малой лесной мыши и 39 — желтогорлой.

В качестве объекта для изучения методами геометрической морфометрии выбрана нижняя челюсть грызунов, которая служит хорошим модельным объектом для описания модульной структуры и морфологической изменчивости животных. Она состоит из двух симметричных (левой и правой) половин, каждая из которых сформирована зубной костью с четырьмя морфогенетическими областями, а именно, нижнечелюстным телом и тремя отростками (Atchley, Hall 1991; Atchley, 1993; Klingenberg et al., 2003; Monteiro, dos Reis, 2005). Для описания формы правой нижней челюсти нами использована уже стандартная схема расстановки 16-ти меток-ландмарок, дополненная 41-й полуметкой для более полного описания конфигурации нижней челюсти (рис. 2).

Разделение целостной структуры нижней челюсти на два морфофункциональных модуля проводили, опираясь на работу Андерсон с соавторами (Anderson et al., 2014): передний модуль — альвеолярная область, и задний — восходящая ветвь, включающая в себя три

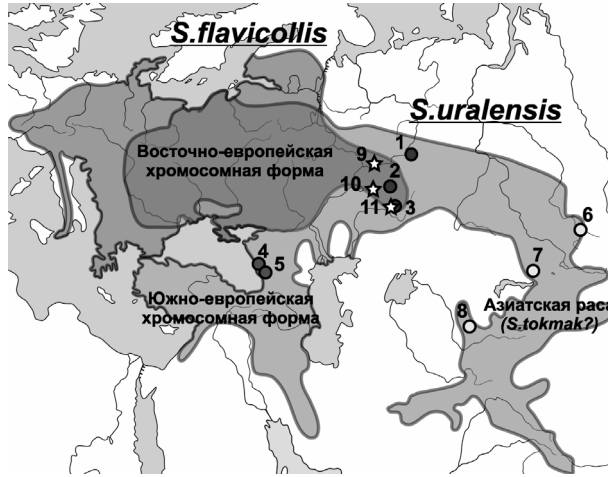


Рис. 1. Карта-схема ареалов малой лесной и желтогорлой мышей и размещения выборок.

S. uralensis: восточно-европейская хромосомная форма: 1 – Свердловская обл., Шалинский р-н, д. Шигаево (n = 24); 2 – Республика Башкортостан, г. Уфа (n = 11); 3 – Оренбургская обл., Кувандыкский р-н, г. Кувандык (n = 28); южно-европейская хромосомная форма: 4 – Краснодарский край, Кавказский заповедник, с. Красная Поляна (n = 20); 5 – Республика Карачаево-Черкессия, Тебердинский заповедник, г. Теберда (n = 11); азиатская раса: 6 – Республика Алтай, Улаганский р-н, Алтайский заповедник, оз. Телецкое (n = 7); 7 – Казахстан, Карагандинская обл., Каркаралинский р-н, п. Каркаралинск (n = 4), 8 – Казахстан, Южно-Казахстанская обл., Толебийский р-н, заповедник «Аксу-Джабаглы» (n = 7);

S. flavicollis: 9 – Республика Удмуртия, Кизнерский р-н, с. Пыжман (n = 8); 10 – Самарская обл., с. Богатое (n = 12); 11 – Оренбургская обл., Кувандыкский р-н, г. Кувандык (n = 19).

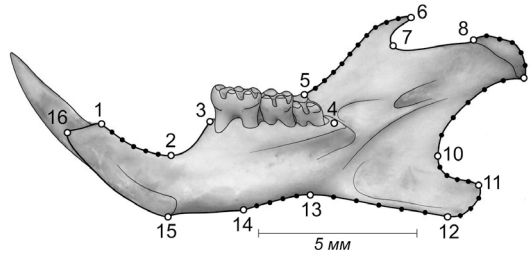


Рис. 2. Размещение меток-ландмарок (1–16) и семиландмарок, характеризующих изменчивость формы лингвальной стороны нижней челюсти малой лесной мыши.

отростка. Граница между модулями проведена по линии ландмарок 5–4–13, которые входят в оба модуля, при рассмотрении их отдельно друг от друга. С помощью вычисления коэффициента ковариации *RV* в сочетании с перестановочным (permutation) тестом, гипотеза о структурном разделении нижней челюсти на 2 модуля была подтверждена на высоком уровне значимости (RV=0.45, p<<0.001).

Изображения лингвальной стороны нижних челюстей вводили в компьютер через планшетный сканер Epson V37 с разрешением 1200 dpi. Оцифровку проводили с помощью экранного дигитайзера tpsDig2 (Rohlf, 2013), все расчеты проводили в программах MorphoJ (Klingenberg, 2011) и PAST 2.14 (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для апробации модульного подхода были выбраны три выборки малой лесной мыши со Среднего и Южного Урала, относящихся к восточно-европейской хромосомной форме европейской расы. Для них был проведен канонический анализ по прокрустовым координатам 57 ландмарок, описывающих целостную конфигурацию нижней челюсти (рис. 3). Вдоль первой канонической оси (77.85% общей дисперсии) была выявлена географическая изменчивость с юга на север. Вдоль второй оси (22.15% общей дисперсии) — обособленность выборки из Уфы. На рис. 3 также представлены конфигурации формы нижней челюсти малой лесной мыши, характерные для данных

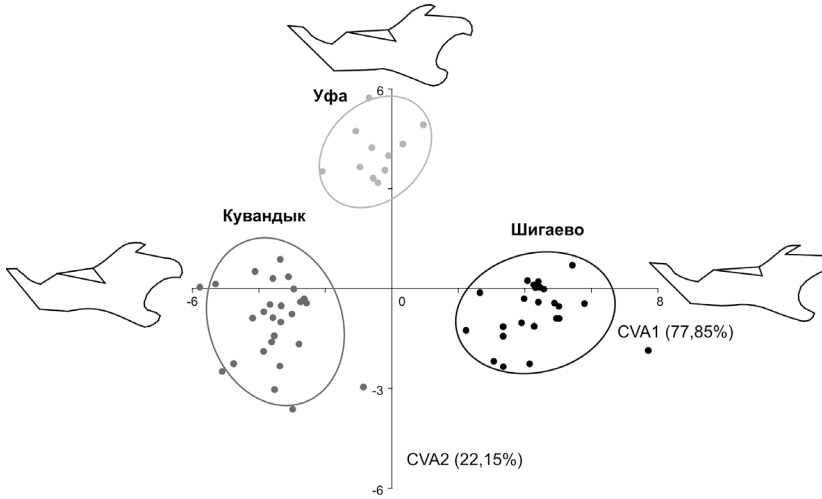


Рис. 3. Результаты канонического анализа формы нижней челюсти малой лесной мыши на Среднем и Южном Урале. Вдоль осей показаны контурные конфигурации нижней челюсти.

выборок. Видно, что северные особи (Шигаево) отличаются более грацильной формой нижней челюсти, удлиненными диастемой и зубным рядом, вытянутыми в дорзальном направлении отростками. Челюсти южных представителей (Кувандык), наоборот, имеют более робастный вид, укороченную диастему и зубной ряд, расширенные мощные отростки. Нижняя челюсть малой лесной мыши из Уфы имеет промежуточные черты и отличается сильно укороченным угловым отростком.

Затем канонический анализ был проведен раздельно для обоих модулей нижней челюсти малой лесной мыши (рис. 4). Изменения формы переднего модуля отражают географическую изменчивость с юга на север вдоль первой оси, вдоль второй также проявилась обособленность выборки из Уфы. Данная картина напоминает разброс выборок для целостной конфигурации нижней челюсти. В пространстве первой и второй канонических осей CVA1–CVA2 для заднего модуля не выделяется закономерных различий. Таким образом, на внутрирасовом уровне можно заключить, что изменчивость общей структуры нижней челюсти малой лесной мыши в большей степени задается изменчивостью переднего модуля, нежели заднего.

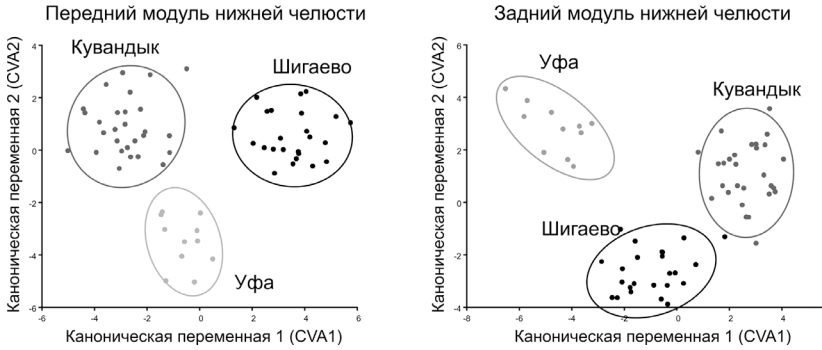


Рис. 4. Результаты канонического анализа, проведенного раздельно для переднего и заднего модулей нижней челюсти малой лесной мыши на Среднем и Южном Урале.

Для выявления морфологических особенностей изменчивости нижней челюсти на меж- и внутривидовом уровнях был проведен канонический анализ для трех хромосомных групп малой лесной мыши и желтогорлой мыши, которая была выбрана в качестве внешней группы. При рассмотрении целостной конфигурации нижней челюсти на первую каноническую ось CVA1 выходят межвидовые

различия — обособляется желтогорлая мышь (рис. 5). Вдоль второй канонической оси CVA2 проявляются внутривидовые межрасовые различия в выборках малой лесной мыши. Видно, что восточно-европейская и южно-европейская хромосомные формы близки между собой, а азиатская раса расположена в отдалении от них. Это соответствует известной молекулярно-генетической филогении хромосомных групп *S. uralensis*.

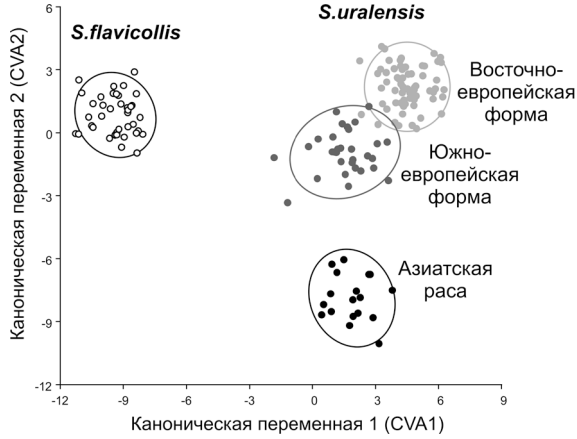


Рис. 5. Результаты канонического анализа формы нижней челюсти трех хромосомных групп малой лесной мыши и желтогорлой мыши.

Также, как и для уральских выборок, была рассмотрена изменчивость переднего и заднего модулей нижней челюсти по отдельности для хромосомных групп малой лесной мыши и желтогорлой мыши. Расположение выборок в пространстве канонических осей CVA1-CVA2 для заднего модуля сходно с таковым для целостной структуры нижней челюсти — проявляется обособление желтогорлой мыши (рис. 6). По переднему модулю, имеющему большой размах внутригрупповой изменчивости по форме, не проявляется четкая морфологическая дифференциация выборок, даже на межвидовом уровне.

Таким образом, можно предположить, что передний модуль нижней челюсти мышей отражает в большей степени внутривидовую, даже внутрирасовую, изменчивость, например, географическую или биотопическую. Изменчивость формы заднего модуля нижней челюсти отражает межвидовые различия малой лесной и желтогорлой мышей и предполагает больший филогенетический сигнал, заключенный в исследуемых морфологических признаках.

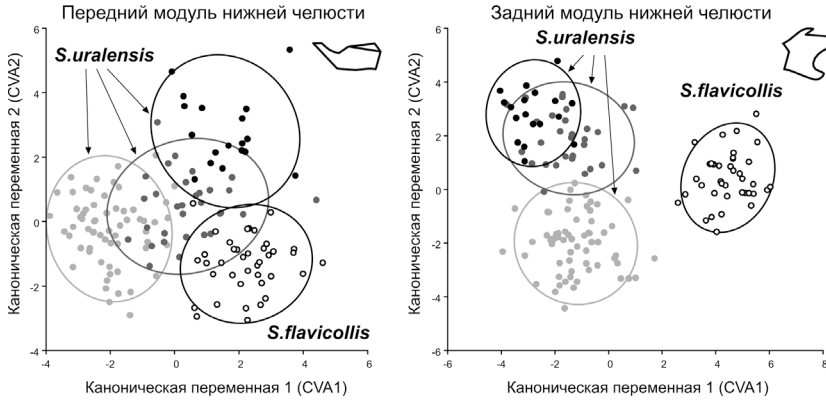


Рис. 6. Результаты канонического анализа, проведенного раздельно для переднего и заднего модулей нижней челюсти трех хромосомных групп малой лесной мыши и желтогорлой мыши. Обозначения как на рис. 4.

Более отчетливо обнаруженная закономерность проявляется при кластерном анализе, проведенном по каноническим ординатам по трем осям на индивидуальном уровне, как для целостной морфоструктуры нижней челюсти, так и отдельно для переднего и заднего модулей (рис. 7). При рассмотрении результатов анализа целостной конфигурации видно, что исследуемые выборки четко расходятся на межвидовые и межрасовые группировки. Различия между ними иерархически выстраиваются в ряд внутрирасовые, межрасовые, межвидовые, и соответствуют молекулярной филогении. *S. flavicollis* имеет наибольшее удаление. Представители азиатской расы занимают промежуточный уровень морфологической дифференциации, который, однако, недостаточен для выделения данной группы в качестве самостоятельного вида — *S. tokmak*.

При анализе, проведенном отдельно по переднему и заднему модулям, получены различные результаты. По переднему модулю не выявлено закономерной иерархии, видны включения представителей одних групп в кластеры других, а кластер желтогорлой мыши оказался вложен в кластер малой лесной мыши. Это подтверждает высказанное ранее предположение о широком размахе изменчивости переднего модуля нижней челюсти, который, вероятно, отражает экологические особенности исследуемых животных. Для заднего модуля, напротив, характерно разделение на отдельные кластеры на межвидовом уровне. Видно, что картина та же, что и для целостной морфоструктуры. Таким образом, именно задний модуль несет основную филогенетическую нагрузку.

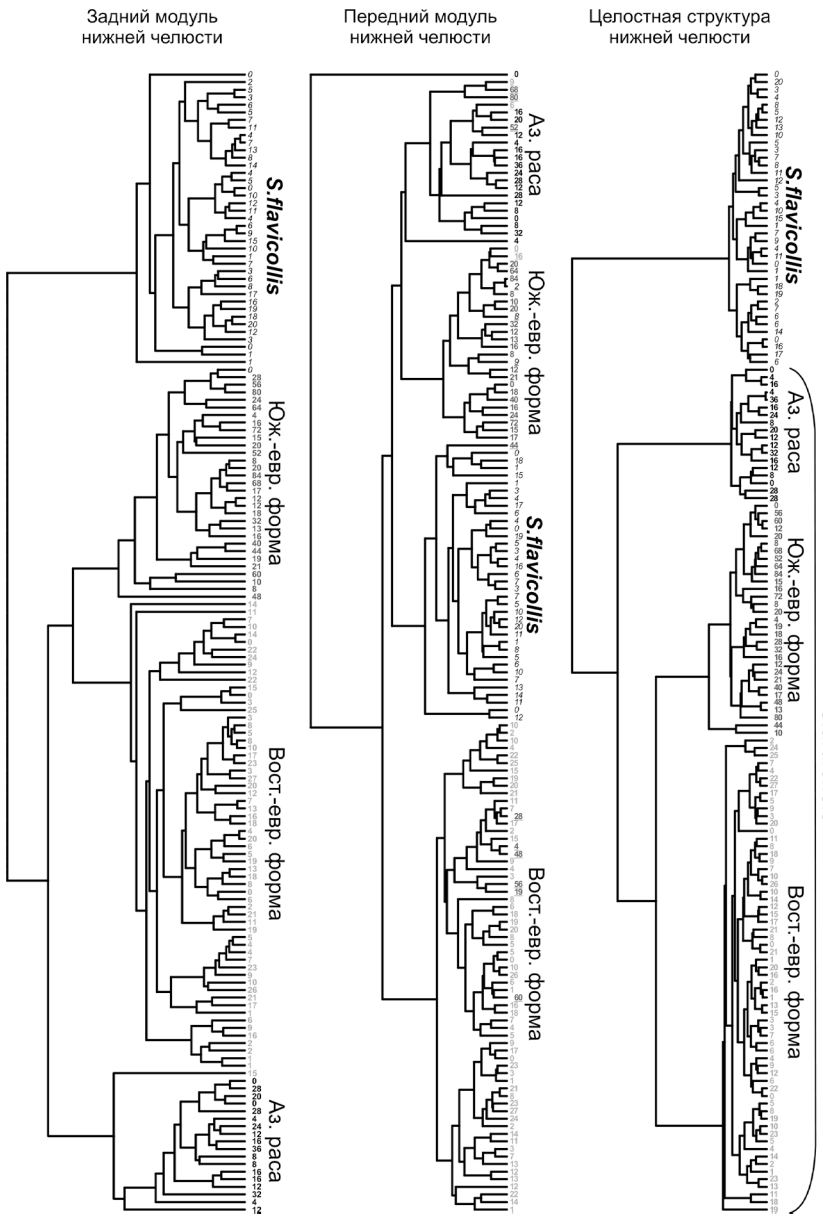


Рис. 7. Результаты кластерного анализа по каноническим ординатам CVA1-CVA3 для целостной конфигурации и двух модулей нижней челюсти малой лесной и желтогорлой мышей.

ВЫВОДЫ

1. Морфологическая дивергенция представителей трех хромосомных групп малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* и близкого вида — желтогорлой мыши *Sylvaemus flavicollis*, оцененная по целостной морфоструктуре нижней челюсти соответствует известной молекулярной филогении, т.е. морфологические данные содержат филогенетический сигнал.

2. Модульный подход к анализу изменчивости формы нижней челюсти позволяет выявить вклад разных модулей в формирование филогенетического сигнала целостной морфоструктуры.

3. Передний модуль нижней челюсти малой лесной мыши, включающий ее тело и резцовую часть, у восточно-европейской хромосомной формы проявляет географическую изменчивость и другие формы внутривидовой изменчивости, но при межвидовом сравнении не отражает филогенетические отношения.

4. Задний модуль нижней челюсти, характеризующий изменчивость ее ветви, несущей сочленовный, венечный и угловой отростки, при оценке межвидовых отношений вносит основной вклад в проявление межвидовой и межрасовой дивергенции, соответствующей молекулярной филогении.

Автор благодарит д.б.н., проф. А.Г. Васильева и д.б.н. И.А. Васильеву за совместное обсуждение методики и результатов исследования, к.б.н. Н.Е. Колчеву за предоставленный коллекционный материал. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 14–04–31952), программы поддержки ведущих научных школ (НШ–2840.2014.4) и программы УрО РАН (проект № 15-12-4-25).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Богданов А.С. Аллозимная изменчивость малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae) и оценка уровня дивергенции хромосомных форм этого вида // Генетика. 2004. Т. 40, № 8. С. 1099–1112.

Богданов А.С., Атопкин Д.М., Челомина Г.Н. Анализ генетической изменчивости и дифференциации малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae) методом RAPD-PCR // Известия РАН. Серия биологическая. 2009. № 3. С. 276–292.

Богданов А.С., Стахеев В.В., Зыков А.Е. и др. Анализ генетической изменчивости и дифференциации лесных мышей рода *Sylvaemus* по результатам секвенирования фрагмента гена первой субъединицы цитохромоксидазы // Генетика. 2012. Т. 48, № 2. С. 211–224.

Карамышева Т.В., Богданов А.С., Картавцева И.В. и др. Сравнительный FISH-анализ С-позитивных блоков прицентромерных районов хромосом малых лесных мышей *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae) // Генетика. 2010. Т. 46, № 6. С. 805–816.

Павлинов И.Я. Геометрическая морфометрия черепа мышевидных грызунов (Mammalia, Rodentia): связь формы черепа с пищевой специализацией // Журн. общ. биологии. 2000. Т. 61, № 6. С. 583–600.

Челомина Г.Н., Атопкин Д.М. Молекулярно-генетические свидетельства глубокого филогенетического разрыва между европейской и азиатской расами малой лесной мыши по данным изменчивости гена цитохрома *b* мтДНК // Молекулярная биология. 2010. Т. 44, № 5. С. 792–803.

Ялковская Л.Э., Бородин А.В., Фоминых М.А. Модульный подход к изучению флуктуирующей асимметрии комплексных морфологических структур у грызунов на примере нижней челюсти рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Arvicolinae, Rodentia) // Журн. общ. биологии. 2014. Т. 75, № 5. С. 385–393.

Anderson P.S.L., Renaud S., Rayfield E.J. Adaptive plasticity in the mouse mandible // BMC Evolutionary Biology. 2014. V. 14. P. 85–93.

Atchley W.R. Genetic and developmental aspect of variability in the mammalian mandible // The Skull / J. Hanken and B.K. Hall (eds.). Chicago: Univ. of Chicago Press, 1993. P. 207–247.

Atchley W.R., Hall B.K. A model for development and evolution of complex morphological structures // Biol. Rev. 1991. V. 66. P. 101–157.

Bookstein F.L. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. New York: Cambridge Univ. Press, 1991. 435 p.

Cheverud J.M. Developmental integration and the evolution of pleiotropy // American Zoology. 1996. V. 36. P. 44–50.

Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4. № 1. 9 p.

Klingenberg C.P., Leamy L.J., Routman E.J., Cheverud J.M. Genetic architecture of mandible shape in mice: effects of quantitative trait loci analyzed by geometric morphometrics // Genetics. 2001. V. 157. P. 785–802.

Klingenberg C.P., Mebus K., Auffray J.-C. Developmental integration in a complex structure: how distinct are modules in the mouse mandible? // Evolution and Development. 2003. V. 5. № 5. P. 522–531.

Klingenberg C.P. Developmental constraints, modules and evolvability // Variation. San Diego: Academic Press. 2005. P. 219–247.

Klingenberg C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // Molecular Ecology Resources. 2011. V. 11. P. 353–357.

Leamy L.J. Morphological integration of fluctuating asymmetry in the mouse mandible // Genetica. 1993. V. 89. P. 139–153.

Monteiro L.R., dos Reis S.F. Morphological evolution in the mandible of spiny rats, genus *Trionomys* (Rodentia: Echimydae) // J. Zool. Syst. Res. 2005. V. 43. № 4. P. 332–338.

Rohlf F.J. TpsDig2 version 2.17: SUNY at Stony Brook, 2013. (program).

Rohlf F.J., Slice D. Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of land-marks // Systematic Zoology. 1990. V. 39. № 1. P. 40–59.

Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D. et al. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier: Acad. Press, 2004. 443 p.

Динамика плотности населения обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes* L.) Свердловской области

А.М. Госьков

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: лисица, численность, плотность, динамика.

ВВЕДЕНИЕ

Изучению динамики численности традиционно уделяется значительное внимание в экологии. Поскольку динамика численности является реакцией популяции на воздействие как комплекса факторов окружающей среды, так и внутрипопуляционных взаимодействий, она является одной из важнейших популяционных характеристик.

Расположение Свердловской области в пределах Среднего и южной части Северного Урала, а также прилегающих частей Западно-Сибирской и Восточно-Европейской равнин обусловливает широкий спектр разнообразия ландшафтов. Существует несколько типов районирования Свердловской области (Колесников, 1973; Большаков и др., 2000; Капустин, 2009; Куликов и др., 2013), которые во многом сходны между собой.

В связи с продолжающимся увеличением численности лисицы в Свердловской области (Корытин, 2011) представляется важным углубленное изучение особенностей динамики численности этого вида и факторов, её определяющих. В данной работе рассматривается плотность населения лисицы. На наш взгляд, эта характеристика наиболее информативна, так как отражает не только количественные показатели, но и пространственное распределение.

Проведенные ранее исследования динамики численности лисицы на территории области выявили две большие группы районов, отличающиеся по динамике плотности населения лисицы. На севере области численность лисицы ниже, на юге — выше (Марков, Жигальский, 2013). На наш взгляд, требуется более углубленный анализ динамики плотности.

Цель работы — исследовать пространственно-временные особенности плотности населения лисицы на территории Свердловской области. Задачи: 1) проанализировать многолетнюю динамику плотности, 2) сравнить наиболее крупные группы районов между собой по характеру изменения плотности, выявить наиболее подходящую систему районирования для структуризации данных.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для данной работы были использованы материалы о численности лисицы по результатам зимних маршрутных учётов 2005–2014 гг., проведенных в охотничьих хозяйствах области государственными службами, ответственными за охрану, контроль и регулирование использования животного мира Свердловской области.

Плотность населения лисицы рассчитывалась, как отношение числа особей на 1000 га по каждому из хозяйств. Результаты пересчёта были трансформированы по формуле $y=(\ln x +1)$ с целью нормирования. Затем эти данные группировались различными способами с целью выявления наиболее выраженных пространственных особенностей: по административным районам, ботанико-географическим районам, териогеографическим районам. Предварительная группировка была необходима, так как за последние несколько лет некоторые хозяйства прекратили существование, а в некоторых местах были созданы новые хозяйства. Таким образом, были составлены матрицы данных, которые в дальнейшем были проанализированы с помощью кластерного анализа со связыванием по методу Уорда с мерой дистанции между объектами — квадрат Евклидового расстояния. При выделении групп мы использовали кластеры второго порядка. Для каждой из групп были рассчитаны средние значения плотности лисиц за каждый год наблюдений. Полученные временные ряды были сопоставлены между собой с помощью стандартных статистических критериев. Для проведения статистического анализа были использованы Statistica 10 (StatSoft Inc., 2011) и PAST 2.17c (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Первоначальная группировка по 47 административным районам позволила выделить 4 группы районов со своеобразной динамикой плотности (см. рис. 1).

Последующая группировка по ботанико-географическим и териогеографическим районам позволила выявить наиболее выраженные различия между территориями со сходной динамикой плотности согласно ботанико-географическому районированию. Результаты кластерного анализа (R=0.73) показали, что по динамике плотности в первую очередь выделяется группа, в которую входят округа подзоны предлесостепных сосново-березовых лесов и подзоны северной лесостепи. Вторую большую группу формируют округа только таёжной зоны. В ней в свою очередь выделилась группа из двух округов в северо-восточной части области (рис. 2). Полученные результаты позволяют сделать вывод, что наибольшее влияние на распределе-

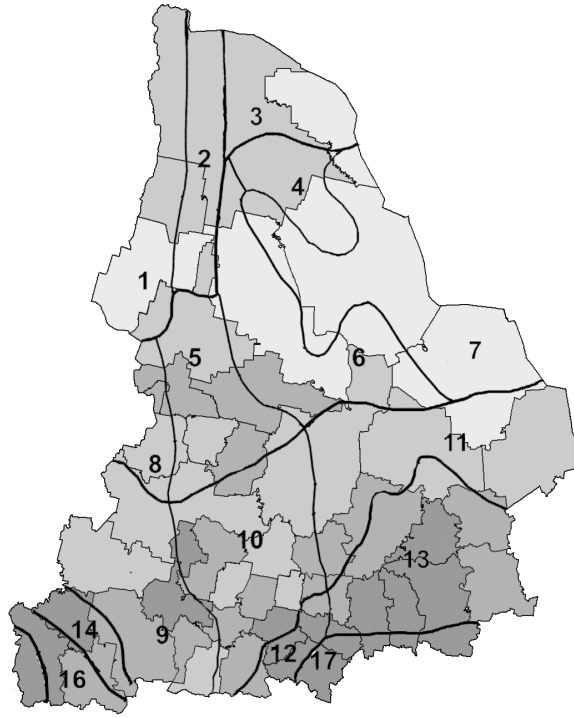


Рис. 1. Схема группировки районов Свердловской области по сходной динамике плотности населения лисицы: тёмным цветом выделены районы с более высокой плотностью населения лисицы.

Таежная (хвойно-лесная) зона: Подзона северной тайги: 1 — Конжаковский округ, 2 — Ивдельский, 3 — Верхнепелымский. Подзона средней тайги: 4 — Оусский, 5 — Нижнетагильский, 6 — Сосьвинско-Туринский, 7 — Пелымско-Тавдинский, 8 — Качканарский. Подзона южной тайги: 9 — Чусовской, 10 — Белоярский, 11 — Ницинский. Подзона предлесостепных сосново-березовых лесов: 12 — Сысертский, 13 — Пышминский. Подзона смешанных широко-лиственно-темнохвойных (подтаежных) лесов: 14 — Ачитский, 15 — Саранинский.

Лесостепная зона: Подзона северной лесостепи: 16 — Красноуфимский, 17 — Каменский.

ние и динамику численности лисицы на территории Свердловской области оказывают физико-географические условия. Также большое влияние оказывает антропогенная трансформация местообитаний, которая зачастую благоприятно воздействует на расселение лисицы (Корытин, 2011).

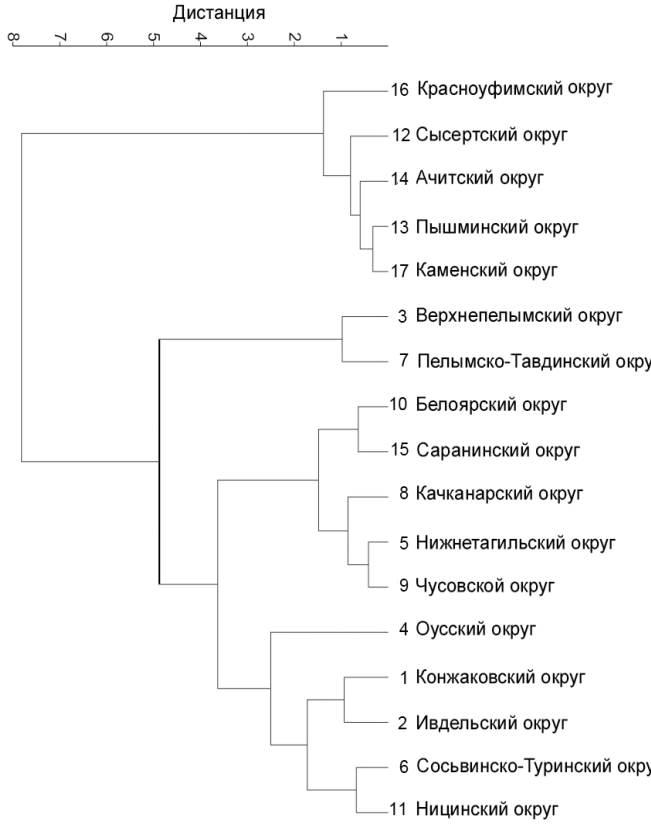


Рис. 2. Результаты кластерного анализа динамики плотности населения лисицы в округах согласно ботанико-географическому районированию (по Куликов и др., 2013).

На данном этапе нам не удалось выделить значительно обособленные группы районов со сходной динамикой численности.

Таким образом, на территории Свердловской области выделяется четыре группы районов со своеобразной динамикой плотности населения лисицы; основные различия между ними касаются количественных показателей плотности — наибольшая плотность населения лисицы характерна для предлесостепных лесов и северной лесостепи; наиболее значимые результаты дала группировка наших данных согласно ботанико-географическому районированию.

Работа выполнена в рамках программы поддержки ведущих научных школ (НШ–2840.2014.4) и программы УрО РАН (проект № 15-12-4-25).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большаков В.Н., Бердюгин К.И., Васильева И.А. и др. Млекопитающие Свердловской области. Справочник-определитель / науч. ред.: А.Г. Васильев. Екатеринбург: Екатеринбург, 2000. 240 с.

Капустин В.Г. Физико-географическое районирование Свердловской области // География и современные проблемы естественнонаучного познания: Материалы Всероссийской научно-практической конференции (Памяти доктора географических наук, профессора, почетного члена Русского Географического Общества, Василия Ивановича Прокаева) / ГОУ ВПО Урал. гос. пед. ун-т. Екатеринбург, 2009. Ч. 1. С. 11–24.

Колесников Б.П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973. 176 с.

Корытин Н.С. Изменения численности хищных млекопитающих на Среднем Урале под воздействием антропогенных факторов // Экология. 2011. № 3. С. 205–210.

Куликов П.В., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н. Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области / науч. ред.: В.А. Мухин. Екатеринбург: Гощицкий, 2013. 612 с.

Марков Н.И., Жигальский О.А. Закономерности пространственно-временной динамики населения млекопитающих восточной части Среднего Урала (Свердловская область) // Международный журнал экспериментального образования. 2013. № 10. С. 292–297.

Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4(1). 9 p. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm

Дыхательная активность плодовых тел и субстратного мицелия ксилотрофных грибов

Д.К. Диярова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: дереворазрушающие грибы, древесный дебрис, дыхательный газообмен, субстратный мицелий.

Леса являются крупнейшими наземными резервуарами биогенного углерода, депонированного преимущественно в древесине. Возвращение углерода из древесного пула лесных экосистем в атмосферный обменный пул CO_2 — процесс, контролируемый в основном дереворазрушающими грибами. Ранее уже были представлены результаты исследований по оценке влияния важнейших экологических факторов (таких как влажность и температура) на дыхательную активность древесного дебриса при его разложении трутовыми грибами в естественных условиях (Мухин и др., 2014). При этом показано, что плодовые тела дереворазрушающих грибов обладают исключительно высокой респираторной активностью (Диярова, 2011). Однако, если плодовые тела находятся в воздушной среде с постоянной концентрацией кислорода, то субстратный мицелий развивается в толще древесины, в условиях пониженного содержания кислорода и повышенной концентрации CO_2 (Соловьев, 1983). Решению вопроса о соотношении дыхательной активности субстратного мицелия и плодовых тел посвящена настоящая работа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Образцы были собраны в окрестностях Биологической станции УрФУ, расположенной в Сысертском районе Свердловской области; 56°36’5” с.ш., 61°3’24” в.д. Измерение дыхательной активности проводили сразу после сбора и подготовки образцов (фрагментов стволов длиной 15–17 см и диаметром 4–5 см без плодовых тел или с плодовыми телами, а также отделенные плодовые тела трутовых грибов). Образцы помещали в герметичные стеклянные камеры объемом 0.27 л (для плодовых тел) и 2.53 л (для субстратов) при постоянной температуре +20 °С, и с интервалом 3 ч проводили оценку содержания в камерах кислорода и диоксида углерода с использованием газоанализатора CO_2/O_2 (Россия, «Микросенсорная техника»). Содержание CO_2 в камере измеряли в об.% в диапазоне высокой (>1000 ppm) или в ppm при низкой концентрации (0–1000 ppm). Погрешность измерений ±20 ppm. Содержание O_2 определяли в едини-

цах объёмных %. В диапазоне от 0 до 5 об. % погрешность измерений ±0.2 об.%. В диапазоне свыше 5 об. % относительная погрешность составляет ±3%. По окончании опыта, образцы были высушены до абсолютно сухой массы при 105 °С. Дыхательную активность рассчитывали в мг CO_2 и O_2 на г субстрата в час. Статистическая обработка проводилась с использованием пакета STATISTICA 6.0.

Всего было проанализировано 9 видов трутовых грибов, поражающих березу (*Betula* sp.); каждый образец в трех опытных вариантах — субстрат с неотделенным плодовым телом и отделенные друг от друга субстрат и соответствующее плодовое тело гриба. Исследуемые виды — *Gloeoporus dichrous* (Fr.) Bres., *Daedaleopsis tricolor* (Bull.) Bondartsev & Singer, *Fomes fomentarius* (L.) Fr., *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst., *Hapalopilus rutilans* (Pers.) Murrill, *Lenzites betulina* (L.) Fr., *Piptoporus betulinus* (Bull.) P. Karst., *Trametes pubescens* (Schumach.) Pilát, *Trametes versicolor* (L.) Lloyd.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Показано, что плодовые тела дереворазрушающих грибов обладают более высокой дыхательной активностью (табл. 1). В среднем она в 4.7 раза выше, чем у соответствующих им субстратов. Однако обнаруженные максимальные значения не совпадают. Например, сравнительно более активное плодовое тело *F. pinicola* выделяет 0.87, тогда как субстрат — 0.06 CO_2 мг/г/час. Вероятно, это связано с тем, что при расчете дыхательной активности субстратного мицелия учитывается газометрически инертная масса разлагаемой грибами древесины.

Таблица 1. Дыхательный газообмен трутовых грибов

Вид гриба	CO_2 мг/г/час		
	субстрат + плодовое тело	субстрат	плодовое тело
Gloeoporus dichrous	0.03	0.04	0.12
Daedaleopsis tricolor	0.17	0.12	0.30
Fomes fomentarius	0.09	0.06	0.19
Fomitopsis pinicola	0.10	0.06	0.87
Hapalopilus rutilans	0.11	0.09	0.27
Lenzites betulina	0.17	0.16	0.45
Piptoporus betulinus	0.10	0.10	0.49
Trametes pubescens	0.20	0.08	0.58
Trametes versicolor	0.06	0.07	0.61
Среднее±ошибка среднего	0.11±0.01	0.09±0.01	0.43±0.05

В подтверждение этого свидетельствует факт отсутствия зависимости между конверсионной активностью древесных субстратов и плодовых тел трутовых грибов ($r = 0.05$).

Плодовые тела и субстратный мицелий, как две части единого организма с различными, но взаимосвязанными физиологическими функциями, не могут сильно различаться по их интенсивности. Исходя из этого, мы предположили, что дыхательная активность субстратного мицелия и плодовых тел — это два равно активных и физиологически взаимообусловленных процесса. Таким образом, можно попытаться рассчитать массу субстратного мицелия, основываясь на имеющихся газометрических данных. Другими словами, если принять, что единица массы субстратного мицелия дышит с такой же интенсивностью, что и единица массы плодового тела, то по объему выделенного CO_2 субстратами можно рассчитать суммарную массу субстратного мицелия.

Ранее (Мухин, Диярова, 2012) мы представляли данные о массе мицелия в древесном субстрате, однако в расчетах не был учтен объем, занимаемый плодовыми телами в экспозиционной камере. В данной работе эти характеристики учтены, что делает приведенные значения более корректными. Нами показано (табл. 2), что субстратный мицелий составляет в среднем 14–20% от массы разлагаемых грибами древесных субстратов. Масса субстратного мицелия заметно различается у разных видов ксилотрофных грибов: в 4–5 раз. Минимальная масса субстратного мицелия 69 мг/г сухой массы субстрата обнаружена у

Таблица 2. Сухая масса субстратного мицелия, рассчитанная по потреблению O_2/выделению CO_2

Вид гриба	Масса плодового тела, г	Масса субстрата, г	Масса субстратного мицелия	
			мг/г субстрата	суммарная в образце, г
Gloeoporus dichrous	1.9	77	310	24
Daedaleopsis tricolor	1.64	20.4	103	2
Fomes fomentarius	17.3	75.1	302	23
Fomitopsis pinicola	1.7	80.4	69	6
Hapalopilus rutilans	2.96	33.02	318	10.2
Lenzites betulina	0.8	34.6	352	12
Piptoporus betulinus	1.85	33	217	7
Trametes pubescens	3.8	29	183	7
Trametes versicolor	1.15	52.6	120	7
Среднее±ошибка среднего	3.7±1.72	48.3±7.81	313.8±70.72	13.0±2.33

F. pinicola, а максимальная 352 мг/г сухой массы субстрата у *L. betulina*. Причиной этого могут быть как видовые особенности ксилотрофных грибов, их физиологические особенности, так и то, что анализируемые субстраты находятся на разной стадии разложения: чем она более продвинута, тем больше масса субстратного мицелия, и наоборот. Однако выраженной связи между степенью разложения и массой мицелия пока обнаружить не удалось — коэффициент корреляции 0.31. Данные таблицы показывают также, что масса субстратного мицелия в анализируемых образцах в среднем в 5 раз превышает массу отделенных от них плодовых тел.

Конечно, представленные данные о массе субстратного мицелия нуждаются в проверке альтернативными методами, но они принципиально не расходятся с оценками, которые можно сделать на основе баланса веществ микогенного разложения древесины. Согласно ему, на создание биомассы ксилотрофные базидиомицеты расходуют не более 20% органического вещества субстратов (Степанова, Мухин, 1979).

ВЫВОДЫ

Плодовые тела обладают высокой респираторной активностью, но основной вклад в окислительную конверсию вносит субстратный мицелий.

На основании данных по дыхательному газообмену трутовых грибов и объемных характеристик запасов древесного отпада возможно дать предварительные оценки объемов эмиссии CO_2 в лесных экосистемах.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 15–04–06881).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Диярова Д.К. Дыхательная способность плодовых тел трутовых грибов // Материалы Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 50-летию первой молодежной конференции в ИЭРиЖ. Екатеринбург, 2011. С. 53–55.

Мухин В.А., Диярова Д.К. Дыхательная активность субстратного мицелия и плодовых тел дереворазрушающих грибов // Материалы VIII Международной конференции «Проблемы лесной фитопатологии и микологии». Ульяновск, 2012. С. 266–271.

Мухин В.А., Диярова Д.К., Веселкин Д.В. Факторы CO_2-эмиссионной активности древесного дебриса // Материалы Всероссийской научной конференции «Научные основы устойчивого управления лесами». М.: ЦЭПЛ РАН, 2014. С. 151–152.

Соловьев В.А. Дыхательный газообмен древесины. Л., 1983. 300 с.

Степанова Н.Т., Мухин В.А. Основы экологии дереворазрушающих грибов. М., 1979. 99 с.

Сравнительный анализ изменчивости раковин двух близкородственных видов рода *Radix* (Gastropoda: Lymnaeidae)

А.В. Жарова, М.В. Винарский
Омский государственный педагогический университет

Ключевые слова: изменчивость, многомерный анализ, границы вида, Lymnaeidae.

Благодаря высокой пластичности признаков раковины и половой системы, пресноводные моллюски семейства Lymnaeidae (прудовиковые) традиционно считаются «трудным» объектом для систематиков (Vinarski, 2013). Много споров вызывает проблема разграничения близкородственных видов в семействе (Круглов, 2005; Schniebs et al., 2011). Один из путей её решения — тщательное изучение изменчивости сравниваемых видов, включая её географическую и экофенотипическую составляющие.

В этом сообщении представлены предварительные результаты изучения конхологической изменчивости двух близкородственных видов лимнеид — *Radix auricularia* L., 1758 и *R. obliquata* Martens, 1874, которые иногда рассматриваются как синонимы (Hubendick, 1951).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сделаны промеры 291 раковины двух видов из коллекции Музея водных моллюсков при ОмГПУ. Выборки *R. auricularia* были разделены на две группы: 1 — особи из равнинных постоянных озёр; 2 — из озёр, расположенных в горных местностях. Для устранения влияния географической изменчивости выборки из равнинных местообитаний были взяты только из озер, расположенных на юге Западной Сибири. Для *R. obliquata* такого деления не производилось, потому что все выборки взяты из однотипных местообитаний (горные озера Центральной Азии). Раковины промерены с помощью штангенциркуля и окуляр-микрометра бинокулярного микроскопа МБС-10 с точностью до 0.1 мм. Использована схема промеров из монографии Н.Д. Круглова (2005). Статистическая обработка проведена с использованием алгоритмов многомерной статистики в программах STATISTICA 10.0 (Statsoft Inc., 2011) и PAST 2.0 (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Вопрос о реальности экофенотипической изменчивости у *R. auricularia* сложен и его решение отчасти зависит от субъективного фактора, а именно — от избранного метода анализа. Так, используя метод главных компонент, невозможно выявить четких различий между равнинными и горными выборками этого вида, которые формируют единое «облако» точек на скэттер-диаграмме (рис. 1). В то же время, кластерный анализ показал, что выборки из равнинных и горных озер попадают в разные кластеры дендрограммы (рис. 2), что может служить доводом в пользу реальности экофенотипической изменчивости. Расстояния Махаланобиса между популяциями, обитающими в однотипных водоемах, оказались значимо ниже ($p = 0.002$), чем расстояния между выборками из разнотипных озер. Точность компьютерной дискриминации между равнинными и горными выборками также довольно высока, хотя и не достигает 100% (таблица). В то же время, все эти различия, улавливаемые с помощью машинных методов анализа, очень тонки и не воспринимаются визуально. Не при-

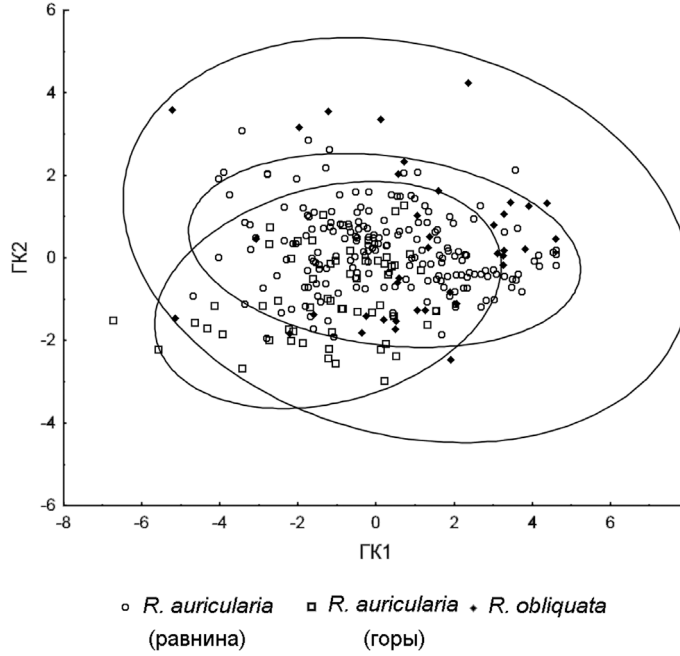


Рис. 1. Распределение особей рода Radix в пространстве первых двух главных компонент (ГК). Первая и вторая ГК в сумме объясняют 89.1% изменчивости.

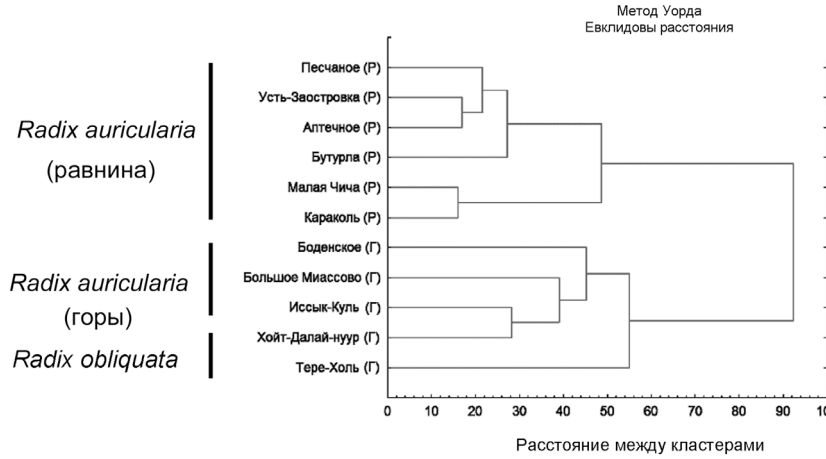


Рис. 2. Результаты кластерного анализа данных по отдельным выборкам раковин моллюсков рода Radix.

Таблица. Результаты дискриминантного анализа конхологической изменчивости

Фактическая группа	*n*	Точность дискриминации, %	Предсказанная группа		
			R. auricularia (равнина)	*R. auricularia* (горы)	*R. obliquata*
R. auricularia (равнина)	202	97.9	188	4	0
R. auricularia (горы)	58	81.0	10	47	1
R. obliquata	40	66.6	10	3	26
В среднем		90.3			

ходится говорить о наличии «горных» и «равнинных» рас этого вида, которые были бы различимы без использования алгоритмов многомерной статистики.

Объяснение этому, видимо, в том, что даже в самых крупных горных озерах имеются микробиотопы в местах, защищенных от прямого действия волн, а в крупных равнинных озерах на некоторых участках подвижность водных масс может быть сопоставима с той, что наблюдается в горах. Таким образом, экологическая изменчивость может проявляться в форме микробиотопической изменчивости, а тип водоема как таковой оказывает небольшое воздействие на морфологию раковины.

При попытке применить многомерный анализ к сравнительному изучению конхологической изменчивости двух близкородственных видов были получены следующие результаты: 1) метод главных компонент не позволяет отличить вид *R. obliquata* от вида *R. auricularia* по признакам раковины (см. рис. 1); 2) вид *R. obliquata* довольно слабо дискриминируется по признакам раковины, точность дискриминации составляет около 67% (см. таблицу); 3) все выборки *R. obliquata* кластеризуются на дендрограмме вместе с особями *R. auricularia* из горных озер (см. рис. 2) и это неудивительно, поскольку *R. obliquata* является специфическим обитателем крупных горных озер, и его раковины демонстрируют характерный «горный» фенотип.

Однако надо иметь в виду, что близкородственные виды прудовиков могут различаться не по размерам или пропорциям раковины, а по геометрии её роста (Круглов, Старобогатов, 1981). Эти различия носят качественный, а не количественный характер, и не улавливаются с помощью обычных линейных промеров, чем мы и объясняем невозможность различить изучаемые виды с помощью статистического анализа.

В пользу реальности вида *R. obliquata* говорит и зоогеографический критерий. Данный вид имеет узкий и хорошо очерченный ареал, ограниченный горными местностями Киргизии, Монголии, Тувы и некоторых других стран Центральной Азии (Круглов, 2005). Вне этого ареала раковины с такой формой завитка не встречаются, даже если условия обитания совершенно сходны.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ (гос. задание № 6.1957.2014/К).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Круглов Н.Д. Моллюски семейства прудовиков Европы и Северной Азии. Смоленск: Изд-во СГПУ, 2005. 508 с.

Круглов Н.Д., Старобогатов Я.И. Новый род лимнеид и система подрода *Omphiscola* рода *Lymnaea* (Gastropoda, Pulmonata) // Зоологический журнал. 1981. Т. 60, № 7. С. 965–972.

Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4(1). 9 p. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm

Hubendick B. Recent Lymnaeidae. Their variation, morphology, taxonomy, nomenclature and distribution // Kunglige Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, series 4. 1951. V. 3. P. 1–223.

Schniebs K., Glöer P., Vinarski M.V., Hundsdoerfer A.K. Intraspecific mophological and genetic variability in *Radix balthica* (Linnaeus 1758) (Gastropoda: Basommatophora: Lymnaeidae) with morphological comparison to other European *Radix* species // Journal of Conchology. 2011. V. 40. № 6. P. 657–678.

Vinarski M.V. One, two, or several? How many lymnaeid genera are there? // Ruthenica. 2013. V. 23. P. 41–58.

Новые данные по распространению степных видов мелких млекопитающих на юго-западе Среднего Урала в голоцене

Е.П. Изварин[1], А.В. Пономарева[2]

[1]*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург*
[2]*Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург*

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, степные виды, поздний плейстоцен, голоцен, Средний Урал.

Степные виды млекопитающих занимают важное место в современных экосистемах Урала. Они преимущественно распространены в его южной части: к югу от 55° с.ш. — на западном склоне и к югу от 56° с.ш. — на восточном (Марвин, 1969). На Среднем Урале в настоящее время они не встречаются. Только на юге Среднего Зауралья, где проходит северная граница зональной лесостепи (Долгова, 1954; Урал и Приуралье, 1968; Колесников и др., 1973; Горчаковский и др., 1994 и др.), обитают большой суслик (*Spermophilus major* Pallas, 1779) и узкочерепная полевка (*Microtus gregalis* Pallas, 1779). В позднем плейстоцене степные виды входили в состав «тундро-степного» («мамонтового»), или «гиперборейного», комплекса млекопитающих Евразии и на Урале проникали на север далеко за пределы их современного распространения (до 60°30' с.ш.), главным образом по восточному склону. Степная пищуха на Урале проникала до верховьев р. Печоры, то есть до 62° с.ш. (Смирнов, 1996). На северо-востоке Восточно-Европейской равнины степная пищуха в это время проникала еще севернее — до 63° с.ш. (местонахождение Седью-1) и почти до 65° с.ш. (грот Пижма-1) (Ponomarev et al., 2013).

Данная работа является частью комплексного исследования распространения степных видов млекопитающих Северной Евразии в позднем плейстоцене и голоцене, проводимого коллективом лаборатории палеоэкологии ИЭРиж УрО РАН (Смирнов и др., 2014). Для Среднего Урала показано, что в позднем плейстоцене степные виды мелких млекопитающих были распространены на всей территории (от 59° до 56° с.ш.), включая Предуралье и Зауралье, и наряду с тундровыми видами, являлись доминирующей группой в сообществе. В раннем голоцене они также были распространены на Среднем Урале, но значительно сократили свою численность. Большая часть степных видов исчезла с этой территории в среднем голоцене, а узко-

черепная полевка и степная пищуха обитали здесь в качестве редких видов вплоть до начала позднего голоцена (Изварин, 2014). Однако имеющихся данных по позднему голоцену недостаточно для того, чтобы точно установить время и, главное, причины исчезновения степных видов из состава сообществ Среднего Урала.

Цель работы — на основании оригинальных и литературных данных проанализировать распространение степных видов мелких млекопитающих на юго-западе Среднего Урала в голоцене.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Раскопки, камеральную обработку палеозоологического материала и подсчет долей видов проводили по стандартным методикам (Верещагин, Громов, 1953; Смирнов и др., 1986, 1990; Смирнов, Маркова, 1996).

Новый материал получен из слоя 2 грота Нижнеиргинский и слоя 3 навеса Усть-Лог-5. Описания местонахождений опубликованы ранее (Изварин, 2014). Изученные слои содержали множество остатков представителей разных отрядов млекопитающих (Insectivora, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia, Carnivora), а также немногочисленные остатки рыб, амфибий, рептилий и птиц. Среди костей и зубов насекомоядных обнаружены остатки крота (род *Talpa*), бурозубок (род *Sorex*) и ежа (род *Erinaceus*). Среди остатков зайцеобразных, помимо степной пищухи (*Ochotona pusilla*), обнаружены зубы и кости зайца (род *Lepus*). Определены до вида костные остатки степной пищухи и грызунов. Всего определено около 6000 зубов мелких млекопитающих.

Для обоих местонахождений по коллагену из смеси костей мелких млекопитающих были получены радиоуглеродные даты (табл. 1). Показано, что изученные слои сформировались в позднеголоценовое время.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Представлены новые данные по голоценовой фауне мелких млекопитающих долины реки Иргины (Красноуфимский район, Свердловская область; Суксунский район, Пермская область). Долина лежит в зоне контакта Кунгурской и Красноуфимской островных лесостепей. Здесь же проходит северо-восточный предел сплошного распространения неморальных растений: дуба черешчатого, клена остролистного, липы мелколистной, вяза, ильма, лещины обыкновенной, бересклета бородавчатого и др. (Горчаковский, 1968).

В отложениях грота Нижнеиргинский и навеса Усть-Лог-5 основное количество остатков принадлежит трем видам: водяной полевке, обыкновенному хомяку и обыкновенной полевке (табл. 2).

В обоих местонахождениях присутствуют остатки лесных, луговых и околоводных видов. Наибольшее количество остатков принадлежит видам последних двух групп — луговым и околоводным (70–80%). Кроме того, в слое 3 из Усть-Лог-5 был обнаружен один

Таблица 1. Результаты радиоуглеродного датирования отложений грота Нижнеиргинский и навеса Усть-Лог-5 по коллагену из смеси костей мелких млекопитающих

Местонахождение	Лабораторный код образца	^{14}C дата, л.н.
Грот Нижнеиргинский, слой 2 (верх)	SPb-971	795±30
Грот Нижнеиргинский, слой 2 (низ)	SPb-915	2650±70
Грот Нижнеиргинский, слой 2 (низ)	SPb-913	2579±70
Усть-Лог-5, слой 3	SPb-1240	1120±50

Таблица 2. Состав фауны и структура ископаемых сообществ мелких млекопитающих: доли видов (%) рассчитаны по максимальному количеству одноименных остатков

Таксон	Усть-Лог-5, слой 3	Нижнеиргинский, слой 2	
		верх	низ
Ochotona pusilla	–	**0.6**	–
Pteromys volans	0.8	0.6	0.6
Sciurus vulgaris	0.8	0.6	0.6
Tamias sibiricus	0.1	–	–
Sicista cf. *betulina*	2.4	8.8	11.0
Apodemus agrarius	0.5	2.2	1.2
Sylvaemus uralensis	1.0	1.7	1.7
Micromys minutus	0.1	–	–
Cricetus cricetus	8.6	22.1	26.7
Clethrionomys rufocanus	0.2	1.7	2.3
Cl. glareolus	0.8	2.2	4.1
Cl. rutilus	0.6	3.3	5.2
Cl. ex gr. *glareolus-rutilus*	0.1	0.6	0.6
Arvicola terrestris	60.4	25.4	25.0
Microtus gregalis	**0.1**	–	–
M. oeconomus	1.1	0.6	0.6
M. agrestis	1.3	3.3	3.5
M. arvalis s.l.	17.8	24.9	14.5
M. ex gr. *arvalis-agrestis*	2.8	1.7	2.3
Суммарное количество одноименных остатков (100%)	826	181	172
Общее количество остатков	4247	918	822

зуб узкочерепной полевки. В верхней части слоя 2 из грота Нижнеиргинский определен фрагмент нижней челюсти пищухи (см. табл. 2).

Узкочерепная полевка в настоящее время обитает на Среднем Урале только в его юго-восточной части (Марвин, 1969). В позднем плейстоцене и раннем голоцене этот вид в структуре сообщества являлся абсолютным доминантом, но уже к концу атлантического периода полностью исчез на севере Среднего Урала, а на юге в качестве редкого вида встречался вплоть до позднеголоценового времени (табл. 3).

Самые поздние ископаемые остатки узкочерепной полевки отмечены в отложениях грота Сухореченский (р. Уфа, Уфимское плато) возрастом около 600 лет (Смирнов и др., 1992). Также один зуб этого вида был отмечен в долине р. Серги в отложениях навеса Смотровой возрастом около 700 лет (Садыкова, 2011). В нашем случае имеется 1 первый нижний коренной зуб узкочерепной полевки. Учитывая датировку слоя (см. табл. 1), можно говорить, что и в долине р. Иргины в позднеголоценовое время этот вид также обитал. Таким образом,

Таблица 3. Распространение степных видов мелких млекопитающих на Среднем Урале в позднем плейстоцене и голоцене (приведены доли видов, усредненные по нескольким местонахождениям для каждого хроносреза)

Вид	ПЛЕЙСТОЦЕН	ГОЛОЦЕН			
	Поздне-ледниковье	Ранний	Средний		Поздний
		PB-BO	AT	SB	SA
Север Среднего Урала					
Microtus gregalis	40.4	34.8	18.0	–	–
Ochotona pusilla	1.0	4.0	0.2	–	–
Cricetulus migratorius	2.5	0.2	–	–	–
Lagurus lagurus	2.6	–	–	–	–
Spermophilus sp. (крупный)	0.3	0.2	–	–	–
Юг Среднего Урала					
Microtus gregalis	39.5	44.2	16.0	0.3	0.5
Ochotona pusilla	2.1	3.3	0.7	0.2	0.1
Cricetulus migratorius	4.2	1.3	0.3	–	–
Lagurus lagurus	17.8	4.6	0.7	–	–
Spermophilus sp. (крупный)	0.2	0.04	–	–	–
Eolagurus luteus	0.9	0.2	–	–	–
Allocricetulus eversmanni	0.2	0.2	–	–	–

Примечание. Периодизация голоцена дана согласно схеме Блитта-Сернандера (Хотинский, 1977): PB – пребореальный период; BO – бореальный; AT – атлантический; SB – суббореальный; SA – субатлантический.

наши данные подтверждают факт распространения узкочерепной полевки на юге Среднего Урала в позднем голоцене. В современной фауне района вид не отмечен. Есть сведения, что узкочерепная полевка обитала на территории Пермской области до конца XIX в. (Огнев, 1950). Кроме того, там же в конце XX в. один череп этого вида был обнаружен в погадках полевого луня (Шепель, 1992).

Распространение степной пищухи на Урале в настоящее время ограничено степной зоной (Марвин, 1969; Соколов и др., 1994; Руди, 2000). На Среднем Урале этот вид был обычен в позднем плейстоцене и голоцене, но как и узкочерепная полевка, в атлантический период голоцена исчез из фауны в северной части и продолжал отмечаться до начала позднего голоцена в качестве редкого вида в южной части. Самые поздние находки этого вида известны с юго-запада Среднего Урала и имеют возраст около 3000 лет (Смирнов и др., 1992, 1993). Обнаруженный нами фрагмент челюсти этого вида в слое 2 грота Нижнеиргинский по органолептическим характеристикам не отличается от остальных костных остатков мелких млекопитающих в слое. У нас пока нет оснований считать его возраст более древним. Можно предположить, что степная пищуха обитала на юго-западе Среднего Урала в позднеголоценовое время, что для этого вида отмечено впервые.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Почти все степные виды мелких млекопитающих исчезли в северной части Среднего Урала уже к концу позднего плейстоцена и в раннем голоцене. Узкочерепная полевка и степная пищуха обитали здесь еще в атлантический период голоцена, но уже к суббореальному периоду полностью исчезли из состава фауны. На юге Среднего Урала основная часть степных видов исчезла только в среднем голоцене, а узкочерепная полевка и степная пищуха обитали здесь в качестве редких видов вплоть до позднего голоцена. Это связано с наличием на юге Среднего Урала внутри зоны смешанных хвойно-широколиственных лесов обширных открытых пространств Кунгурско-Красноуфимской островной лесостепи.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 14–04–00120) и программы «Живая природа» Президиума УрО РАН проект № 15–12–4–8.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Верещагин Н.К., Громов И.М. Сбор остатков высших позвоночных четвертичного периода. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 39 с.

Горчаковский П.Л. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала. Тр. ИЭРиЖ УФАН СССР. Вып. 59. Свердловск, 1968. 208 с.

Горчаковский П.Л., Шурова Е.А., Князев М.С. и др. Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М.: Наука, 1994. 525 с.

Долгова Л.С. Почвы зауральской лесостепи в пределах восточных районов Свердловской области // Почвенно-географические исследования на Урале. Тр. Почв. института им. В.В. Докучаева. Т. 43. М.: Изд. АН СССР, 1954. С. 199–289.

Изварин Е.П. К распространению степных видов мелких растительноядных млекопитающих на Среднем Урале в позднем плейстоцене и голоцене // Экология: популяция, вид, среда: Материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Изд-во «Гощицкий», 2014. С. 59–62

Колесников Б.П., Зубарева Р.С., Смолоногов Е.П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973. 176 с.

Марвин М.Я. Фауна наземных позвоночных животных Урала. Вып. 1: Млекопитающие. Свердловск: Урал. гос. ун-т, 1969. 156 с.

Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны. Т.VII. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 706 с.

Руди В.Н. Фауна млекопитающих Южного Урала. Оренбург: Изд-во ОГПУ, 2000. 207 с.

Садыкова Н.О. Изучение динамики сообществ грызунов на основе субфоссильного материала (на примере серии зоогенных скоплений в таежных районах Северного и Среднего Урала). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 2011. 20 с.

Смирнов Н.Г. Мелкие млекопитающие Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: Наука, 1993. 64 с.

Смирнов Н.Г. Разнообразие мелких млекопитающих Северного Урала в позднем плейстоцене и голоцене // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала: Сб. научных трудов. Екатеринбург: Екатеринбург, 1996. С. 39–83.

Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Бородин А.В. Плейстоценовые грызуны севера Западной Сибири. М.: Наука, 1986. 144 с.

Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Косинцев П.А. и др. Историческая экология животных гор южного Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 248 с.

Смирнов Н.Г., Ерохин Н.Г., Быкова Г.В. и др. Грот Сухореченский — памятник истории природы и культуры в Красноуфимской лесостепи // История современной фауны Южного Урала: Сб. научных тр. Свердловск: УрО РАН, 1992. С. 20–44.

Смирнов Н.Г., Маркова А.К. Методические вопросы оценки таксономического разнообразия млекопитающих на основе остеологических сборов // Материалы и исследования по истории современной фауны Урала: Сб. научных трудов. Екатеринбург: Екатеринбург, 1996. С. 3–16.

Смирнов Н.Г., Косинцев П.А., Кузьмина Е.А. и др. Экология четвертичных млекопитающих на Урале // Экология. 2014. № 6. С. 403–409.

Соколов В.Е., Иваницкая Е.Ю., Груздев В.В. и др. Млекопитающие России и сопредельных регионов: Зайцеобразные. М.: Наука, 1994. 272 с.

Урал и Приуралье. М.: Наука, 1968. 462 с.

Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии. М.: Наука, 1977. 200 с.

Шепель А.И. Хищные птицы и совы Пермского Прикамья. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1992. 296 с.

Ponomarev D., Puzachenko A., Bachura O. et al. Mammal fauna during the Late Pleistocene and Holocene in the far northeast of Europe // Boreas. 2013. V. 42. P. 779–797.

Видовая диагностика корсака (*Vulpes corsac* L.) и обыкновенной лисицы (*V. vulpes* L.) по альвеолам и изолированным щечным зубам

А.В. Кисагулов, А.М. Субботин
Институт криосферы Земли СО РАН, г. Тюмень

Ключевые слова: видовая диагностика, зубы, морфометрия, лисица, корсак.

ВВЕДЕНИЕ

Основным источником материала для изучения развития фауны, как во временном, так и в пространственном аспекте, являются костные остатки. Их видовая диагностика в подобных исследованиях часто становится ключевой проблемой. Очень редко скелеты животных сохраняются полностью. Гораздо чаще кости разрушены, иногда до такой степени, что невозможно диагностировать видовую принадлежность. Зубы же зачастую сохраняются в целом состоянии, но близкородственные сходные по размерам виды диагностировать очень затруднительно. Одними из таких видов являются корсак (*Vulpes corsac* L.) и лисица (*V. vulpes* L.). В настоящее время ареал корсака полностью входит в границы ареала лисицы. Поэтому определение видовой принадлежности зубов и фрагментов челюстей особенно актуально для южной части ареала лисицы. На настоящий момент для определения видов рода *Vulpes* используются параметры черепа и челюстей в целом (Новиков, 1956; Аристов, Барышников, 2001). Данных по видовой диагностике корсака и лисицы по размерам альвеол и изолированных зубов нет.

Цель исследования — оценка возможности использования альвеол и изолированных щечных зубов (P1–4, M1–2, p1–4, m1–3) для видовой диагностики корсака и лисицы. В ходе работы были поставлены следующие задачи: 1) определить пределы изменчивости длины и ширины коронок щечных зубов корсака и лисицы; 2) определить пределы изменчивости длины альвеол щечных зубов корсака и лисицы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работу были включены черепа и челюсти корсаков и лисиц из коллекций Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург) и Зоологического института РАН (г. Санкт-

Петербург). Попеременно измерялись альвеолы и зубы на одной из сторон (правой или левой) верхней челюсти и соответствующие им альвеолы и зубы нижней челюсти с этой же стороны. Измерялись только целые щечные зубы, без аномалий. Всего измерено 879 зубов и 1022 альвеол корсака и 3126 зубов и 3398 альвеол лисицы. Для анализа различий размерных характеристик зубов и альвеол использовали критерий Стьюдента для независимых выборок. Статистический анализ данных был выполнен при помощи программы Statistica 8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ данных показал, что размеры (длина и ширина) всех зубов лисицы значимо больше соответствующих размеров зубов корсака (табл. 1, 2; рис. 1, 2). Чтобы оценить возможности диагностики челюсти без зубов, нами были измерены длины альвеол зубов корсака и лисицы (рис. 3).

Анализ показал, что длина альвеол всех зубов корсака значимо меньше длины альвеол зубов лисицы (табл. 3). Однако размеры альвеол премоляров изучаемых видов имеют существенную зону перекрытия, тогда как в зону перекрытия размеров альвеол моляров попадают лишь единичные зубы (рис. 3), поэтому идентифицировать корсака и лисицу по размерам альвеол моляров легче, чем по альвеолам

Таблица 1. Длина зубов корсака и лисицы

№ зуба	Корсак			Лисица			t (p<0.01)
	n	M±m	lim	n	M±m	lim	
P1	58	4.21±0.05	3.08–4.98	217	4.87±0.03	3.99–6.29	11.07
P2	68	7.08±0.04	6.5–8.04	236	8.78±0.04	7.18–10.71	20.72
P3	71	7.65±0.04	2.36–3.38	241	9.42±0.05	7.56–11.41	20.25
P4	77	11.33±0.05	10.51–12.46	265	13.62±0.05	11.65–15.92	23.11
M1	78	7.1±0.04	6.27–8.07	270	9.8±0.03	8.17–11.33	42.27
M2	73	4.21±0.03	5.03–6.92	267	5.54±0.03	4.29–7.68	24.02
p1	62	3.43±0.04	2.89–4.01	219	4.02±0.025	3.22–5.32	11.35
p2	68	6.63±0.04	5.79–7.56	241	8.42±0.04	6.78–10.10	23.79
p3	74	7.45±0.04	6.6–8.49	243	9.17±0.04	7.74–10.98	23.44
p4	76	8.12±0.04	7.43–9.28	252	9.67±0.04	8.05–11.39	20.78
m1	76	12.43±0.06	11.25–14.14	246	15.51±0.06	13.42–18.22	28.94
m2	72	5.4±0.03	4.75–6.02	238	7.18±0.03	6.02–8.91	30.87
m3	37	2.47±0.04	1.95–3.16	185	3.45±0.03	2.51–4.98	14.09

Таблица 2. Ширина зубов корсака и лисицы

№ зуба	Корсак			Лисица			*t* (p<0.01)
	n	M±m	lim	*n*	M±m	lim	
P1	58	2.23±0.01	1.92–2.49	217	2.86±0.02	2.3–3.57	18.74
P2	68	2.54±0.02	2.19–2.85	236	3.26±0.02	2.58–4.44	18.83
P3	71	2.77±0.02	2.36–3.38	241	3.48±0.02	2.43–4.82	15.8
P4	77	5.16±0.04	4.26–6.02	265	6.89±0.04	5.1–8.62	23.7
M1	78	8.4±0.04	7.22–9.4	270	11.4±0.04	9.38–13.13	40.59
M2	73	5.71±0.04	5.03–6.92	267	7.6±0.03	6.14–9.17	27.5
p1	62	2.16±0.01	1.9–2.4	219	2.64±0.015	2.2–3.38	15.79
p2	68	2.61±0.015	2.36–2.91	241	3.28±0.02	2.6–4.09	18.83
p3	74	2.72±0.015	2.43–3	243	3.4±0.02	2.66–4.29	18.27
p4	76	3.33±0.02	3.01–3.89	252	4.16±0.02	3.28–5.12	19.21
m1	76	4.6±0.03	4.12–5.22	246	6.05±0.03	4.76–7.2	30.33
m2	72	3.91±0.03	3.17–4.66	238	5.4±0.03	4.44–6.87	30.04
m3	37	2.22±0.03	1.9–2.66	185	3.09±0.02	2.39–3.85	17.94

Таблица 3. Длина альвеол зубов корсака и лисицы

№ зуба	Корсак			Лисица			*t* (*p*<0.01)
	n	M±m	lim	*n*	M±m	lim	
P1	80	4.03±0.04	3.35–5.11	268	4.95	3.14–6.44	9.29
P2	80	6.99±0.05	5.58–8.41	271	8.82	6.25–10.95	15.13
P3	80	7.36±0.04	6.61–8.49	268	8.94±0.05	6.65–11.34	15.8
P4	79	10.24±0.06	9.14–11.63	272	12.75	12.03–15.14	16.38
M1	76	5.83±0.04	5.12–6.66	266	8.02±0.04	6.26–9.75	31.09
M2	76	3.1±0.03	2.57–3.82	266	4.4±0.03	3.13–6.4	22.17
p1	79	3.28±0.04	2.58–4.13	249	3.75±0.03	2.5–5.08	8.15
p2	79	6.55±0.04	5.75–7.46	256	8.2±0.05	6.23–10.12	18.54
p3	80	7.52±0.04	6.5–8.46	257	8.86±0.05	6.6–10.78	14.98
p4	80	7.79±0.04	6.98–8.68	259	8.97±0.05	7–10.65	13.34
m1	79	11.96±0.06	10.69–13.44	260	14.92±0.06	12.79–17.41	26.7
m2	80	5.1±0.03	4.44–5.82	252	6.73±0.03	5.38–8.04	25.86
m3	74	1.97±0.03	1.38–2.56	254	2.8±0.02	2.03–3.78	17.78

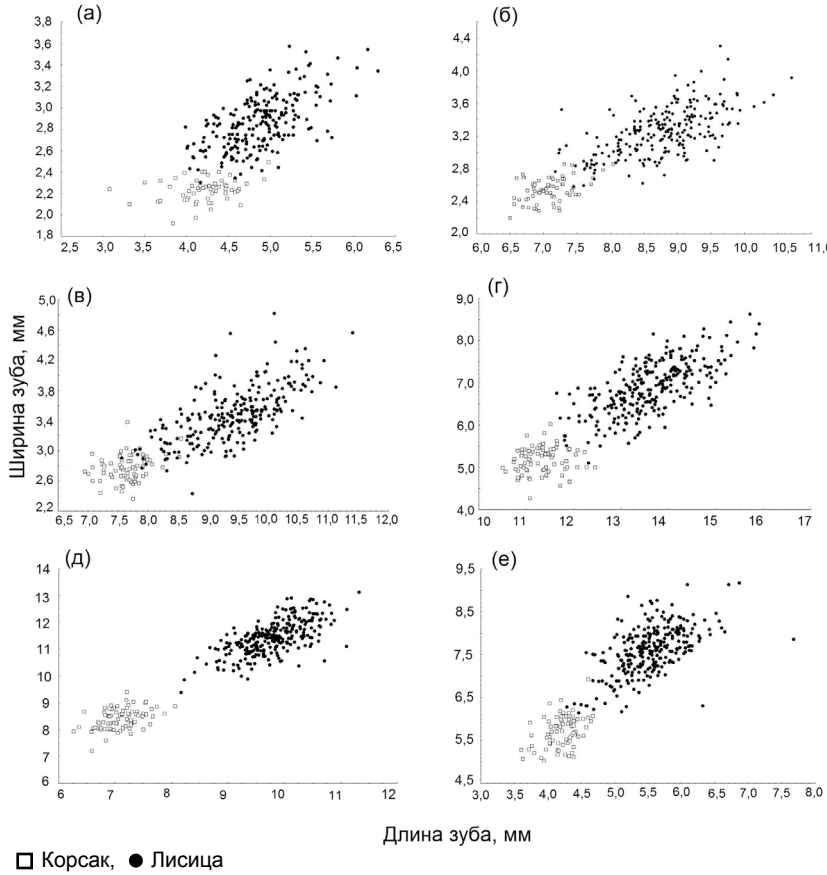


Рис. 1. Размерные характеристики зубов верхней челюсти корсака и лисицы: а — первый премоляр, б — второй премоляр, в — третий премоляр, г — четвертый премоляр, д — первый моляр, е — второй моляр.

премоляров. Следовательно, наиболее надежной характеристикой для видовой диагностики корсака и лисицы являются размеры альвеол моляров.

ВЫВОДЫ

Таким образом, размеры щечных зубов корсака и лисицы, а также части альвеол, могут быть использованы для видовой диагностики. Моляры и альвеолы моляров в большей степени пригодны для видовой диагностики корсака и лисицы.

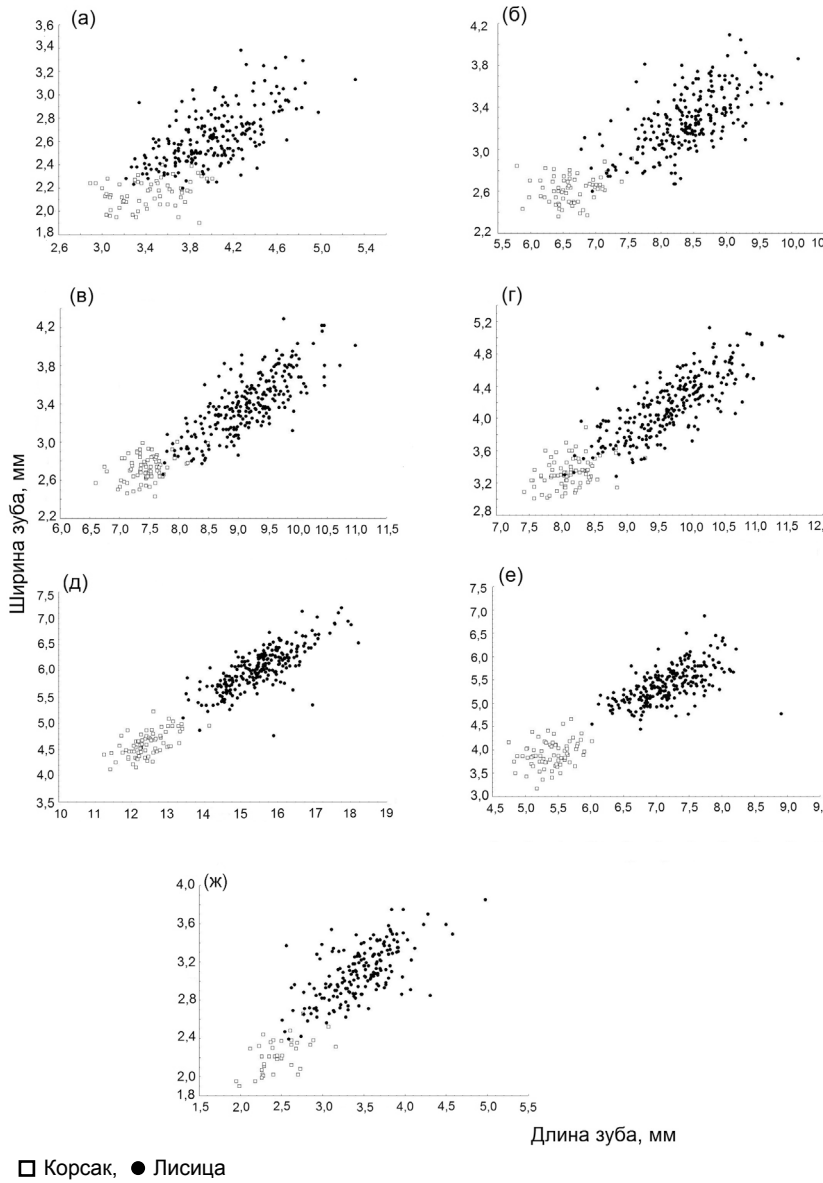


Рис. 2. Размерные характеристики зубов нижней челюсти корсака и лисицы: а — первый премоляр, б — второй премоляр, в — третий премоляр, г — четвертый премоляр, д — первый моляр, е — второй моляр, ж — третий моляр.

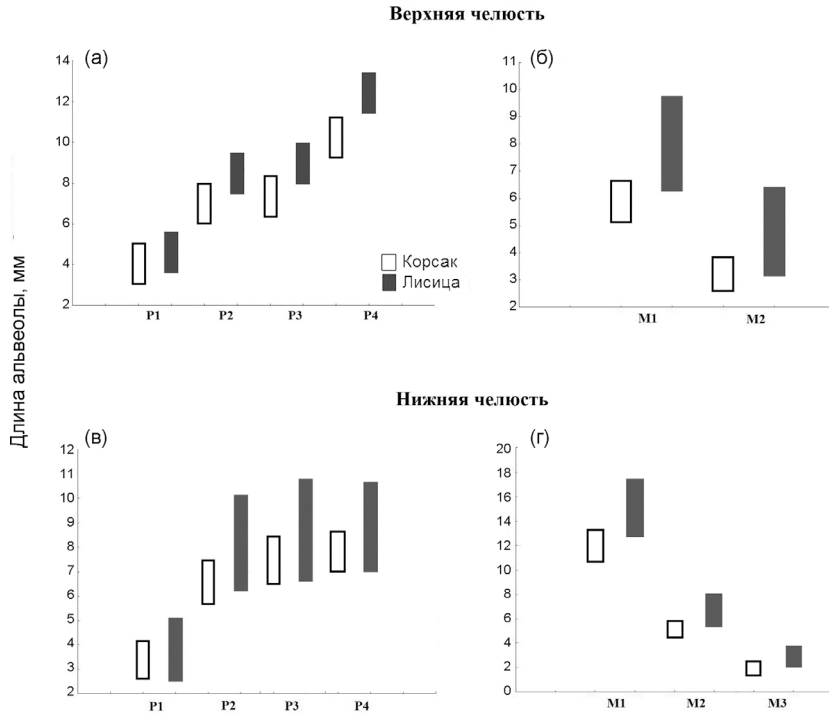


Рис. 3. Диапазоны изменчивости длины альвеол зубов корсака и лисицы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аристов А.А., Барышников Г.Ф. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие // Определители по фауне России, издаваемые Зоологическим институтом РАН, Вып. 169. СПб., 2001. 560 с.

Новиков Г.А. Хищные млекопитающие фауны СССР // Издательство АН СССР: М.–Л., 1956. 295 с.

Регистрирующие структуры нижних коренных зубов обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus* Pall. (Rodentia, Arvicolinae)

Т.О. Колесникова[1], Н.В. Синева[2]

[1]*Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург*

[2]*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург*

Ключевые слова: возраст, коренные зубы, обыкновенная слепушонка, регистрирующие структуры.

Регистрирующие структуры животных (раковины моллюсков, чешуя, отолиты и кости рыб, кости амфибий, рептилий и млекопитающих, дентин и цемент зубов, а также роговое вещество когтей и рогов некоторых млекопитающих и т.п.) давно используются в работах как отечественных, так и зарубежных исследователей. Их изучение позволяет оценить некоторые параметры истории жизни особи (например, сезон рождения и сезон гибели, возраст в момент гибели, темп роста и возраст полового созревания и др.). У млекопитающих регистрирующие структуры в первую очередь широко применяются для определения возраста животных. Детальное описание методики приводится в книге Г.А. Клевезаль для 75 видов из 10 отрядов млекопитающих, в том числе и грызунов (1988). Обыкновенная слепушонка в их число не входит.

Биология и экология обыкновенной слепушонки Уральского региона довольно хорошо изучена благодаря многолетним исследованиям Н.Г. Евдокимова (2001). Им разработана методика определения возраста по длине корней первого правого нижнего коренного зуба (Евдокимов, 1997). В работе выделено семь возрастных групп; самые старые зверьки, которые встречались в природе, достигали 6-летнего возраста. Большая продолжительность жизни обыкновенной слепушонки и возможная зимняя спячка с большой долей вероятности могут находить отражение в слоистых структурах кости и зубов животных. Цель работы — обнаружить регистрирующие структуры в костной ткани и зубах обыкновенной слепушонки и оценить возможность их использования для определения возраста животных. Для достижения поставленной цели были решены следующие задачи: 1) разработать методику приготовления срезов и гистологических препаратов нижней челюсти и коренных зубов слепушонки; 2) выявить основные закономерности формирования ростовых слоев в костной ткани нижней челюсти, дентине и цементе коренных зубов

обыкновенной слепушонки; 3) соотнести количество линий прироста в цементе коренных зубов с длиной корней и возрастной группой, согласно методике Н.Г. Евдокимова (1997).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследованы правая ветвь нижней челюсти и нижние коренные зубы 20 экз. слепушонок, пойманных в Гайском районе Оренбургской области в мае 2004 г. Материал помещали в 5% раствор азотной кислоты на сутки, затем тщательно промывали в проточной воде. На замораживающем микротоме получали срезы толщиной 20 мкм, которые окрашивали гематоксилином Караци в течение 12–15 минут. Окрашенные срезы последовательно проводили через растворы глицерина с концентрацией 25, 50 и 75%, а затем заключали в чистый глицерин под покровное стекло и исследовали под микроскопом при увеличении ×40.

Подсчет ростовых слоев проводили в цементе нижнего коренного зуба. Определение возраста проводили по методике, разработанной Н.Г. Евдокимовым (1997). Измерения проводили под бинокуляром МБС-10. Длину корней измеряли мерной линейкой окуляр-микрометра (от выемки в коронке зуба до самой выступающей части одного из двух корней), что соответствует действительным размерам корней в миллиметрах. Возраст определяли согласно таблице в зависимости от месяца отлова.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В работах М.Н. Мейер на малом суслике (1957), а также Г.А. Клевезаль и С.Е. Клейненберг (1967) на разных видах млекопитающих показано, что в периостальной зоне нижней челюсти у животных известного возраста обнаруживаются четкие годовые линии и доказано, что эти линии склеивания формируются зимой. Такие же линии склеивания обнаружены для короткоживущих мышевидных грызунов, например, *Apodemus agrarius* (Клевезаль, 1988). В течение года в периостальной зоне кости образуется один слой костной ткани и одна линия склеивания, которая представляет собой период задержки роста кости. У обыкновенной слепушонки линий склеивания в периостальной зоне нижней челюсти не обнаружено. При сравнении структуры кости взрослых животных и сеголеток выявлены четкие различия в микроструктуре костной ткани.

При исследовании гистологических препаратов коренных зубов слепушонки выявлена четкая граница между дентином и цементом. Данные структуры имеют различия в степени окрашивания и хорошо дифференцируются при микроскопировании. В дентине коренных зубов обыкновенной слепушонки ростовые слои не обнаружены, тогда как в цементе первого и второго нижних коренных зубов имеются

четкие линии прироста. Нижний зубной ряд у обыкновенной слепушонки представлен тремя молярами. В третьем моляре нижней челюсти ни ростовых слоев, ни линий прироста не обнаружено. Во втором нижнем моляре количество линий прироста оказалось меньше, чем в первом моляре. Дальнейшее исследование проводили по первому коренному зубу нижней челюсти.

У сеголеток в структуре моляров можно выделить дентин и небольшой слой цемента. Закладка возрастных линий происходит по мере роста корня и может быть четко прослежена в области межкорневой цементной подушки. В данной зоне линии прироста наиболее информативны. У животных второй возрастной группы (таблица) появляется одна линия прироста в цементе в зоне межкорневой подушки. Формирование этой линии может быть связано как с увеличением длины корня, так и со сменой режима питания, а так же, возможно, с состоянием спячки и последующим возобновлением роста животного. На внешней стороне корней зубов также выявляются линии прироста, которые могут служить дополнительным источником информации о возрасте животных.

У зверьков третьей возрастной группы с длиной корней 1.5 мм отмечается наличие двух линий. В некоторых участках корня одна или все линии раздваиваются, но при этом они не отражают количество прожитых лет, и, скорее всего, связаны с условиями конкретного года. При изготовлении поперечных срезов корней нижнего коренного зуба обнаружены линии в дентине. Ввиду того, что они проявляются не у всех животных, они также не могут служить достоверными маркерами возраста. Чем старше становится животное, тем больше и тоньше корень первого нижнего моляра, а цемент с возрастом теряет первоначальную прочность. Однако тенденция к увеличению количества линий прироста сохраняется. У животных четвертой возрастной группы наблюдается три линии прироста. В популяциях обыкновенной слепушонки животные старших возрастных групп встречаются редко. В мае у животных пятой возрастной группы длина корней составляет 2.6 мм, а коронка либо маленькая, либо почти полностью отсутствует.

Таблица. Соотношение длины корней и количества линий прироста в цементе m1 у животных разных возрастных групп

Возрастная группа	Длина корней, мм	Число линий в цементе m1
1	0.3	0
2	0.5—0.6	1
3	1.5—1.7	2
4	2.1—2.2	2–3
5	2.6	4

В цементе появляется много разветвляющихся линий, однако при наложении нескольких срезов можно выделить четыре линии.

ВЫВОДЫ

В костной ткани нижней челюсти обыкновенной слепушонки не были обнаружены какие-либо структуры, похожие на линии склеивания, которые появляются у грызунов в результате изменения темпов роста в зимний период. Следовательно, нижняя челюсть не может рассматриваться как регистрирующая структура.

Из трех коренных зубов нижнего ряда в самом маленьком (m3) линий прироста не обнаружено. Во втором и первом зубах линии прироста обнаружены в цементе и не обнаружены в дентине. Однако в цементе m2 их оказалось меньше, чем в цементе m1.

Количество линий прироста в цементе m1 увеличивалось с увеличением длины корня и в большинстве случаев соответствовало возрасту животных по методике Н.Г. Евдокимова (1997). Следовательно, в Уральском регионе при необходимости данная методика может применяться для определения возраста обыкновенной слепушонки. Однако только долговременный эксперимент по мечению животных в природе с последующим их изъятием позволит установить точный возраст зверьков и проверить погрешность данных методик при определении возраста обыкновенной слепушонки.

Мы глубоко благодарны сотрудникам ИЭРиЖ УрО РАН к.б.н. Ю.А. Давыдовой и к.б.н. Д.В. Нестерковой за помощь в оцифровке гистологических препаратов и обсуждении полученных изображений, а также заведующему АФЛ кафедры ФЧЖ УрФУ С.Л. Хацко.

Работа выполнена при поддержке Программы УрО РАН (проект № 15–12–4–25).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Евдокимов Н.Г. Динамика популяционной структуры обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) // Экология. 1997. №2. С.108–114.

Евдокимов Н.Г. Популяционная экология обыкновенной слепушонки. Екатеринбург: Екатеринбург, 2001. 144 с.

Клевезаль Г.А. Регистрирующие стуктуры млекопитающих в зоологических исследованиях. М.: Наука, 1988. 285 с.

Клевезаль Г.А., Клейненберг С.Е. Определение возраста млекопитающих (по слоистым структурам зубов и кости) М.: Наука, 1967. 144 с.

Мейер М.Н. О возрастной изменчивости суслика (*Citellus pygmaeus*) // Зоол. журн. 1957. Т. 36, Вып. 9. С. 1393–1402.

Микориза, тёмные септированные эндофиты, корневые волоски и морковoвидные корни у осок Урала

М.А. Конопленко

Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург

Ключевые слова: Carex, арбускулярная микориза, корневые волоски, морковoвидные корни, тёмные септированные эндофиты.

ВВЕДЕНИЕ

Почвенное питание — ключевой физиологический процесс, обеспечивающий жизнедеятельность растений. Считается, что поглощение элементов минерального питания из почвенного раствора путём пассивной диффузии неэффективно. Поэтому неудивительно, что у растений существуют разнообразные специальные структуры — модификации корней, которые используются для оптимизации почвенного питания.

Большинство видов растений используют для почвенного питания микоризу. Микоризы разных типов образуют 80% видов и 92% семейств сосудистых растений (Селиванов, 1981; Wang, Qiu, 2006). Однако существуют виды и семейства, для которых слабое развитие микоризы или её отсутствие является обычным. К безмикоризным и слабомикоризным относятся, соответственно, 20% видов и 8% семейств сосудистых растений. В качестве примера обычно указываются семейства Brassicaceae, Chenopodiaceae, Polygonaceae, Cyperaceae. Безмикоризное состояние большинства представителей этих семейств удивительно, поскольку они широко распространены и являются постоянными компонентами растительных сообществ.

В связи с существованием безмикоризных растений возникают закономерные вопросы. Какие приспособления эти растения используют для осуществления почвенного питания? Если большинство растений осуществляют почвенное питание путём формирования микоризных ассоциаций, то, вероятно, у безмикоризных растений могут быть другие структуры, выполняющие сходные функции? Если это так, то какие физиологические и экологические особенности почвенного питания сопряжены с формированием подобных структур по сравнению с микотрофией? Однозначных ответов на эти вопросы не существует.

Для данной работы модельной группой послужили виды рода *Carex* L. (Cyperaceae). Такой выбор не случаен. Осоки широко распространены. В мире существует около 2 тыс. видов, из них на территории России и сопредельных государств — около 450 видов (Егорова, 1999). Хотя традиционно осоки считались безмикоризными, сведения о нахождении у осок микоризы постоянно публикуются (Веселкин и др., 2014). Также известно о существовании у осок минимум четырёх, помимо микоризы, структур, которые с высокой вероятностью могут использоваться для почвенного питания. Это тёмные септированные эндофиты (dark septate endophytes) (Haselwandter, Read, 1982), типичные и выпуклые (bulbous root hairs) (Miller et al., 1999) корневые волоски и морковoвидные корни (dauciform roots) (Селиванов и др., 1966; Davies et al., 1973).

Из этих пяти указываемых для осок модификаций корней или корневых структур относительно хорошо изучена только микориза, точнее, один из её типов — арбускулярная. Другие структуры изучены слабо, особенно на территории России. В большинстве опубликованных работ упомянутые структуры исследовались по-отдельности, реже — вместе с ещё одной какой-либо структурой. Нам не удалось обнаружить упоминаний о комплексном изучении всех пяти структур у одних и тех же видов.

Цель работы — исследовать распространённость у 37 видов уральских осок корневых структур, которые могут быть использованы для осуществления почвенного питания — арбускулярной микоризы, тёмных септированных эндофитов, типичных и выпуклых корневых волосков и морковoвидных корней.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Анализируемые особи осок собраны в 2012–2014 гг. в четырёх географических точках Уральской горной страны. Десять видов (*Carex bohemica*, *C. buxbaumii*, *C. digitata*, *C. elata* ssp. *omskiana*, *C. elongata*, *C. obtusata*, *C. panicea*, *C. pseudocyperus*, *C. rhizina*, *C. secalina*) собраны в Ильменском государственном заповеднике (55°00′ с.ш. 60°09′ в.д.; подзона предлесостепных сосново-берёзовых лесов). Десять видов (*C. acuta*, *C. atherodes*, *C. juncella*, *C. leporina*, *C. montana*, *C. pallescens*, *C. praecox*, *C. rostrata*, *C. supina*, *C. vesicaria*) собраны в окрестностях биологической станции Уральского федерального университета, расположенной в 30 км от г. Екатеринбурга и в 2 км от г. Двуреченска Свердловской обл. (56°36′ с.ш., 61°03′ в.д.; подзона предлесостепных сосново-берёзовых лесов). Восемь видов (*C. appropinquata*, *C. canescens*, *C. caryophyllea*, *C. cespitosa*, *C. loliacea*, *C. magellanica* ssp. *irrigua*, *C. rhynchophysa*, *C. vaginata*) собраны в окрестностях г. Туринска Свердловской обл. (58°03′ с.ш., 63°41′ в.д.; подзона южной

тайги). Восемь видов (*C. aquatilis* ssp. *aquatilis*, *C. aquatilis* ssp. *stans*, *C. bigelowii* ssp. *arctisibirica*, *C. cespitosa*, *C. chordorrhiza*, *C. globularis*, *C. lapponica*, *C. limosa*, *C. rotundata*) собраны в окрестностях г. Лабытнанги Ямало-Ненецкого авт. окр. (66°39′ с.ш., 66°24′ в.д.; лесотундровая зона). Дополнительно проанализированы особи *C. arnellii* из Алапаевского района Свердловской обл. и *C. tomentosa* из Кизильского района Челябинской обл. Правильность идентификации видов подтверждена П.В. Куликовым. Названия видов приводятся по Т.В. Егоровой (1999).

Корневые системы растений извлекали вместе с окружающей почвой, не отделяя от надземных частей растений. После этого корни аккуратно отмывали от почвы и корней других растений. Корневые системы и надземные органы, имеющие диагностическое значение, гербаризировали. У большинства видов исследовано по пять особей. У *C. elata* и *C. juncella* удалось изучить по одной, а у *C. arnellii* и *C. bigelowii* — по четыре особи. У *C. aquatilis* изучено 10 особей, относящихся к двум подвидам. Всего исследовано 180 особей.

Встречаемость арбускулярной микоризы оценивали микроскопически (Leica DM 5000B) по стандартной методике на 100 полях зрения для каждой особи (Крюгер, 1959; Селиванов, 1981). Встречаемость тёмных септированных эндофитов оценивали на тех же корнях и препаратах, на которых изучали арбускулярную микоризу с использованием аналогичного способа оценки встречаемости. Всего просмотрено 18 тыс. полей зрения. Встречаемость типичных и выпуклых корневых волосков, а также морковoвидных корней оценивали на нативных корнях, то есть не на тех, у которых изучалась микориза и тёмные септированные эндофиты. Наличие или отсутствие корневых волосков оценено на девяти тыс. участках корней.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Арбускулярная микориза обнаружена у 10 видов (27%; таблица). О наличии микоризы судили по присутствию характерных структур — арбускул или везикул. Найденное соотношение 10 микоризных видов к 27 немикоризным ожидаемо, поскольку на основе анализа опубликованных данных установлено, что вероятность обнаружить у осок микоризу при единичном исследовании составляет 24% (Веселкин и др., 2014). Строение микоризы у осок соответствует *Arum*-типу арбускулярной микоризы, который характеризуется распространением гиф по межклетникам коры корня, а проникая в клетки коры, гифы обильно ветвятся и образуют типичную арбускулу (Brundrett, 1991). Морфологически микориза осок существенно не отличается от арбускулярной микоризы других растений. По нашим наблюдениям, даже микоризные виды осок следует считать слабомикоризными,

Таблица. Наличие (+) или отсутствие (–) анализируемых структур у осок

Виды	Арбускулярная микориза	Темные септированные эндофиты	Корневые волоски		Моркововидные корни
			выпуклые	типичные	
C. acuta L.	+	+	+	+	–
C. appropinquata Schum.	–	–	+	+	–
C. aquatilis Wahlenb.	–	+	+	+	–
C. arnellii Christ	–	–	–	+	–
C. atherodes Spreng.	–	+	+	+	–
C. bigelowii Torr. ex Schwein.	–	+	+	+	–
C. bohemica Schreb.	+	+	+	+	–
C. buxbaumii Wahlenb.	+	+	+	+	+
C. canescens L.	–	+	–	+	–
C. caryophyllea Latourr.	+	+	–	+	+
C. cespitosa L.	–	+	+	+	–
C. chordorrhiza Ehrh. ex L. f.	–	+	–	+	–
C. digitata L.	–	+	–	+	–
C. elata All.	–	+	+	+	–
C. elongata L.	–	+	–	+	–
C. globularis L.	–	–	–	+	–
C. juncella (Fries) Th. Fries	–	+	+	+	–
C. lapponica O. Lang	–	–	–	+	–
C. leporina L.	+	–	–	+	–
C. limosa L.	–	+	+	+	–
C. loliacea L.	–	+	–	+	–
C. magellanica Lam.	–	–	+	+	–
C. montana L.	–	+	–	+	+
C. obtusata Liljebl.	–	+	–	+	–
C. pallescens L.	–	+	–	+	+
C. panicea L.	–	+	–	+	+
C. praecox Schreb.	–	+	–	+	–
C. pseudocyperus L.	+	+	+	+	–
C. rhizina Blytt ex Lindblom	–	+	–	+	+
C. rhynchophysa C. A. Mey.	+	+	+	+	–
C. rostrata Stokes	–	+	+	+	–
C. rotundata Wahlenb.	+	+	+	+	+
C. secalina Willd. ex Wehlenb.	–	–	–	+	–
C. supina Willd. ex Wahlenb.	+	+	–	+	+
C. tomentosa L.	+	+	–	+	+
C. vaginata Tausch	–	+	–	+	–
C. vesicaria L.	–	+	+	+	–

так как обычно встречаемость арбускул, везикул и гиф грибов в их корнях была низкой.

Тёмные септированные эндофиты встречены у 30 видов (81%). Таким образом, эти симбионты, по нашей оценке, встречаются у осок значительно чаще арбусклярно-микоризных грибов. Морфологически они представлены на поверхности или внутри корней тёмными гифами, разделёнными перегородками, и микорсклероциями.

Типичные (длинные) корневые волоски обнаружены у всех осок, а выпуклые корневые волоски — у 17 видов (46%). В отличие от типичных, длина и диаметр выпуклых корневых волосков, независимо от их абсолютных значений у разных видов, практически равны. Выпуклые корневые волоски могут иметь различную форму: округлую, прямоугольную, квадратную, трапециевидную, неправильную (Miller et al., 1999).

Морковoвидные корни обнаружены у 9 видов (24%). Их строение типично, т.е. соответствует имеющимся в литературе описаниям (Davies et al., 1973; Shane et al., 2005, 2006; Playsted et al., 2006). Данные структуры при небольшом увеличении представляют собой конусовидно (морковoвидно) утолщённые боковые корни. У очень молодых и молодых (по классификации М. Шейна с соавт. (Shane et al., 2006)) морковoвидных корней длина 1–2 мм, у зрелых и старых — 4–6 мм. Чаще обнаруживаются молодые и очень молодые морковoвидные корни. Вероятно, это обусловлено тем, что зрелые и старые морковoвидные корни сильнее ассоциированы, т.е. механически связаны с почвой и при отделении корневой системы от почвы легко и быстро отрываются. Поэтому нельзя исключить, что реальное распространение морковoвидных корней у уральских осок может превышать установленное нами значение в 24%.

Всего исследованы образцы 37 видов *Carex*. По имеющимся сводкам, в Свердловской и Челябинской областях произрастает около 90 видов осок (Горчаковский и др., 1994; Куликов, 2010), а на территории Урала, вероятно, более 100 видов. Таким образом, изучены модификации корней ориентировочно у четверти или трети видов осок исследуемого региона. Это позволяет считать проанализированный массив достаточно репрезентативным, позволяющим делать определенные обобщения. Представленные оценки распространённости разных корневых структур показывают значительное разнообразие способов трансформации корней и корневых волосков не только у видов рода *Carex* на Урале в целом, но и у отдельных видов в локальных местообитаниях. У некоторых видов спектр найденных структур весьма широк. Например, у *C. buxbaumii* и *C. rotundata* обнаружена арбускулярная микориза, тёмные септированные эндофиты, типичные и выпуклые корневые волоски и морковoвидные корни. При этом только у четырёх видов (*C. arnellii*, *C. globularis*, *C. lapponica* и

C. secalina) не найдено иных структур для осуществления почвенного питания, помимо типичных корневых волосков. Чаще всего, помимо типичных корневых волосков, у уральских осок образуются тёмные септированные эндофиты (81%), примерно у половины видов встречаются выпуклые корневые волоски (46%). Относительно редко, по нашим оценкам, у осок формируются арбускулярная микориза (27%) и морковoвидные корни (24%). Отдельные виды осок чаще всего формируют в дополнение к типичным корневым волоскам ещё одну — две структуры для осуществления почвенного питания (рисунок).

Представленные оценки позволяют обсуждать изменение статуса отдельных видов осок Урала в отношении наличия арбускулярной микоризы, тёмных септированнх эндофитов, выпуклых корневых волосков и морковoвидных корней.

Наиболее изучен у осок микоризный статус. Из 37 исследованных видов на наличие арбукулярной микоризы ранее был обследован 31; немикоризными считались 13 видов, факультативно микоризными — 18. Шесть видов (*C. arnellii*, *C. bohemica*, *C. juncella*, *C. lapponica*, *C. magellanica* и *C. secalina*), насколько нам известно, на наличие микоризы изучены впервые. Для четырёх видов (*C. caryophyllea*, *C. pseudocyperus*, *C. rhynchophysa* и *C. rotundata*) статус изменён с немикоризного на факультативно микоризный.

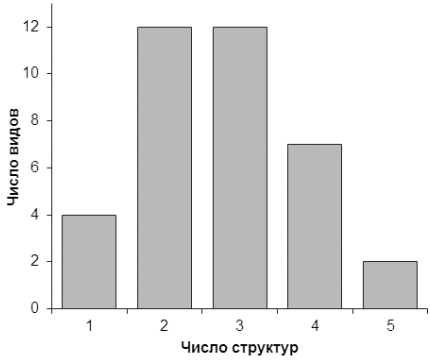


Рисунок. Количество видов с разным числом структур для осуществления почвенного питания.

По доступным сведениям только пять видов (*C. aquatilis*, *C. atherodes*, *C. buxbaumii*, *C. praecox* и *C. vaginata*) из 37 ранее исследовались на наличие тёмных септированных эндофитов (Miller et al., 1999; Ruotsalainen et al., 2002; Sieber, Grünig, 2013; Heredia-Acuña et al., 2014; Nobis et al., 2015). Таким образом, для 32 видов осок обследование на наличие тёмных септированных эндофитов выполнено впервые. Помимо этого, у ранее изученных на наличие тёмных септированных эндофитов *C. atherodes* и *C. buxbaumii* нам удалось обнаружить этих симбионтов, хотя ранее их не находили (Miller et al., 1999).

Близкие результаты получены также в отношении выпуклых корневых волосков. По доступным сведениям 29 видов из 37 ранее не изучались на наличие выпуклых корневых волосков. У *C. buxbaumii*

нам удалось обнаружить данные структуры, хотя ранее их не находили (Miller et al., 1999).

В отношении присутствия морковoвидных корней ранее были изучены 13 видов. У *C. bigelowii*, *C. magellanica* и *C. vaginata*, у которых ранее находили данные структуры (Селиванов, Утемова, 1969; Селиванов, Шавкунова, 1973; Wen-li et al., 2007), нам не удалось обнаружить морковoвидных корней.

В большинстве исследований встречаемости разных корневых структур у осок одновременно оценивались только одна — две структуры. Лишь в одиночных работах спектр изученных структур был шире (Miller et al., 1999; Gosh et al., 2014). Нам неизвестны примеры одновременного исследования у осок арбускулярной микоризы, тёмных септированных эндофитов, типичных и выпуклых корневых волосков и морковoвидных корней. Таким образом, наша работа, вероятно, впервые демонстрирует потенциально широкие возможности симбиотической и несимбиотической трансформации корней осок. Новым моментом является не просто констатация большого спектра трансформаций корней в роде *Carex* в целом, но и демонстрация возможности разнообразных сочетаний разных структур у одного вида.

ВЫВОДЫ

1. Типичные корневые волоски обнаружены у всех изученных видов осок Урала. Тёмные септированные эндофиты присутствуют у 81% видов; выпуклые корневые волоски — у 46% видов. Арбускулярная микориза (27%) и морковoвидные корни (24%) встречаются у осок реже остальных структур.

2. Виды осок, как правило, помимо типичных корневых волосков формируют ещё одну — две структуры в разных сочетаниях. Принципиально возможно сочетание всех рассмотренных трансформаций, так как у *C. buxbaumii* и *C. rotundata* найдены все пять оценивавшихся нами трансформаций корней.

Автор признателен д.б.н. Д.В. Веселкину (ИЭРиЖ УрО РАН) и к.б.н. А.А. Бетехтиной (ИЕН УрФУ) за всестороннюю помощь; к.б.н. Н.В. Золотарёвой (ИЭРиЖ УрО РАН) — за предоставленные образцы двух видов осок; сотрудникам Ильменского государственного заповедника и персонально к.б.н. Н.Б. Куянцевой — за организацию полевых работ; проф. Н.Н. Фирсову (ИЕН УрФУ) и Dr. S. Güsewell (Швейцарская высшая техническая школа Цюриха) — за консультации.

Работа выполнена при поддержке УрФУ (грант на проведение исследований молодыми учеными, аспирантами и студентами, договор № 1.2.2.2–14/99 от 31 марта 2014 г.; Программа повышения конкурентоспособности 2014–2020 гг. — лаборатория восстановительной экологии) и РФФИ (проекты №№ 12–04–32055; 14–04–90019).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Веселкин Д.В., Конопленко М.А., Бетехтина А.А. Способность к микоризообразованию видов рода *Carex* (Cyperaceae) // Растительный мир Азиатской России. 2014. Т. 4, № 16. С. 26–35.

Горчаковский П.Л., Шурова Е.А., Князев М.С. и др. Определитель сосудистых растений Среднего Урала / Под ред. Горчаковского П.Л. М.: Наука, 1994. 525 с.

Егорова Т.В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / Под ред. Тахтаджяна А.Л. СПб.: С.- Петерб. гос. хим. фарм. акад.; Сент Луис: Миссур. ботан. сад, 1999. 772 с.

Куликов П.В. Определитель сосудистых растений Челябинской области / Под ред. Мухина В.А. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. 969 с.

Крюгер Л. В. Микориза травянистых растений естественных фитоценозов Центрального Предуралья: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Пермь, 1959. 21 с.

Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза / Под ред. Работного Т.А. М.: Наука, 1981. 232 с.

Селиванов И.А., Калина Р.Г., Пашкова А.Ф. и др. Материалы к инвентаризации микотрофных растений склонов Эльбруса // Уч. зап. Пермского гос. ун-та. Пермь, 1966. Т. 130. С. 98–112.

Селиванов И.А., Утемова Л.Д. К анатомии корней осоковых в связи с изучением их микотрофности // Уч. зап. Пермского гос. пед. ин-та. Пермь, 1969. Т. 68. С. 45–55.

Селиванов И.А., Шавкунова В.Ф. Микотрофность растений во флоре и растительном покрове горы Иремель // Уч. зап. Пермского гос. пед. ин-та. Пермь, 1973. Т. 112. С. 72–93.

Brundrett M. Mycorrhizas in natural ecosystems // Advances Ecol. Res. 1991. V. 21. P. 171–313.

Davies J., Briarty L.G., Rieley J.O. Observations on the swollen lateral roots of the Cyperaceae // New Phytol. 1973. V. 72. № 1. P. 167–174.

Ghosh A., Bhujel S., Maiti G.G. Occurrence of mycorrhizae in some species o *Carex* (Cyperaceae) of the Darjeeling Himalayas, India // International Journal of Life Science and Pharma Research. 2014. V. 4. № 1. P. 1–10.

Haselwandter K., Read D.J. The significance of root–fungus association in two *Carex* species of high-alpine plant communities // Oecologia. 1982. V. 53. № 3. P. 352–354.

Heredia-Acuña C., Alarcón A., Hernández-Cuevas L.V. et al. Diversidad, ecología e importancia potencial de los hongos endófitos septados obscuros em México // Botanical Sciences. 2014. V. 92. № 3. P. 321–333.

Miller R.M., Smith C.I., Jastrow J.D., Bever J.D. Mycorrhizal status of the genus *Carex* (Cyperaceae) // Am. J. Bot. 1999. V. 86. № 4. P. 547–553.

Nobis A., Błaszkowski J., Zubek S. Arbuscular mycorrhizal fungi associations of vascular plants confined to river valleys: towards understanding the river corridor plant distribution // J. Plant Res. 2015. V. 128. № 1. P. 127–137.

Playsted C.W.S., *Johnston M.E.*, *Ramage C.M.* et al. Functional significance of dauciform roots: exudation of carboxylates and acid phosphatase under phosphorus deficiency in *Caustis blakei* (Cyperaceae) // New Phytol. 2006. V. 170. № 3. P. 491–500.

Ruotsalainen A.L., *Väre H.*, *Vestberg M.* Seasonality of root fungal colonization in low-alpine herbs // Mycorrhiza. 2002. V. 12. № 1. P. 29–36.

Sieber T.N., *Grünig C.R.* Fungal root endophytes // Plant Roots — The Hidden Half, 4th ed. (eds A. Eshel, T. Beeckman). Boca Raton, FL, USA: CRC Press, Taylor and Francis Group, 2013. P. 38–49.

Shane M.W., *Dixon K.W.*, *Lambers H.* The occurrence of dauciform roots amongst Western Australian reeds, rushes and sedges, and the impact of phosphorus supply on dauciform root development in *Schoenus unispiculatus* (Cyperaceae) // New Phytol. 2005. V. 165. № 3. P. 887–898.

Shane M.W., *Cawthray G.R.*, *Cramer M.D.* et al. Specialized “dauciform” roots of Cyperaceae are structurally distinct, but functionally analogous with “cluster” roots // Plant Cell Environ. 2006. V. 29. № 10. P. 1989–1999.

Wang B., *Qiu Y.-L.* Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants // Mycorrhiza. 2006. V. 16. № 5. P. 299–363.

Wen-li J.I., *Wei-zhong L.I.*, *Lechwoicz M.J.* et al. Impact of phosphorus supply and light on dauciform-root development and the occurrence pattern of dauciform roots among *Carex* species // Journal of Northwest A and F University (Nat. Sci. Ed.). 2007. V. 35. № 12. P. 210–216.

Онтогенетические изменения формы жевательной поверхности моляров узкочерепной полевки (Arvicolinae, Rodentia)

Ю.Э. Кропачева

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: жевательная поверхность, коренные зубы, морфотип, онтогенетическая изменчивость, серые полевки.

Форма жевательной поверхности первых нижних (m1) и третьих верхних моляров (М3) полевок в неонтологических исследованиях широко используется при решении вопросов морфологии, систематики и экологии. Изолированные моляры в палеонтологических работах — это основной объект при изучении мелких млекопитающих. Распространенным способом описания формы жевательной поверхности является выделение морфотипов. Эти методы очень разнообразны, но базисом для выделения морфотипов, в основном, является строение передней непарной петли (ПНП) (Большаков и др., 1980; Смирнов и др., 1990; Rörig, Börner, 1905).

Моляры серых полевок обладают постоянным ростом и не образуют корней (гипселодонтный тип строения). В связи с этим не раз поднимался вопрос о возможности возрастной изменчивости рисунка жевательной поверхности таких моляров (Hinton, 1926). Скорость роста моляров у разных видов некорнезубых форм варьирует от 0.078 до 0.17 мм в сутки, тогда как, например, у рыжей полевки скорость роста моляров составляет 0.007 мм в сутки (Голенищев, Кенигсвальд, 1978; Кропачева и др., 2012). Поэтому методами, которые применяются для видов с медленнорастущими и образующими корни молярами (спилы или сканирование коронки на разной высоте) (Клевезаль, 2007; Angelone, 2014), на серых полевках можно исследовать лишь небольшой временной интервал. Для таких видов исследование возрастной изменчивости возможно только при помощи прижизненных наблюдений, в частности, прижизненных отпечатков с жевательной поверхности, как это было предложено Г.В. Оленевым (1980).

Существует ряд работ, в которых с помощью метода прижизненных отпечатков описана возрастная изменчивость жевательной поверхности первого нижнего моляра некоторых видов некорнезубых полевок. Таких исследований немного, форма моляров в них описана по-разному. Наличие возрастных изменений контура жевательной поверхности моляров было установлено для полевки Миддендорфа

(Коурова, 1985). В работе, посвященной возрастной изменчивости моляров бурых леммингов, показано, что в случае, если возрастные изменения происходят, они направлены в сторону развития элементов, появившихся на начальных этапах онтогенеза (Чепраков, 2010). Для полевки-экономки показано, что в интервале от 1 до 12 месяцев существует тенденция к сглаживанию дополнительного внешнего входящего угла на ПНП (BRA4) m1 и увеличению четвертого внешнего выходящего угла (BSA4) (Кропачева и др., 2012).

В работе Е.А. Марковой с соавторами (Markova et al., 2013), посвященной изучению возрастной изменчивости m1 узкочерепной полевки, наблюдение продолжалось в течение трех месяцев и было дополнено посмертным обследованием моляров животных в различном возрасте. При описании формы жевательной поверхности применен способ ранжирования морфотипов по сложности, разработанный Е.А. Марковой (2013). Направленных изменений у животных зафиксировано не было, но наблюдались переходы между морфотипами. Наша работа продолжает начатое Е.А. Марковой, Т.П. Коуровой и др. исследование. Наблюдение проведено на большем временном интервале, при описании рисунка жевательной поверхности применены различные подходы.

Цель работы — изучить возрастные изменения формы жевательной поверхности m1 узкочерепной полевки в течение 10 месяцев с использованием количественного и качественного подхода. Задачи: 1) выявить направления изменений формы передней непарной петли (ПНП) m1 и элементы, наиболее подверженные возрастным изменениям; 2) оценить диапазон и степень обратимости происходящих возрастных изменений формы ПНП m1.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Животные для исследования отловлены в юго-восточной части Свердловской области. В исследование включено 18 ювенильных особей, возраст которых был определен с точностью до нескольких дней. Изменения формы жевательной поверхности m1 оценены по ежемесячным прижизненным отпечаткам (более 700 отпечатков) на протяжении 10 месяцев. Первый отпечаток снят ориентировочно в возрасте один месяц. Отпечатки зарисованы с помощью рисовального аппарата, рисунки оцифрованы.

Общее направление изменений и основные изменяющиеся элементы выявлены с помощью методов геометрической морфометрии. Для анализа формы было выбрано 9 точек на ПНП. Использованы пакеты программ TPS (TPS Util и TPS Dig2) и Past (Павлинов, 1999; Zelditch et al., 2004). Количественная оценка изменений элементов ПНП проведена с помощью измерений внутреннего (LRA5) и внеш-

него (BRA4) входящих углов (Смирнов и др., 1990) в программе TPS Dig2 (рис. 1). Статистическая обработка данных проведена с помощью корреляционного и дисперсионного анализа. Оценка ошибки измерений проведена с помощью многократного измерения углов на одном отпечатке (n=12), она составила 2.1°.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При сравнении формы ПНП одних и тех же животных в разном возрасте с помощью методов геометрической морфометрии установлено, что основные тенденции возрастных преобразований связаны с изменениями формы и глубины LRA5 и BRA4 и шириной головки ПНП. Возрастные группы располагаются в основном вдоль первой канонической оси, на которую приходится 50% дисперсии. В направлении от первой к десятой группе происходит уменьшение глубины внешнего входящего угла и опускание его вершины вниз вдоль оси зуба, уменьшение глубины внутреннего входящего угла и перемещение его вершины вверх. В дальнейшем исследовании приведена количественная оценка этих изменений. Вдоль второй канонической оси (14% дисперсии) наблюдается сужение головки ПНП (рис. 2).

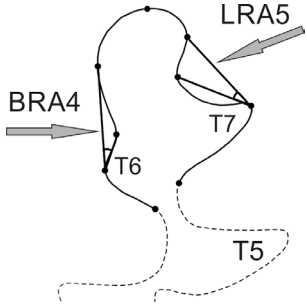


Рис. 1. Схема расстановки меток и положение измеряемых углов на ПНП.

Для каждой особи оценен диапазон изменений входящих углов на ПНП в течение 10 месяцев путем вычисления разности между максимальной и минимальной величиной угла. Среднее значение индивидуальных изменений BRA4 и LRA5 совпадает (12°), но индивидуальные колебания глубины внешнего угла происходили в большем диапазоне (таблица).

Двухфакторный дисперсионный анализ с факторами «возраст» и «особь» не выявил значимых возрастных изменений внутреннего входящего угла. Уменьшение глубины внешнего входящего угла статистически значимы (F=44.1, p<0.001), хотя фактор «особь» вносил больший вклад в дисперсию (F=445.4, p<0.001). Дальнейший анализ был проведен для внешнего входящего угла. Кроме тенденции к уменьшению глубины угла с возрастом была выявлена корреляция между величиной угла у молодых животных (исключая ювенильных), и степенью его последующих изменений (r=0.8, p<0.05). Чем глубже был внешний входящий угол на ПНП у молодого животного, тем он сильнее менялся в течение наблюдаемого периода.

Отмечено несколько вариантов возрастных изменений внешнего входящего угла. В связи с этим для дальнейшего анализа введены две

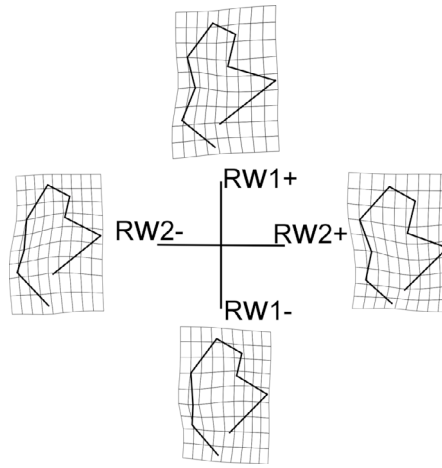


Рис. 2. Направления возрастных изменений формы ПНП вдоль градиента I (RW1) и II (RW2) относительных деформаций.

Таблица. Диапазоны индивидуальных изменений входящих углов на ПНП (град.)

Входящие углы	N	Mean±S.D.	Min	Max
BRA4	18	12±4	4	24
LRA5	18	12±3	8	17

Примечание: N – число наблюдений, mean – среднее арифметическое значение, min – минимальное значение угла, max – максимальное значение угла.

дополнительные характеристики: 1) степень изменения, для оценки которой введен порог в 15°. Изменение глубины угла считалось незначительным, если оно не превышало порогового значения и значительным, если было более этого значения; 2) обратимость изменений. При сохранении одной тенденции в течение исследуемого периода изменения считались необратимыми, а в случае, когда значения глубины угла колебались вокруг средней величины — обратимыми. Большая часть всех изменений приходится на незначительные изменения (n=13), среди которых преобладают обратимые (n=10). Среди значительных изменений (n=5) большая часть была направлена в сторону уменьшения глубины угла (n=4), лишь в одном случае наблюдались обратимые изменения в диапазоне 15°.

Для перехода от количественных к качественным оценкам и их сопоставления использован количественный критерий разграничения

морфотипов m1 узкочерепных полевок Н.Г. Смирнова (1990) по значению входящего угла на ПНП и схема ранжирования морфотипов по сложности Е.А. Марковой (2013). Существует затруднение в применении схемы ранжирования. Отпечатки не позволяют установить эмалью или дентином очерчен входящий угол, что необходимо для точной оценки ранга сложности.

Критерием для выделения морфотипа считалось появление полного элемента жевательной поверхности — дентиновой призмы и, соответственно, входящего угла и режущей грани. Основными морфотипами считались варианты, у которых все дентиновые призмы хорошо выражены (в данном случае T6 либо отсутствует, либо выражена). Промежуточными считали морфотипы, у которых уже есть дополнительный угол (BRA4), но он еще не образует режущей грани и не отделяет дентиновую призму (T6).

Первому рангу сложности поставили в соответствие грегалоидный морфотип и значение входящего угла BRA4 до 5°. Со вторым рангом сложности сопоставили промежуточный грегалоидно-микротидный морфотип. Он характеризуется недоразвитым входящим углом от 5 до 15°, который еще не формирует режущей грани и не отделяет дентиновую призму. С третьим рангом сложности сопоставили микротидный морфотип. Его характеризуют значения входящего угла более 15°, отделяющего дентиновую призму. На рис. 3 схематично изображены варианты переходов между рангами сложности и их количество в исследованной выборке. Необратимые изменения обозначены сплошной линией, обратимые — пунктирной.

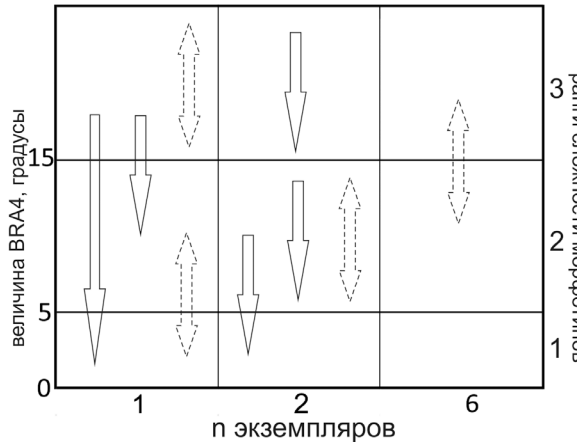


Рис. 3. Качественная оценка возрастных изменений формы m1.

Лишь в одном случае был зафиксирован переход между основными морфотипами. Остальные изменения происходили либо в области одного морфотипа, либо между основным и переходным морфотипом.

ВЫВОДЫ

Тенденция к упрощению рисунка жевательной поверхности, выявленная при исследовании полевки-экономки на широком возрастном интервале, при длительном исследовании повторяется и у узкочерепной полевки.

В течение 10 месяцев изменения глубины внутреннего входящего угла происходили в интервале от 8° до 17° (в среднем 12°), значение индивидуальных изменений величины внешнего входящего угла колебались в пределах 4°-24° (в среднем 12°). Это не всегда направленные изменения. Обратимые изменения происходили, как правило, в небольшом диапазоне, а необратимые — в большем диапазоне и вели к уменьшению глубины угла.

Зафиксирован лишь один случай перехода из одного основного морфотипа в другой. Все остальные изменения происходили либо в области одного морфотипа, либо затрагивали область основного и переходного морфотипа.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты №№ 14–04–00120, 14–04–31335).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1980. 140 с.

Голенищев Ф.Н., Кенигсвальд В. Скорость роста бескорневых зубов у Microtinae (Mammalia, Rodentia) // Функциональная морфология и систематика млекопитающих. СПб: ЗИН АН СССР, 1978. С. 102–104.

Клевезаль Г.А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: КМК, 2007. 284 с.

Коурова Т.П. Возрастная изменчивость формы и размера жевательной поверхности M_3 и M_1 полевки Миддендорфа // Исследования мелких млекопитающих на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. С. 22–24.

Кропачева Ю.Э., Смирнов Н.Г., Маркова Е.А. Индивидуальный возраст и одонтологические характеристики полевки экономки // Доклады академии наук. 2012. Т. 446, № 2. С. 234–237.

Маркова Е.А. Оценка сложности щечных зубов полевок (Arvicolinae, Rodentia): ранжированный морфотипический подход // Зоол. журн. 2013. Т. 92. С. 968–980.

Оленев Г.В. Прижизненное определение видовой принадлежности мышевидных грызунов по отпечаткам зубов // Зоол. журн. 1980. Т. 59. С. 294–295.

Павлинов И.Я. Анализ изменчивости формы третьего верхнего коренного у скальных полевок рода *Alticola* (Cricetidae) методами геометрической морфометрии // Зоол. журн. 1999. Т. 78. С. 78–83.

Смирнов Н.Г. Большаков В.Н., Косинцев П.А. и др. Историческая экология животных гор Южного Урала. Свердловск: Изд-во УрО АН СССР, 1990. 244 с.

Чепраков М.И. Изменчивость формы жевательной поверхности коренных зубов у обыкновенных леммингов (*Lemmus*) // Науч. вестн. Ямало-Ненец. авт. округа. 2010. № 1 (64). С. 75–82.

Angelone C., Schultz J.A., Erbajeva M.A. Determining the ontogenetic variation of lower cheek teeth occlusal surface patterns in lagomorphs using micro-ct technology // Palaeontologia electronica. 2014. V. 17. Issue 1; 5A; 13 p.

Hinton M. Monograph of the Voles and Lemmings (Microtinae) living and Eextinct. London: Brit. Mus. Natur. Hist., 1926. 488 p.

Markova E.A. Smirnov N.G., Kourova T.P. et al. Ontogenetic variation in occlusal shape of evergrowing molars in voles: An intravital study in *Microtus gregalis* (Arvicolinae, Rodentia) // Mammalian Biology, 2013. V. 78. P. 251– 257.

Rörig G., Börner C. Studien über das Gebiss mitteleuropäischer recenter Mäuse // Arbeit aus der Kaiserlichen Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft. Berlin: Verlagsbuchhandlung Paul Parey und Verlagsbuchhandlung Julius Springer, 1905. Bd. 5, Ht. 2. P. 35–96.

Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. Geometric morphometrics for biologist: a primer. New York: Elsevier Acad. Press, 2004. 443 p.

Применение Колмогоровской сложности для сравнения поведения животных

Я.В. Левенец[1], С.Н. Пантелеева[1,2], Ж.И. Резникова[1,2]

[1]*Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск*
[2]*Новосибирский госуниверситет*

Ключевые слова: этограммы, последовательности символов, Колмогоровская сложность, сжатие данных, охотничье поведение, поведенческие стереотипы, серая крыса, полевая мышь, обыкновенная бурозубка.

ВВЕДЕНИЕ

Одной из важнейших задач при изучении поведения остается не только изучение организации и структуры, но и его сравнение между разными видами животных. Для эволюционной этологии актуальной является задача развития методологии, применимой к анализу поведения разных биологических объектов. На сегодняшний день сравнение поведения животных ограничивается количественными и вероятностными характеристиками, а также оценкой связанности элементов поведения — через построение этограмм (графический метод отражающий связь между элементами поведения). При этом многие этологи сходятся во мнении, что поведение гораздо больше, чем просто частоты, процентное распределение или длительность отдельных событий. Смысл поведения и его изменчивость во многом заключаются в последовательной организации поведенческих элементов и их структурировании (Spruijit, Gispen, 1984). В последние годы в качестве одного из основных инструментов для изучения структуры поведения используется многомерный анализ (*multivariate analysis*) (Casarrubea et al., 2008). Однако у вероятностных и частотных подходов, лежащих в основе такого анализа, есть недостаток: необходим большой объем данных для статистической оценки их значимости, если поведение состоит из большого набора элементов (более подробно: Ryabko et al., 2013).

В качестве инструмента для количественного описания стереотипов мы предлагаем оценку сложности поведенческих последовательностей, основанную на применении идей, связанных с понятием колмогоровской сложности (Колмогоров, 1965). Применение идей теории информации до сих пор ограничивалось исследованием процессов коммуникации (Ryabko, Astola, 2006; Ryabko, Reznikova, 2009). Метод, связывающий идеи колмогоровской сложности и ма-

тематической статистики, имеющий универсальное применение, был разработан лишь недавно (Ryabko et al., 2013).

Поясним основные принципы этого подхода для нашего случая. Если один стереотип состоит из большего числа неповторяющихся элементов, чем другой, то мы можем сказать, что он сложнее, но это не будет полно отражать картину. Например, сравним такие поведенческие цепочки, состоящие из элементов поведения (Ryabko et al., 2013):

ААААААААААААААБАААААААБАААААВАААААААААААААААААГ;
АГБВАББГГВАБББВВГААБВВАГААБВВГАБАБББВВГАБААБАБВВА.

Число элементов в цепочках одинаковое (А, Б, В, Г), последовательность случайная в обеих цепочках, длины цепочек одинаковые, однако вторая, как видно, сложнее. Вышеприведенные рассуждения основаны на неформальном понятии «сложность». Точное определение колмогоровской сложности может быть найдено в работе Колмогорова (Колмогоров, 1965), а здесь мы неформально отметим, что сложность последовательности букв по Колмогорову — это длина (в двоичном алфавите) минимальной программы, которая «порождает» эту последовательность. В нашем случае алфавит — это весь набор элементарных поведенческих актов, характерных для данного вида, а последовательность букв — демонстрируемое поведение. Поскольку этот подход сложно применить на практике, можно использовать приближение к оценке колмогоровской сложности, которое получают с помощью алгоритмов сжатия данных. Текст, сжатый архиватором, представляет собой некоторую «программу», которая затем при декодировании интерпретируется таким образом, что на выходе мы видим исходный текст. Эта «программа» и является достижимым приближением к колмогоровской минимальной программе (Рябко, Монарев, 2005; Ryabko et al., 2006, 2013). Известно, что степень возможного сжатия последовательности символов тесно взаимосвязана с такими ее свойствами как хаотичность и избыточность. В теории информации эти понятия иногда рассматривают в терминах предсказуемости. Так, под хаотичностью подразумевают неопределенность (непредсказуемость) появления в последовательности какого-либо символа из алфавита, а под избыточностью — меру предсказуемости появления последующего элемента, обусловленную предшествующими элементами последовательности. Случайные (непредсказуемые) последовательности символов с низкой избыточностью сжимаются хуже, чем последовательности, обладающие высокой предсказуемостью. На основании этого свойства можно судить об относительной сложности поведения, «записанного» в файлах, допускающих разные степени сжатия архиваторами.

Мы применили метод количественной оценки сложности для сравнения стереотипного охотничьего поведения грызунов и насекомоядного хищника при охоте на подвижную добычу.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Поведение мы представляем в виде последовательности букв, где каждая буква обозначает элемент поведения. Элементы поведения — это элементарные двигательные акты и позы (Tinbergen, 1951). Внутри поведенческих последовательностей мы выделяем поведенческие стереотипы, состоящие из устойчиво повторяющихся элементов поведения (Пантелеева и др., 2010; Reznikova et al., 2012). Хотя ранее оценивалась сложность различных, в том числе, и биологических «текстов» (Gusev et al., 1999), идеи колмогоровской сложности к оценке сложности этограмм были применены лишь недавно (Пантелеева и др., 2010; Reznikova et al., 2012). В данной работе мы оцениваем сложность этограмм с помощью метода, разработанного Б.Я. Рябко для анализа биологических текстов на основе идей колмогоровской сложности и проверки статистических гипотез (Ryabko et al., 2013). Этот метод заключается в статистической проверке гипотезы H_0 (последовательности порождаются одним источником), против гипотезы H_1 (последовательности порождаются разными источниками, имеющими разную колмогоровскую сложность). Практически это можно сделать следующим образом: 1) из последовательностей, которые нужно сравнить, выбираются фрагменты ($x_1 ... x_t$) одинаковой длины t так, чтобы к получившимся выборкам можно было применить критерий Манна-Уитни (в каждой из выборок должно быть не менее трех значений признака, в выборочных данных не должно быть совпадающих значений или таких совпадений должно быть очень мало); 2) сложность каждого фрагмента определяется как $K(x_1 ... x_t) = |\phi(x_1 ... x_t)| / t$, где ϕ — архиватор, а $|\phi(x_1 ... x_t)|$ — длина сжатого архиватором фрагмента последовательности; 3) с помощью критерия Манна-Уитни проверяется гипотеза H_0 (между уровнем сложности в рассматриваемых выборках нет существенного различия), против гипотезы H_1 (уровень сложности в рассматриваемых выборках существенно различается).

Исследования проводились в 2012–2014 гг., в лабораторных условиях на беспородной серой крысе (*Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769) (n=81), полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) (n=26), узкочерепной полевки (*Lasiopodomys gregalis* Pallas, 1779) (n=27) и обыкновенной бурозубке (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) (n=11).

Серые крысы содержались в клетках по 3–4 особи, остальные виды содержались в индивидуальных клетках. Все животные имели

постоянный доступ к воде и пище. Кормление грызунов происходило раз в сутки. Серые крысы и полевые мыши получали зерновую смесь из четырех злаков и семян подсолнечника, свежих овощей (капуста, морковь), в качестве дополнительной белковой пищи крыс раз в неделю кормили сваренным вкрутую яйцом. Узкочерепные полевки получали собранное в местах отлова разнотравье и свежие овощи. Обыкновенные бурозубки раз в час получали две личинки и одно имаго мучного хрущака.

Для наблюдения за процессом охоты животных по одному помещали в прозрачную пластиковую арену 45×45×50 см для серых крыс и 30×30×35 см для остальных видов, передерживали в ней в течение 5 мин, после чего им предъявляли добычу (бросали в арену сверху) и начинали фиксировать поведение с помощью видеокамеры. Тем особям, которые демонстрировали охотничье поведение в первом же тесте, последовательно предъявляли три единицы добычи. Наблюдения длились до завершения поедания добычи, либо, если животное не проявляло интерес к добыче, наблюдение прекращалось через 10 мин. Для получения необходимого объема данных серые крысы тестировались один раз, полевые мыши и обыкновенные бурозубки два, а узкочерепные полевки три раза. Для анализа отбирались только случаи успешной (полной) охоты. В качестве подвижной добычи предъявляли имаго мраморного таракана (*Nauphoeta cinerea* Olivier, 1789), средняя длина тела 27.93±0.22 мм (n=30).

Обработка видеозаписей проводилась посекундно при помощи программы The Observer XT 10.0 (10.1.548, Noldus Information Technology). Для выделения элементов поведения мы использовали следующий протокол. Для головы (*h*), передних конечностей (*fl*), кистей передних конечностей (*ha*), туловища (*c*), задних конечностей (*hl*), челюстей (*j*) в сочетании с текущим движением (*mv*) выделены типичные состояния и обозначены числовыми индексами (табл. 1). При помощи этих индексов описывали наблюдаемые элементы поведения, состоящие из блоков локомоций и поз. Всего было выделено 19 элементов поведения (табл. 2), которые мы разделили на три типа: *ключевые элементы* — без которых совершение стереотипа невозможно; *дополнительные элементы* — «приготовления» к охоте и поеданию добычи, присутствовали не во всех стереотипах; *шумовые элементы* — не влияющие на совершение стереотипа.

Используя полученный «алфавит» из 19 элементов, мы преобразовали отснятый видеоматериал в символьные последовательности, которые перемещали в отдельные текстовые файлы (с расширением txt). Завершенные (полные), закончившиеся поимкой и поеданием добычи, поведенческие последовательности были объединены и перенесены через пробел в отдельные текстовые файлы. Получено

Таблица 1. Индексы, используемые при описании элементов поведения

Части тела, движения	Состояние, поза			
Голова (h)	Спокойное, выпрямленное (0)	Вытянута вперед (1)	Наклонена вниз (2)	
Передние конечности (fl)	Спокойные, касаются земли (0)	Приподняты, перед собой (1)	Вытянуты обе (2)	Спокойные, не касаются земли (3)
	Вытянута одна (4)			
Кисти передних конечностей (ha)	Спокойное, несжатое (0)	Сжаты в захвате (1)		
Туловище (c)	Спокойное, выпрямленное (0)	Вытянуто (1)	Сгорбленно (2)	Латерально изогнуто (3)
Задние конечности (hl)	Спокойные, касаются земли (0)	Вытянуты, касаются земли (1)	Спокойные, не касаются земли (2)	
Челюсти (j)	Спокойно сомкнуты (0)	Сжаты в захвате (1)		
Движение (mv)	Остановка (0)	Спокойный шаг (1)	Бег, рысь (2)	Поворот головы (3)
	Поворот корпуса 90 (4)	Разворот 180 (5)	Движение назад (6)	

четыре текстовых файла, каждый из которых содержал завершенные охотничьи стереотипы отдельно для каждого исследованного вида. Текстовые файлы сжимались при помощи архиватора 7-zip с использованием метода сжатия BZip2, после чего проводилась сравнительная оценка степеней сжатия полных охотничьих стереотипов. Под степенью сжатия мы понимаем отношение размера заархивированного файла к его исходному размеру. Степень сжатия тем меньше, чем лучше сжимается файл, и наоборот, чем хуже сжимается файл, тем степень сжатия больше. Различия в степени сжатия файлов отражают различия в сложности записанных в них поведенческих последовательностей. Оценивая сложность суммарных файлов по-

Таблица 2. Элементы поведения в охотничьих стереотипах

Символ	Элемент поведения	Набор индексов
Q	Бег, рысь	h-0 fl-0 ha-0 c-0 hl-0 j-0 mv-2
S	Спокойный шаг	h-0 fl-0 ha-0 c-0 hl-0 j-0 mv-1
W	Укус	h-0,1,2 fl-0,1 ha-0,1 c-0,1,2 hl-0 j-1 mv-0,1,2
E	Захват добычи передними лапами	h-0,1 fl-2 ha-1 c-0,1 hl-0 j-0 mv-0,1,2
R	Перехват добычи	h-0,2 fl-1 ha-1 c-2 hl-0 j-0 mv-0
H	Откусывание конечностей добычи	h-2 fl-0,1 ha-0,1 c-0,2 hl-0 j-0,1 mv-0
G	Перенос добычи	h-0 fl-0 ha-0 c-0 hl-0 j-1 mv-1,2
D	Принюхивание	h-0,1 fl-0,1 ha-0 c-0,1 hl-0 j-0 mv-0,1,2,3
C	Замирание	h-0 fl-0,1 ha-0,1 c-0,2 hl-0 j-0 mv-0
V	Поворот корпуса 90 º	h-0,1 fl-0 ha-0 c-3 hl-0 j-0 mv-4
B	Разворот корпуса 180 º	h-0,1 fl-0 ha-0 c-3 hl-0 j-0 mv-5
F	Поворот головы	h-0 fl-0,1 ha-0,1 c-0,2 hl-0,1 j-0 mv-0
Y	Стойка с поддержкой	h-0,1 fl-2 ha-0 c-1 hl-1 j-0 mv-0
U	Движение назад	h-0,2 fl-0,1 ha-0 c-2 hl-0 j-0 mv-6
X	Чистка	h-2 fl-1 ha-0 c-2 hl-0 j-0 mv-0
J	Прыжок	h-0,2 fl-3 ha-0 c-0 hl-2 j-0 mv-0
I	Стойка без опоры	h-0,1 fl-1 ha-0 c-1 hl-1 j-0 mv-0
N	Придерживает одной лапой	h-0,1 fl-2 ha-4 c-0,1 hl-0 j-0 mv-0
M	Придерживает двумя лапами	h-0,1 fl-2 ha-2 c-0,1 hl-0 j-0 mv-0

следовательностей, необходимо, чтобы все текстовые документы были приведены к одному или максимально близким размерам. Для этого использовалась специальная программа, которая из полученных «суммарных» файлов (отдельно для каждого вида) случайным образом удаляет целые (от пробела до пробела) поведенческие стереотипы, приводя текстовый файл к заданному размеру (300, 400, 500±3 байт). Процедура генерации случайных фрагментов биологического текста повторялась до тех пор, пока не удавалось сгенерировать пять максимально близких по объему текстовых файла. В дальнейшем полученные файлы сжимались при помощи архиватора.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего зафиксировано 125 последовательностей полных (закончившихся поимкой и поеданием добычи) охотничьих стереотипов серых крыс, 83 — полевых мышей, 23 — узкочерепных полевок и 76 — обыкновенных бурозубок. Полные охотничьи стереотипы полевых мышей обладали большей длинной (в среднем 39.39±3.18 элементов поведения), чем у серых крыс (в среднем 21.94±1.65 элементов поведения) и обыкновенных бурозубок (в среднем 25.9±2.42 элементов поведения) (t=5.30, p<0.01; t=3.18, p<0.01). Значимых различий в длинах полных стереотипов полевых мышей и узкочерепных полевок не обнаружено (23.96±11.3) (t=1.32, p>0.05).

Полные охотничьи стереотипы серых крыс при объеме файлов 400 и 500 байт сжимались хуже (т.е. обладали наибольшей сложностью), а при объеме файлов 300 байт — сжимались хуже стереотипов полевых мышей и узкочерепных полевок (критерий Манна-Уитни $U_{эмп}$=0, $U_{кр}$=1, p<0.01). Степени сжатия охотничьих стереотипов полевой мыши, узкочерепной полевки и бурозубки не различались.

В поисках ответа на вопрос о возможных причинах различий в сложности охотничьего стереотипа грызунов и обыкновенной бурозубки произведен расчет значений корреляции Пирсона для степени сжатия и различных параметров охотничьего поведения. Количество элементов поведения, доля ключевых элементов поведения, доля одиночных и двойных укусов отрицательно коррелировали со степенью сжатия (то есть эти параметры охотничьего поведения уменьшают сложность стереотипа). В то время как количество стереотипов в исходном файле, а также доли дополнительных и шумовых элементов поведения увеличивают степень сжатия файла (табл. 3).

Таблица 3. Значения корреляции Пирсона (r) для степени сжатия и различных параметров охотничьего поведения

Объем файлов	300 байт	400 байт	500 байт
Количество стереотипов	0.492*	0.345	0.787**
Количество элементов поведения	-0.532*	-0.276	-0.760**
Доля элемента поведения «Укус» (W)	-0.498*	-0.755**	-0.818**
Доля двойных укусов (WW)	-0.354	-0.631**	-0.714**
Доля ключевых элементов поведения	-0.614**	-0.733**	-0.795**
Доля дополнительных элементов поведения	0.527*	0.657**	0.766**
Доля шумовых элементов поведения	0.643**	0.770**	0.754**

*Примечание: * — корреляции значимы, ** — при p<0.05; при p<0.01.*

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, применение данного подхода позволило сравнить сложность охотничьих стереотипов четырех видов. Охотничий стереотип серой крысы среди исследованных видов обладал наибольшей сложностью. При этом охотничьи стереотипы остальных грызунов по сложности сходны со стереотипом облигатного хищника — обыкновенной бурозубки.

Предложенный метод позволяет находить закономерности, влияющие на сложность поведенческих последовательностей и на их основе находить возможные объяснения сходства и различия поведения.

Существенное преимущество данного метода заключается в оценке связанности элементов в поведенческих последовательностях, при сравнительно малых объемах данных, которые при применении классических методов анализа поведения не позволяют произвести статистическую оценку значимости.

В дальнейшем мы планируем расширить список исследованных видов и на основании оценки сложности стереотипных реакций проследить эволюционную преемственность охотничьего стереотипа грызунов.

Работа выполнена при финансовой поддержке (проект № РНФ 14–14–00603).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Колмогоров А.Н. Три подхода к определению количества информации // Проблемы передачи информации. 1965. Т. 1, № 1. С. 3–11.

Пантелеева С.Н., Данзанов Ж.А., Резникова Ж.И. Оценка сложности поведенческих стереотипов у муравьев на примере анализа охотничьего поведения *Myrmica rubra* (Hymenoptera, Formicidae) // Зоологический журнал. 2010. Т. 89, № 12. С. 500–509.

Рябко Б.Я., Монарев В.А. Экспериментальное исследование методов прогнозирования, базирующихся на алгоритмах сжатия данных // Проблемы передачи информации. 2005. Т. 41, № 1. С. 75–78.

Casarrubea M., Sorbera F., Crescimanno G., Multivariate data handling in the study of rat behavior: An integrated approach // Behavior Research Methods. 2009. V. 41(3). P. 772–781.

Gusev V.D., Nemytikova L.A., Chuzhanova N.A. On the complexity measures of genetic sequences // Bioinformatics. 1999. V. 15(12). P. 994–999.

Reznikova Zh., Panteleeva S., Danzanov Zh. A new method for evaluating the complexity of animal behavioral patterns based on the notion of Kolmogorov complexity, with ants' hunting behavior as an example // Neurocomputing. 2012. V. 84. P. 58–64.

Ryabko B., Reznikova Zh. The Use of Ideas of Information Theory for Studying "Language" and Intelligence in Ants // Entropy. 2009. V. 11(4). P. 836–853.

Ryabko B., Reznikova Zh., Druzyaka A., Panteleeva S. Using Kolmogorov complexity for studying biological texts // Theory of Computing Systems. 2013. V. 52(1). P. 1–17.

Ryabko B., Astola J., Gammerman A. Application of Kolmogorov complexity and universal codes to identity testing and nonparametric testing of serial independence for time series // Theoretical Computer Science. 2006. V. 359. P. 440–448.

Spruijt B.M., Gispen W.H. Behavioral sequences as an easily quantifiable parameter in experimental studies // Physiology & Behavior. 1984. V. 32. P. 707–710.

Tinbergen N. The Study of Instinct. London: Oxford University Press. 1951. 228 p.

Влияние промышленного загрязнения на функциональное разнообразие сообществ почвенных микроорганизмов

В.С. Микрюков, О.В. Дуля

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: загрязнение, лесная подстилка, метаболическое профилирование, почвенные микроорганизмы, субстрат-индуцированное дыхание.

ВВЕДЕНИЕ

Почва — это очень сложная и динамичная система с гигантским разнообразием обитающих в ней организмов, колоссальное количество которых до сих пор не идентифицировано. При этом функциональное разнообразие, как компонент общего разнообразия, — это более экологически значимая мера по сравнению с таксономическим разнообразием (Zak et al., 1994). Поскольку большинство почвенных микроорганизмов не поддается изучению прямыми методами, то для определения функциональной роли отдельных компонентов почвенного микробоценоза в последнее время особенно широко используют молекулярно-генетические подходы, например, метагеномику. С помощью этих методов по наличию конкретных генов исследователи пытаются определить функциональные особенности микробоценоза. Между тем, непосредственная связь между метагеномными данными и реальными функциями микроорганизмов не очевидна, поскольку некоторые гены могут быть неактивны, а роль большинства кодирующих элементов генома неизвестна.

Действительное множество функций почвенного микробоценоза может быть описано с помощью методов прямого измерения его метаболической активности. Несмотря на разные названия (метаболическое профилирование, мультисубстратное тестирование (*multisubstrate testing*), субстрат-индуцированное дыхание (*substrate-induced respiration, SIR*), профилирование катаболического ответа (*catabolic response profiles*), физиологическое профилирование на уровне сообществ (*community level physiological profiling, CLPP*), определение характера утилизации отдельных источников углерода (*sole-carbon source utilization pattern, SCSU*)), эти методы имеют общий принцип, который был предложен еще в начале 1950-х гг. выдающимся отечественным микробиологом С.Н. Виноградским (Горленко,

Кожевин, 2005). Его суть состоит в том, что почвенному микробоценозу предлагают «работу» по утилизации разнообразных соединений (субстратов), внесенных в почву, а затем оценивают реакцию сообщества, например, по интенсивности дыхания. И хотя метаболическое профилирование не позволяет характеризовать таксономический состав микробоценоза, в отличие профилирования на основе генетического анализа, оно успешно применяется для определения различий в функциональной структуре разных типов почв (Stevenson et al., 2004), биотопов (Schipper et al., 2001), а также для анализа динамики функционирования почв, подверженных разрушающим воздействиям (Degens et al., 2001; Sradnick et al., 2013; Murugan et al., 2014).

Данная работа проведена возле двух крупных предприятий цветной металлургии — Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ, Средний Урал, подзона южной тайги, Свердловская область, г. Ревда) и Карабашского медеплавильного завода (КМЗ, Южный Урал, подзона предлесостеных сосново-березовых лесов лесной зоны, Челябинская область, г. Карабаш). В составе выбросов заводов преобладают кислотные газы и тяжелые металлы (Воробейчик и др., 2014). С приближением к источникам выбросов концентрации подвижных форм тяжелых металлов в почве возрастают в десятки и сотни раз (Mikryukov et al., 2015), наблюдается постепенная трансформация многих параметров среды: уменьшается разнообразие растительности (Трубина, Воробейчик, 2012) и почвенных грибов (Mikryukov et al., 2015), обилие беспозвоночных герпетобионтов (Золотарев, Бельская, 2012) и хортобионтов (Нестерков, Воробейчик, 2009), а также такие интегральные показатели активности почвенной биоты как интенсивность разложения лесного опада (Кайгородова, Воробейчик, 1996; Воробейчик, 2003), целлюлозы (Воробейчик, Пищулин, 2009, 2011) и удельное дыхание подстилки (Сморкалов, Воробейчик, 2011, 2012). Цель работы — оценить функциональное разнообразие сообществ почвенных микроорганизмов в условиях загрязнения крупными точечными источниками промышленных выбросов. Мы предполагаем, что в условиях загрязнения должно происходить изменение метаболического профиля сообществ. В частности, для лесной подстилки с загрязненной территории должны быть характерны пониженная интенсивность разложения субстратов, а также более специфичный метаболический профиль, по сравнению с подстилкой из незагрязненных местообитаний. С учетом того, что гетерогенность условий в загрязненных местообитаниях, как правило, повышена (Воробейчик, 2002), мы предполагаем, что уровень пространственной структурированности, то есть сила и расстояние автокорреляции метаболических профилей микробоценозов лесной подстилки, на загрязненной территории снижены.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор образцов. В августе 2013 г. в пределах каждого полигона в двух зонах, контрастно различающихся по концентрациям тяжелых металлов в почве, — фоновых, расположенных в 30 км к западу от СУМЗ и в 32 км к северу от КМЗ, а также сильно загрязненных, расположенных в 2.5 км к западу от СУМЗ и 5 км к северу от КМЗ, — проведен сбор образцов лесной подстилки. Участки сбора представлены елово-пихтовыми лесами вблизи СУМЗ и березовыми лесами возле КМЗ. Всего собрано 24 и 27 образцов в фоновой и загрязненной зонах, соответственно, на полигоне КМЗ и 21 и 15 — на полигоне СУМЗ. Расстояние между точками отбора образцов в пределах одной зоны загрязнения составляло 30–150 м.

Метаболическое профилирование. Образцы хранили при –20 °С, перед измерениями их размораживали при комнатной температуре в течение суток, затем увлажняли до 95% полной влагоемкости, закрывали ватной пробкой и предынкубировали в течение 8 дней при 24 °С. Образцы массой 2.7 г (что соответствует 1 г воздушно сухой подстилки) расфасовывали в отдельные пластиковые пробирки 50 мл, в них добавляли аликвоты 0.5 мл субстратов для разложения (табл. 1), встряхивали и инкубировали в течение 4–8 ч при 24 °С. Для выбора концентрации глюкозы, при которой наблюдается максимальная интенсивность дыхания, строили зависимость интенсивности выделения CO_2 от концентрации глюкозы (7 концентраций в диапазоне 0–150 ммоль) для смешанной пробы из фоновых образцов. Концентрации остальных субстратов подобраны в соответствии с рекомендациями Degens и Harris (1997) и Banning et al. (2012). Измерение интенсивности выделения углекислого газа (мкл CO_2/1 г абсолютно сухой подстилки/ч) после добавления субстратов проводили с помощью модульного респирометра с инфракрасным газоанализатором (C950, Quibit Systems, Канада). Всего выполнено 522 измерения.

Статистический анализ. Анализ данных выполнен в ПО R v. 3.2.1 (R Core Team, 2015). Сравнение интенсивности разложения каждого субстрата между зонами загрязнения и полигонами проводили с помощью двухфакторного дисперсионного анализа. Метаболические профили и степень их изменчивости между зонами загрязнения сравнивали с помощью метода главных компонент (*principal component analysis, PCA*) по абсолютной и относительной интенсивности дыхания (отнесенной к суммарной по всем субстратам эмиссии CO_2). Значимость различий между зонами загрязнения по метаболическим профилям оценивали с помощью непараметрического многомерного однофакторного дисперсионного анализа (Anderson, 2001). Провер-

Таблица 1. Субстраты для разложения, использованные в ходе метаболического профилирования образцов лесной подстилки с фоновых и загрязненных участков

Субстрат для разложения	Класс веществ	Концентрация, ммоль	
		в 0.5 мл	итоговая в образце
Глюкоза моногидрат ($C_6H_{12}O_6$)	Углеводы	375	75
Лимонная кислота ($C_6H_8O_7$)	Карбоновые кислоты	500	100
Глутаминовая кислота ($C_5H_9NO_4$)	Аминокислоты	50	10
Маннитол ($C_6H_{14}O_6$)	Спирты	300	60
Глицерол ($C_3H_8O_3$)	Спирты	300	60

ку нулевой гипотезы (отсутствие отличий между группами) осуществляли с помощью перестановочного теста (10 000 перестановок).

Для анализа пространственной структуры функционального разнообразия микробоценозов в пределах каждой зоны использованы матрицы расстояний между образцами по их метаболическим профилям, созданные на основе парных расстояний Махаланобиса. Оценку их связи с матрицами географических расстояний проводили с помощью простого теста Мантеля (Legendre, Legendre, 2012), а также коррелограмм Мантеля (Borcard, Legendre, 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В большинстве случаев все субстраты стимулировали выделение CO_2 по сравнению с базальным дыханием, хотя и в разной степени (рис. 1). Однако лимонная кислота ингибировала почвенное дыхание в 12 образцах с фоновой территории полигона КМЗ.

В образцах с загрязненных территорий наблюдается пятикратное снижение базального дыхания и интенсивности разложения глюкозы по сравнению с образцами с фоновых территорий, что свидетельствует о сниженной биомассе микроорганизмов в них (рис. 1; табл. 2). Разложение остальных субстратов также было значимо угнетено в загрязненных зонах на обоих полигонах исследования.

При многомерном анализе, выполненном на основе абсолютных значений интенсивности дыхания, были обнаружены значимые различия между метаболическими профилями фоновой и загрязненной территорий на обоих полигонах исследования (рис. 2а; $F(1; 34) = 17.09$, $p = 0.001$ для СУМЗ и $F(1; 49) = 75.81$, $p = 0.001$ для КМЗ). Изменчивость метаболических профилей в загрязненных зонах на обоих полигонах ниже, чем на фоновых территориях: $F(1; 34) = 35.84$, $p = 0.001$

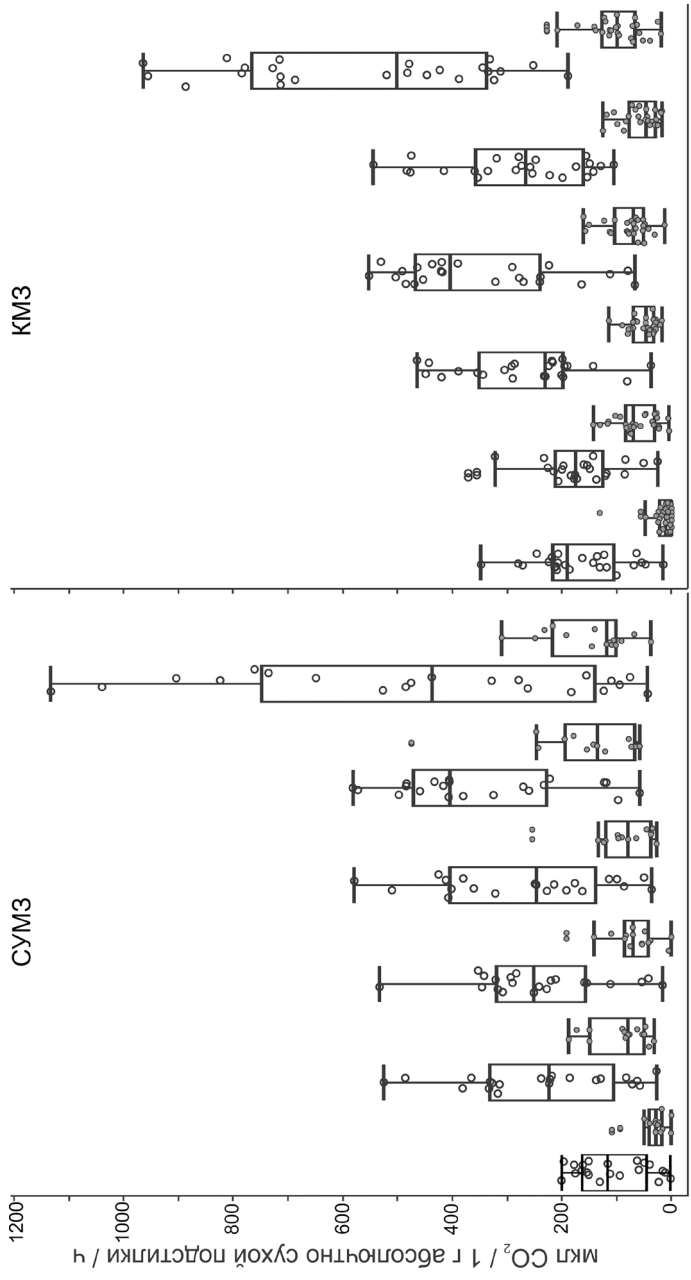


Рисунок 1. Интенсивность выделения CO_2 (ось ординат) при добавлении разных субстратов (ось абсцисс: 1 — вода, 2 — лимонная кислота, 3 — глицерин, 4 — маннитол, 5 — глутаминовая кислота, 6 — глюкоза) в образцы лесной подстилки с разных территорий; белые круги — образцы с чистых участков, серые — с загрязненных; линия — медиана, прямоугольник — верхний и нижний квартили.

Таблица 2. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа интенсивности дыхания лесной подстилки из разных зон загрязнения и полигонов исследования после добавления разных субстратов

Субстрат для разложения	Источники изменчивости					
	Полигон		Зона загрязнения		Полигон × Зона загрязнения	
	$F(1; 83)$	p	$F(1;83)$	p	$F(1;83)$	p
Вода	0.19	0.66	78.18	<0.001	9.83	**<0.001**
Лимонная кислота	4.99	**0.03**	52.99	<0.001	0.81	0.37
Глицерин	1.03	0.31	110.03	<0.001	1.32	0.25
Маннитол	2.28	0.13	93.51	<0.001	0.88	0.35
Глутаминовая кислота	4.09	**0.05**	88.18	<0.001	1.91	0.17
Глюкоза	2.27	0.14	96.53	<0.001	2.60	0.11

для СУМЗ и $F(1; 49) = 76.69$, $p = 0.001$ для КМЗ. Выявленные отличия (как по метаболическим профилям, так и по их β-разнообразию) обусловлены, прежде всего, сниженной биомассой микроорганизмов в загрязненной подстилке.

По результатам анализа независимых от микробной биомассы спектров потребления (т.е. по относительным величинам интенсивности дыхания) показано сходство метаболических профилей сообществ чистой и загрязненной территорий в окрестностях СУМЗ (рис. 2б; $F(1; 34) = 1.28$, $p = 0.258$), тогда как для КМЗ выявлена слабая, но статистически значимая дифференциация чистой и загрязненной территорий по спектрам потребления субстратов: $F(1; 49) = 4.34$, $p = 0.002$. Наблюдаемые отличия на полигоне КМЗ обусловлены, прежде всего тем, что лимонная кислота угнетала дыхание в 50% образцов с чистой территории, но хорошо разлагалась в почве с загрязненных участков. Кроме того, образцы загрязненной зоны КМЗ отличала более высокая способность к разложению глутаминовой кислоты, тогда как на чистой территории интенсивнее по сравнению с другими субстратами разлагалась глюкоза и маннитол. Различий между уровнями β-разнообразия по относительной интенсивности дыхания в разных зонах загрязнения не выявлено ни на одном полигоне: $F(1; 34) < 0.01$, $p = 0.987$ для СУМЗ и $F(1; 49) = 1.09$, $p = 0.299$ для КМЗ.

По результатам анализа пространственной структуры, значения статистики Мантеля (rM) между матрицами расстояний по метаболическим профилям и географических расстояний незначимы (при $\alpha = 0.1$) на всех исследованных участках за исключением фоновой

зоны на полигоне КМЗ: $rM_{фон} = -0.18$, $p = 0.93$ и $rM_{загр} = 0.03$, $p = 0.37$ для СУМЗ; $rM_{фон} = -0.09$, $p = 0.09$ и $rM_{загр} = -0.10$, $p = 0.88$ для КМЗ. По результатам анализа коррелограмм, сходство метаболических профилей точек сбора убывает с увеличением класса расстояний между ними в фоновой зоне КМЗ (рис. 3), хотя все *rM* не отличались значимо от нуля. В фоновой зоне СУМЗ в первом классе расстояний был выявлен значимый *rM*, свидетельствующий о более высоком

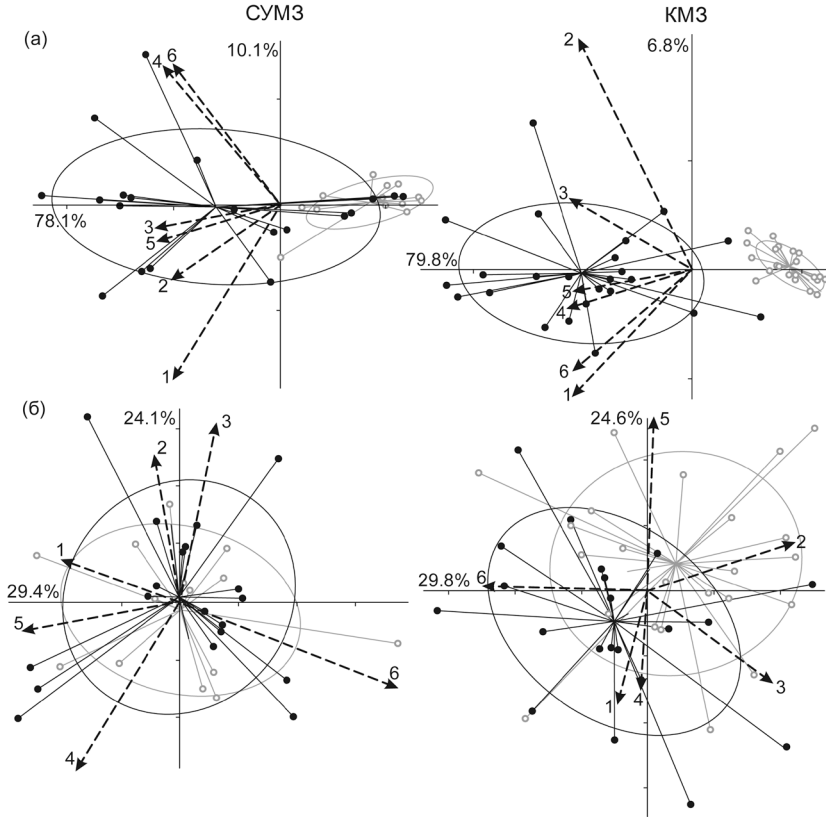


Рисунок 2. Результаты PCA спектров потребления субстратов по (а) абсолютной и (б) относительной интенсивности выделения CO_2 из образцов лесной подстилки с фоновых (черные круги) и загрязненных (белые круги) участков; рядом с осями указаны проценты дисперсии, объясняемой главными компонентами; стрелки указывают направление увеличения интенсивности дыхания образцов после добавления соответствующего субстрата: 1 — вода, 2 — лимонная кислота, 3 — глицерин, 4 — маннитол, 5 — глутаминовая кислота, 6 — глюкоза.

сходстве метаболических профилей в подстилке близко расположенных точек сбора. Таким образом, в фоновых зонах обоих полигонов можно предполагать слабую горизонтальную структурированность функционального разнообразия почвенного микробоценоза. Форма коррелограмм в загрязненных зонах свидетельствует об отсутствии автокорреляции функционального разнообразия подстилки в исследуемых масштабах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты подтверждают нашу первую рабочую гипотезу — для лесной подстилки с загрязненных территорий характерна пониженная интенсивность разложения всех субстратов — и согласуются с другими работами по оценке активности почвенной биоты на загрязненных территориях (Воробейчик, Пищулин, 2009; Сморкалов, Воробейчик, 2012; Frey et al., 2006; Gülser, Erdoğan, 2008). Однако вторая рабочая гипотеза, предполагающая качественные отличия в мета-

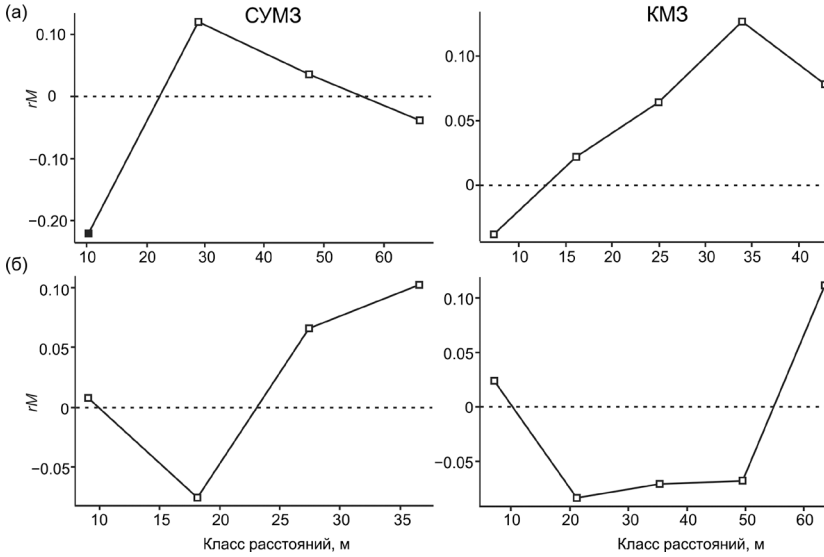


Рисунок 3. Коррелограммы расстояний между метаболическими профилями микробоценозов лесной подстилки в пределах (а) фоновых и (б) загрязненных зон. Положительные (отрицательные) значения rM означают более (менее) выраженные отличия между метаболическими профилями пар микроплощадок, расположенных в пределах класса расстояний, по сравнению с их случайным распределением. Залитые маркеры обозначают статистически значимые величины rM (p < 0.05).

болическом профиле микробоценозов загрязненной и фоновой зон, подтверждена только для полигона КМЗ. Эти отличия заключаются, главным образом, в угнетении дыхания образцов из фоновой зоны при 100 ммоль лимонной кислоты. Так как естественная кислотность подстилки березовых лесов (pH составляет 6.75 ± 0.15; ср. знач. ± станд. отклон.) ниже, чем в образцах из загрязненной зоны этого полигона (5.91 ± 0.12) и из елово-пихтовых лесов полигона СУМЗ (5.85 ± 0.26 и 4.91 ± 0.35 для фоновых и загрязненных образцов соответственно), то такая реакция микробоценоза фоновой территории КМЗ на лимонную кислоту, вероятно, обусловлена его чувствительностью к снижению pH вызванному добавлением этого субстрата. Сходство метаболических профилей фоновых и загрязненных зон с одной стороны может свидетельствовать в пользу гипотезы функциональной избыточности компонентов сообществ («*insurance hypothesis*») (Звягинцев, 1987; Loreau, 2000), согласно которой при нарушении экосистемы происходит замена одних структурных элементов другими, что позволяет сохранить общие функциональные параметры всей системы в определенных пределах. С другой стороны, использованная методика метаболического профилирования подразумевает измерение CO_2, выделяющегося преимущественно за счет разложения субстратов бактериями. При этом для сообществ бактерий на территориях, загрязненных тяжелыми металлами, было документировано высокое разнообразие (Grandlic et al., 2006; Hui et al., 2012), возможно, обусловленное их способностью к стремительной эволюции металлоустойчивости за счет горизонтального переноса генов.

Третья гипотеза, согласно которой пространственная структурированность функционального разнообразия микробоценоза подстилки должна быть более выражена в фоновых зонах, подтверждена только частично. Возможно, что для ее проверки требуется большее количество образцов, чем было включено в анализ. Вместе с тем, результаты теста Мантеля и коррелограммы соответствуют ранее полученным результатам, полученным для этих же образцов. Согласно им для фоновой территории вблизи СУМЗ характерна «плавная» смена филотипического состава сообществ почвенных грибов с расстоянием в пределах 30 м, тогда как загрязнение среды обуславливает четкую пятнистость сообществ почвенных грибов в масштабе 10 м (Mikryukov et al., 2015).

Авторы признательны д.б.н. Е.Л. Воробейчику (ИЭРиЖ УрО РАН) за обсуждение работы, И.Ю. Шпортко (УрФУ) и к.б.н. М.В. Модорову (ИЭРиЖ УрО РАН) за помощь в сборе материала. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 13–04–01699), Программы развития ведущих научных школ (НШ-

2840.2014.4) и Программы фундаментальных исследований УрО РАН (проект 15–12–4–26).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воробейчик Е.Л. Изменение пространственной структуры деструкционного процесса в условиях атмосферного загрязнения лесных экосистем // Известия АН. Серия биологическая. 2002. № 3. С. 368–379.

Воробейчик Е.Л. Реакция лесной подстилки и ее связь с почвенной биотой при токсическом загрязнении // Лесоведение. 2003. № 2. С. 32–42.

Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г. Влияние деревьев на скорость деструкции целлюлозы в почвах в условиях промышленного загрязнения // Почвоведение. 2011. № 5. С. 597–610.

Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г. Влияние отдельных деревьев на pH и содержание тяжелых металлов в лесной подстилке в условиях промышленного загрязнения // Почвоведение. 2009. № 8. С. 927–939.

Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В., Бергман И.Е. Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2014. № 6. С. 448–458.

Горленко М.В., Кожевин П.А. Мультисубстратное тестирование природных микробных сообществ: Учебное пособие. М.: МАКС Пресс, 2005. 88 с.

Звягинцев Д.Г. Почва и микроорганизмы. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. 256 с.

Золотарев М.П., Бельская Е.А. Влияние техногенных и природных факторов на обилие беспозвоночных герпетобионтов // Евразиатский энтомол. журнал. 2012. Т. 11, № 1. С. 19–28.

Кайгородова С.Ю., Воробейчик Е.Л. Трансформация некоторых свойств серых лесных почв под действием выбросов медеплавильного комбината // Экология. 1996. № 3. С. 187–193.

Нестерков А.В., Воробейчик Е.Л. Изменение структуры населения беспозвоночных-хортобионтов под действием выбросов медеплавильного завода // Экология. 2009. № 4. С. 303–313.

Сморкалов И.А., Воробейчик Е.Л. Влияние промышленного загрязнения тяжелыми металлами на дыхание лесной подстилки // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2012. Т. 37, № 5. С. 224–227.

Сморкалов И.А., Воробейчик Е.Л. Почвенное дыхание лесных экосистем в градиентах загрязнения среды выбросами медеплавильных заводов // Экология. 2011. № 6. С. 429–435.

Трубина М.Р., Воробейчик Е.Л. Сильное промышленное загрязнение увеличивает β-разнообразие растительных сообществ // Доклады Академии наук. 2012. Т. 442, № 1. С. 139–141.

Anderson M.J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance // Austral Ecol. 2001. V. 26. № 1. P. 32–46.

Banning N.C., Lalor B.M., Cookson W.R. et al. Analysis of soil microbial community level physiological profiles in native and post-mining rehabilitation forest: Which substrates discriminate? // Applied Soil Ecology. 2012. V. 56. P. 27–34.

Borcard D., Legendre P. Is the Mantel correlogram powerful enough to be useful in ecological analysis? A simulation study // Ecology. 2012. V. 93. № 6. P. 1473–1481.

Degens B.P., Harris J.A. Development of a physiological approach to measuring the catabolic diversity of soil microbial communities // Soil Biology & Biochemistry. 1997. V. 29. № 9–10. P. 1309–1320.

Degens B.P., Schipper L.A., Sparling G.P., Duncan L.C. Is the microbial community in a soil with reduced catabolic diversity less resistant to stress or disturbance? // Soil Biology & Biochemistry. 2001. V. 33. № 9. P. 1143–1153.

Frey B., Stemmer M., Widmer F. et al. Microbial activity and community structure of a soil after heavy metal contamination in a model forest ecosystem // Soil Biology and Biochemistry. 2006. V. 38. № 7. P. 1745–1756.

Grandlic C.J., Geib I., Pilon R., Sandrin T.R. Lead pollution in a large, prairie-pothole lake (Rush Lake, WI, USA): Effects on abundance and community structure of indigenous sediment bacteria // Environ. Pollut. 2006. V. 144. № 1. P. 119–126.

Gülser F., Erdoğan E. The effects of heavy metal pollution on enzyme activities and basal soil respiration of roadside soils // Environmental Monitoring and Assessment. 2008. V. 145. № 1–3. P. 127–133.

Hui N., Liu X.X., Kurola J. et al. Lead (Pb) contamination alters richness and diversity of the fungal, but not the bacterial community in pine forest soil // Boreal Environ. Res. 2012. V. 17. № 1. P. 46–58.

Legendre P., Legendre L. Numerical Ecology. Amsterdam: Elsevier, 2012. 1006 p.

Loreau M. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances // Oikos. 2000. V. 91. № 1. P. 3–17.

Mikryukov V.S., Dulya O.V., Vorobeichik E.L. Diversity and spatial structure of soil fungi and arbuscular mycorrhizal fungi in forest litter contaminated with copper smelter emissions // Water, Air, Soil Pollut. 2015. V. 226. № 114. P. 1–14.

Murugan R., Koch H.J., Joergensen R.G. Long-term influence of different tillage intensities on soil microbial biomass, residues and community structure at different depths // Biology and Fertility of Soils. 2014. V. 50. № 3. P. 487–498.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing / R Foundation for Statistical Computing, 2015. URL: http://www.R-project.org/.

Schipper L.A., Degens B.P., Sparling G.P., Duncan L.C. Changes in microbial heterotrophic diversity along five plant successional sequences // Soil Biology and Biochemistry. 2001. V. 33. № 15. P. 2093–2103.

Sradnick A., Murugan R., Oltmanns M. et al. Changes in functional diversity of the soil microbial community in a heterogeneous sandy soil after long-term fertilization with cattle manure and mineral fertilizer // Applied Soil Ecology. 2013. V. 63. P. 23–28.

Stevenson B.A., Sparling G.P., Schipper L.A. et al. Pasture and forest soil microbial communities show distinct patterns in their catabolic respiration responses at a landscape scale // Soil Biology & Biochemistry. 2004. V. 36. № 1. P. 49–55.

Zak J.C., Willig M.R., Moorhead D.L., Wildman H.G. Functional diversity of microbial communities: A quantitative approach // Soil Biology & Biochemistry. 1994. V. 26. № 9. P. 1101–1108.

Молекулярно-генетические доказательства наличия межвидовых гибридов в зоне симпатрии клещей *Ixodes persulcatus* и *Ixodes pavlovskyi* в Томской области

М.С. Михайлищева, Т.А. Мухачева

Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург

Ключевые слова: Ixodes persulcatus, Ixodes pavlovskyi, межвидовые гибриды, симпатрия, ПЦР, интрогрессия мтДНК.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время межвидовая гибридизация среди животных считается обычным явлением и хорошо изучена у отдельных таксонов — как позвоночных, так и беспозвоночных. Что же касается клещей — основных переносчиков возбудителей нескольких природно-очаговых инфекций человека, то данных о возможности их межвидовой гибридизации и распространенности в природе межвидовых гибридов очень мало (Rees et al., 2003; Araya-Anchetta et al., 2013). Способность к гибридизации клещей рода *Ixodes* в природе практически не исследована, главным образом потому, что выявить гибридные особи на основании морфологических признаков крайне сложно (Barton, 2001; Rees et al., 2003). Для подтверждения гибридизации и выявления интрогрессии ядерных и митохондриальных генов в настоящее время используются молекулярные методы, в частности, аллозимный анализ, микросателлитный анализ, полиморфизм длин рестрикционных фрагментов, секвенирование нуклеотидных последовательностей фрагментов генов ядерной и мтДНК. При этом анализ ядерных маркеров позволяет выявить гибриды, в то время как анализ митохондриальных маркеров указывает на направление гибридизации и интрогрессии (Rhymer, Simberloff, 1996).

Среди переносчиков возбудителей природно-очаговых инфекций первостепенное значение имеют клещи рода *Ixodes,* а среди них — виды комплекса *I. ricinus*. Эта группа включает 14 видов, обитающих в Евразии и Америке. Из них в палеарктическую группу *persulcatus* входят *I. persulcatus* Schulze 1930, *I. pavlovskyi* Pomerantzev 1946, *I. ricinus* L. 1758, *I. kashmiricus* Pomerantzev 1948, *I. nipponensis* Kitaoka et Saito 1967 и *I. kazakstani* Olenev et Sorokoumov 1934 (Филиппова, 2008).

Таежный клещ *I. persulcatus* является наиболее широко распространенным видом иксодовых клещей таежной зоны Евразии. Ареал клещей *I. pavlovskyi* представлен двумя разобщенными (дизъюнктивными) областями, соответствующими южным (Алтай) и юго-восточным (Сихотэ-Алинь, Японский острова) окраинам ареала *I. persulcatus*. Оба эти вида клещей могут использовать в качестве прокормителей широкий спектр позвоночных хозяев, однако у них была отмечена определенная хозяинная специализация: *I. persulcatus* склонен к питанию на грызунах и крупных млекопитающих, в то время как *I. pavlovskyi* предпочитает птиц. Эволюционная и экологическая близость *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* позволяет с высокой степенью вероятности предположить существование в природе межвидовых гибридов этих клещей в области их симпатрии. Однако в настоящее время существует представление о комплексном многоступенчатом механизме репродуктивной изоляции этих видов: морфологические препятствия для скрещивания подстрахованы физиологическими, а те и другие – расхождением видов на половозрелой стадии по таксономическим группам хозяев, что исключает оплодотворение самок *I. pavlovskyi* самцами *I. persulcatus* в процессе питания (Филиппова, 2001).

В целом, на сегодняшний день способность к межвидовой гибридизации *Ixodes* изучена только для двух североамериканских видов — *I. scapularis* и *I. pacificus,* и двух евроазиатских видов — *I. ricinus* и *I. persulcatus.* Экспериментально было показано, что в результате межвидового скрещивания всех этих видов между собой возможно появление гибридов первого поколения (F1), которые, однако, являлись стерильными. Эти результаты позволили сделать вывод о наличии генетической изоляции исследованных видов (Балашов и др., 1998; Oliver et al., 1993). В то же время, молекулярно-генетических исследований природных популяций видов клещей рода *Ixodes* на предмет наличия межвидовых гибридов до сих пор проведено не было.

Цель работы — разработка системы выявления межвидовых гибридов клещей *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* молекулярно-генетическими методами и поиск гибридов в зоне симпатрии этих видов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Клещи имаго в количестве 783 особи (383 самок и 400 самцов) были собраны на флаг в Томской области (Западная Сибирь), вблизи города Томска в июне 2013 и 2014 гг. в районе следующих населенных пунктов: д. Богашево (56°20'N; 85°08'E), д. Коларово (56°20'N; 84°56'E) и д. Казанка (56°18'N; 84°58'E) (рис. 1).

Стратегия исследования популяций иксодовых клещей в зоне симпатрии *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* на выявление гибридов и интрогрессии мтДНК приведена на схеме (рис. 2). Клещи были инди-

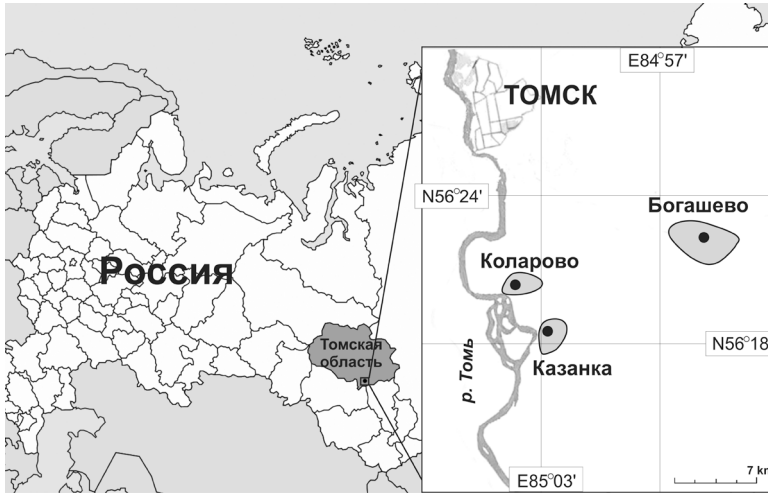


Рис. 1. Локализация мест сбора клещей.

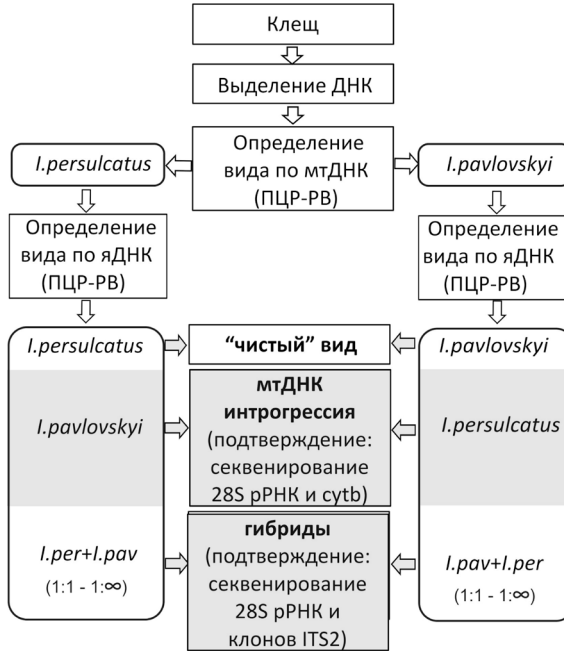


Рис. 2. Схема исследования популяций иксодовых клещей в зоне симпатрии I. persulcatus и I. pavlovskyi для выявления гибридов и интрогрессии мтДНК.

видуально гомогенизированы в жидком азоте и суспендированы в физиологическом растворе. Выделение нуклеиновых кислот для проведения ПЦР проводили набором реагентов «МАГНО-сорб» (АмплиСенс®, Россия) с использованием автоматической роботизированной станции для экстракции нуклеиновых кислот и дозирования жидкостей XIRIL (Австрия).

Видовая принадлежность клещей была определена методом полимеразной цепной реакции в реальном времени (ПЦР-РВ) с видоспецифичными олигонуклеотидными зондами (мишень — митохондриальный ген *cox1*). Затем для тех же образцов ДНК клещей была проведена вторая реакция ПЦР-РВ с видоспецифичными зондами к ядерному маркеру ITS2 (внутренний транскрибируемый спейсер 2). Разработанные нами праймеры и зонды приведены в табл. 1.

Для 12 особей, содержащих аллели ITS2 как *I. persulcatus,* так и *I. pavlovskyi,* была проведена амплификация полной последовательности ITS2 (длиной около 825 п.н.), её клонирование и трансформация в компетентные клетки. Для каждого образца было отобрано 50 клонов, которые были исследованы методом ПЦР-РВ и выборочно секвенированы. Секвенирование проводилось на генетическом анализаторе ABI 310 (Applied Biosystems, USA). Для независимого подтверждения наличия гибридов клещей и интрогрессии мтДНК было проведено выборочное секвенирование вариабельных фрагментов ядерного гена 28S рРНК и митохондриального гена *cyt-b*.

Выравнивание полученных последовательностей, анализ и построение филогенетических деревьев было выполнено программой MEGA 6 (Tamura et al., 2013). Доверительные интервалы были рассчитаны по методу Клоппера-Пирсона. Сравнение долей проводилось с помощью *t*-критерия Стьюдента в программе Statistic calculator v.4.0 (StatPac). Нуклеотидные последовательности размещены в базе данных GenBank под номерами доступа KP241976 — KP242016.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование митохондриального маркера *cox1* показало, что 437 (55.8%, 95%ДИ=52.3–59.3%) особей принадлежат виду *I. persulcatus*, а 346 (44.2%, 95%ДИ=40.7–47.8%) особей — *I. pavlovskyi*. Таким образом, изучаемая территория является зоной симпатрии двух видов. Исследование тех же образцов по маркеру ядерной ДНК (яДНК) показало, что 79 (10.1%, 95%ДИ=8.1–12.4%) образцов имели аллели обоих видов, т.е. являлись гибридами (табл. 2). Клонирование ПЦР-продуктов выборочно взятых гибридов, включающих полную нуклеотидную последовательность ITS2, с последующим их секвенированием полностью подтвердило результаты ПЦР-РВ по определению видовой принадлежности аллелей (рис. 3).

Таблица 1. Праймеры и зонды, используемые для дифференциации *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* методом ПЦР-РВ

Название праймера	Последовательность	Мишень	Определяемый вид	Длина ПЦР-продукта, п.н.
IxoF	ATATCAATAAGAATTTTAAT**Y**CG	*cox1* (мтДНК)		187
IxoR	CTATATCAGGTGCTCCTAATAT			
Iper_Probe	**R6G**-GG**G**GGA**T**T**T**GGTAA**C**TGATT**G**ATTCC**T**TT-**BHQ2**		*I. persulcatus*	
Ipav_Probe	**ROX**-GGA**G**GG**T**T**C**GGTAA**T**TGATT**A**ATTCC**A**TT-**BHQ2**		*I. pavlovskyi*	
ITS2A-Ticks-F	TCTACCTCGTTTTGACTGTGTCGG	ITS2 (яДНК)		около 105
ITS2A-Ticks-R	CGTGCATTTGCTCCCT**Y**TGTACTT			
Probe-Persik2	**FAM-ATG**CTTTCTTGCGTTGCGTCTTCT**CT**T**G**TT-**BHQ1**		*I. persulcatus*	
Probe-Pavlik2	**ROX-TAA**CTTTCTTGCGTTGCGTCTTCT**YG**T**T**TTTCAG-**BHQ2**		*I. pavlovskyi*	

Таблица 2. Результаты определения видовой принадлежности исследуемых клещей по митохондриальному и ядерному маркерам

мтДНК	яДНК			Всего
	I. pavlovskyi	*I. persulcatus*	Гибриды	
I. pavlovskyi	**252** 112♀, 140♂ (32.2%)	**39** 11♀, 28♂ (5.0%)	**55** 43♀, 12♂ (7.0%)	**346** 166♀, 180♂ (44.2%)
I. persulcatus	**5** 1♀, 4♂ (0.6%)	**408** 201♀, 207♂ (52.1%)	**24** 15♀, 9♂ (3.1%)	**437** 217♀, 220♂ (55.8%)
Всего	**257** 113♀, 144♂ (32.8%)	**447** 212♀, 235♂ (57.1%)	**79** 58♀, 21♂ (10.1%)	**783** 383♀, 400♂ (100%)

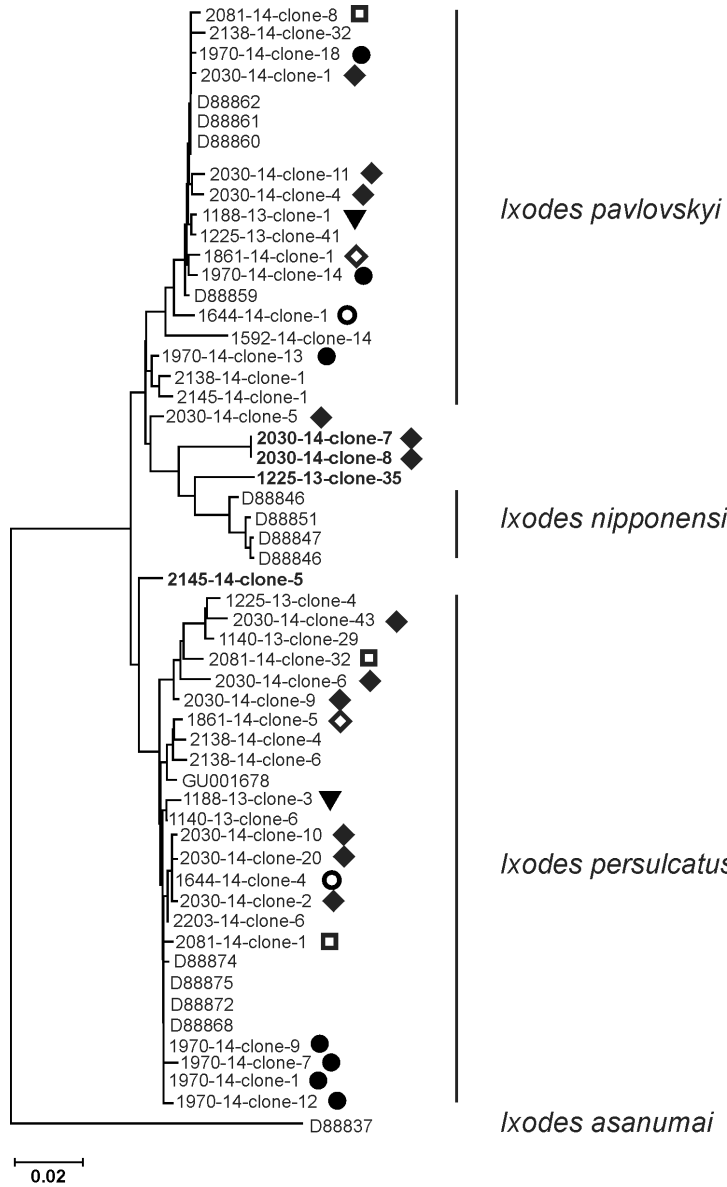


Рис. 3. Дендрограмма, построенная на основе нуклеотидных последовательностей ITS2 (длина около 825 н.п.), показывающая принадлежность аллелей гибридов к родительским видам I. pavlovskyi и I. persulcatus. Одинаковыми символами обозначены последовательности, принадлежащие одному образцу клещей, «необычные» аллели выделены жирным шрифтом.

Анализ кривых амплификации аллелей ITS2 экспериментальных смесей ДНК «чистых» видов *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* показал, что разработанный метод позволяет обнаружить как гибриды F1, так и беккроссов с разным уровнем интрогрессии ДНК того или другого вида в соотношениях 1:2, 1:4, 1:8. При более чем восьмикратном преобладании аллелей одного вида определить уровень интрогрессии не представляется возможным. Анализ природных образцов показал, что 20 (25.3%, 95%ДИ=16.2–36.4%) из 79 выявленных гибридов являлись гибридами первого поколения. Беккроссы, у которых доля аллелей ITS2 *I. pavlovskyi* была выше, чем доля аллелей *I. persulcatus* (44), встречались значимо чаще, чем наоборот (15) ($p<0.01$).

Для независимого подтверждения обнаружения гибридных особей было проведено секвенирование D3 сегмента 28S рРНК у пяти случайно выбранных гибридов F1. Во всех случаях полученные последовательности были смесью двух последовательностей 28S рРНК, которые отличались на две видоспецифичные нуклеотидные замены (позиции 41 (T/C) и 88 (T/C) относительно JQ085392).

Для определения генетической изменчивости аллелей ITS2 разных видов у гибридных особей были определены последовательности клонов ITS2 (всего 41 последовательность). Средняя генетическая дистанция между последовательностями аллелей ITS2 *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* внутри одной гибридной особи F1 (образцы 1970–14 и 2030–14) составила D=0.0140 и D=0.0235 соответственно. В целом, генетическая изменчивость оказалась крайне высокой – из 21 аллеля ITS2 *I. persulcatus* было обнаружено только два с одинаковой последовательностью, то же самое отмечено для 16 аллелей *I. pavlovskyi*. Кроме того, были выявлены «необычные» аллели, три из которых оказались филогенетически ближе к *I. nipponensis*, а одна занимала промежуточное положение между *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* на филогенетическом дереве (рис. 3).

Сравнение видовой принадлежности клещей в исследуемой популяции по мтДНК (ген *cox1*) и ядерной ДНК (ITS2) (за исключением гибридов) показало наличие интрогрессии мтДНК. Так, среди 257 клещей, определенных как *I. pavlovskyi* по ядерной ДНК, 5 особей (1.95%, 95%ДИ=0.6–4.5%) имели мтДНК *I. persulcatus*. Аналогично, среди 447 клещей, отнесенных к *I. persulcatus* по ядерной ДНК, 39 особей (8.7%, 95%ДИ= 6.3–11.7%) имели мтДНК *I. pavlovskyi*. Следует отметить, что гибриды F1 с мтДНК *I. pavlovskyi* (16) встречались в четыре раза чаще, чем с мтДНК *I. persulcatus* (4).

Для подтверждения наличия интрогрессии мтДНК нами была исследована дополнительная пара маркеров: митохондриального (*cyt-b*) и ядерного (28S рРНК). Последовательности фрагментов этих генов были определены для семи образцов, у которых была за-

фиксирована интрогрессия мтДНК. Во всех случаях нуклеотидные последовательности ядерного и митохондриального маркеров указывали на принадлежность последовательностей к разным видам.

В популяциях клещей обоих видов соотношение самцов и самок статистически не отличалось (табл. 2). Однако 19 из 20 выявленных гибридов F1 были представлены самками. Сравнение количества самок и самцов у гибридов с разным соотношением долей аллелей ITS2 двух видов обнаружило интересную закономерность: в случае, если доли аллелей двух видов довольно высоки, то гибридные особи представлены самками, но при низкой доле аллелей одного из видов (1:16 и ниже), доля самцов увеличивается и становится сравнима с долей самок.

Данные, полученные в настоящей работе, свидетельствуют о том, что многоступенчатый механизм репродуктивной изоляции, предположенный для клещей *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi*, по всей видимости, не является строгим и при определенных условиях может нарушаться. Об этом говорит тот факт, что около 10% популяции клещей в исследованной области симпатрии этих видов представлено гибридами F1 и беккроссами с разной степенью интрогрессии ядерной ДНК другого вида. Существование многочисленных беккроссов, а также наличие интрогрессии мтДНК, являющееся следствием фертильности гибридов F1, свидетельствует об отсутствии генетической изоляции *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi*.

В исследуемой симпатрической популяции клещей Томской области, по всей вероятности, интрогрессия ядерных генов и митохондриальной ДНК между видами может осуществляться в обоих направлениях, однако, с разной эффективностью, т.е. быть асимметричной. Анализ частот встречаемости беккроссов с разным уровнем интрогрессии ядерной ДНК второго вида, а также данные по интрогрессии мтДНК позволяют считать более вероятным спаривание самок *I. pavlovskyi* с самцами *I. persulcatus*, а не наоборот. Наши результаты противоречат полученным ранее морфометрическим данным, согласно которым имеется несоответствие размеров половых органов у голодных самок *I. pavlovskyi* и самцов *I. persulcatus,* что должно препятствовать их спариванию (Филиппова, 2001). В то же время в работе Филипповой Н.А. отмечается тот факт, что копуляция клещей данной пары все же возможна в случае изменения размеров половых органов самки во время питания на хозяине. Следовательно, наличие гибридов может свидетельствовать также и об отсутствии репродуктивной изоляции, связанной с хозяинной специализацией этих видов в исследованных биотопах.

Обнаруженный феномен практически полного доминирования самок как у гибридов F1, так и беккроссов с относительно высокой

долей содержания аллелей ITS2 обоих видов, дает основания предполагать, что в случае межвидового скрещивания *I. pavlovskyi* и *I. persulcatus* наиболее жизнеспособными оказываются самки. Причем половой отбор самок справедлив как для пары ♀ *I. pavlovskyi* x ♂ *I. persulcatus,* так и для пары ♀ *I. persulcatus* x ♂ *I. pavlovskyi.* В силу ярко выраженной асимметрии соотношения полов у гибридов в пользу самок, вероятно, что основным механизмом поддержания гибридной популяции является возвратное скрещивание гибридных самок с самцами родительских видов.

Выборочное клонирование и последующее секвенирование аллелей ITS2 у гибридов выявило высокую изменчивость нуклеотидных последовательностей даже внутри одной особи (см. рис. 3). Это расширяет наши представления о внутривидовой генетической изменчивости этих видов. Из 41 одной клонированной последовательности ITS2 *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* 38 оказались уникальными. Особого внимания заслуживает тот факт, что несколько аллелей имели филогенетическую близость с аллелями *I. nipponensis* (см. рис. 3). Этот факт является подтверждением ранее сделанного вывода о тесном филогенетическом родстве клещей *I. persulcatus, I. pavlovskyi* и *I. nipponensis,* основанного на сравнительных онтогенетических данных (Filippova, 1972, 2002).

Наши данные свидетельствуют о том, что использование только митохондриальных маркеров может привести к ошибкам в определении вида клеща, например, при проведении эпидемиологических исследований в зонах симпатрии. Таким образом, для изучения видовой структуры клещей из симпатрических популяций предпочтительнее использовать либо ядерные маркеры, либо комбинацию ядерных и митохондриальных маркеров.

Подтверждение наличия гибридов в симпатрических популяциях близкородственных видов клещей может иметь значение не только для филогеографических исследований. В таких популяциях создаются уникальные условия для быстрой эволюции возбудителей природно-очаговых инфекций вирусной и бактериальной природы, адаптированных только к одному виду переносчика. Наличие множественных промежуточных форм между двумя видами клещей в виде беккроссов облегчает переход возбудителя на другого переносчика за счет направленного отбора адаптивных мутаций в его геноме. Критическое количество таких мутаций в итоге может привести к переходу возбудителя на новый вид хозяина. Таким образом, молекулярно-генетические доказательства наличия межвидовых гибридов иксодовых клещей является аргументом в пользу предлагаемой гипотезы происхождения субтипов ВКЭ за счет адаптивного скачка, связанного с гибридами в зоне симпатрии двух видов (Kovalev, Mukhacheva,

2014). В частности, предполагается, что именно таким путем европейский субтип ВКЭ (переносчик — *I. ricinus*) произошел из сибирского субтипа (*I. persulcatus*) в области симпатрии клещей *I. ricinus* и *I. persulcatus* (Северо-Запад России и страны Балтии).

В заключение хотелось бы отметить, что обнаружение феномена гибридизации видов клещей комплекса *I. ricinus* в природных популяциях, а также существование в области их симпатрии фертильных межвидовых гибридов F1, позволяет по-новому взглянуть на эволюцию не только клещей, но и связанных с ними возбудителей опасных природно-очаговых инфекций.

ВЫВОДЫ

Разработана система ПЦР-РВ для выявления межвидовых гибридов клещей *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi* на основе ядерного межгенного спейсера ITS2.

Около 10% клещей из зоны симпатрии являются межвидовыми гибридами, среди которых есть гибриды F1 и беккроссы с различным уровнем интрогрессии ядерной ДНК.

Обнаружен феномен интрогрессии митохондриальной ДНК.

Показан асимметричный характер гибридизации клещей *I. persulcatus* и *I. pavlovskyi*.

Работа проведена при финансовой поддержке Минобрнауки РФ в рамках выполнения госзадания УрФУ № 2014/2485.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балашов Ю. С., Григорьева Л. А., Оливер Д. Репродуктивная изоляция и межвидовая гибридизация иксодовых клещей группы *Ixodes ricinus — persulcatus* (Acarina, Ixodidae) // Энтомологическое обозрение. 1998. Т. 77, № 3. С. 713–721.

Филиппова Н. А. Многоступенчатый механизм репродуктивной изоляции близкородственных видов *Ixodes persulcatus* и *I. pavlovskyi* (Ixodidae) в области симпатрии // Паразитология. 2001. Т. 35, № 5. С. 361–375.

Филиппова Н. Особенности рангов род и подрод и интеркалярное объединение групп видов у иксодовых клещей (Acari, Ixodide) // Паразитология. 2008. Т. 42, № 4. С. 249–263.

Araya-Anchetta A., Scoles G., Giles J. et al. Hybridization in natural sympatric populations of Dermacentor ticks in northwestern North America // Ecology and evolution. 2013. V. 3. № 3. P. 714–724.

Barton N. H. The role of hybridization in evolution // Mol. Ecol. 2001. V. 10. № 3. P. 551–568.

Filippova N. A. Species of the group *Ixodes persulcatus* (Parasitiformes, Ixodidae). VII. Paleogenesis of the southern branch of the group *Ixodes ricinus* (L.) // Parazitologiia. 1972. V. 7. № 1. P. 3–13.

Filippova N. A. Forms of sympatry and possible ways of microevolution of closely related species of the group *Ixodes ricinus – persulcatus* (Ixodidae) // Acta Zoologica Lituanica. 2002. V. 12. № 3. P. 215–227.

Kovalev S. Y., Mukhacheva T. A. Tick-borne encephalitis virus subtypes emerged through rapid vector switches rather than gradual evolution // Ecology and Evolution. 2014. V. 4. № 22. P. 4307–4316.

Oliver J. H., Owsley M. R., Hutcheson H. et al. Conspecificity of the ticks *Ixodes scapularis* and *I. dammini* (Acari: Ixodidae) // J. Med. Entomol. 1993. V. 30. № 1. P. 54–63.

Rees D. J., Dioli M., Kirkendall L. R. Molecules and morphology: evidence for cryptic hybridization in African *Hyalomma* (Acari: Ixodidae) // Mol. Phylogenet. Evol. 2003. V. 27. № 1. P. 131–142.

Rhymer J. M., Simberloff D. Extinction by hybridization and introgression // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1996. V. 27 P. 83–109.

Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 // Mol. Biol. Evol. 2013. V. 30. № 12. P. 2725–2729.

У *Larix sibirica* и *Pinus sylvestris* различается строение микориз, но не доля микоризных корней

Ю.А. Михеева

Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург

Ключевые слова: микориза, эктомикориза, эктэндомикориза, Larix sibirica, Pinus sylvestris.

Хвойные растения осуществляют поглощение воды и минеральных веществ из почвы только в симбиотическом взаимодействии с микоризными грибами (Селиванов, 1981; Смит, Рид, 2012). Преобладающий тип симбиоза у хвойных — эктомикориза (Селиванов, 1981; Смит, Рид, 2012; Wang, Qiu, 2006;). При этом на поверхности тонких корней последнего порядка формируется грибной чехол, от которого в первичную кору проникают гифы, образующие сеть Гартига. Эктомикоризные симбиозы важны для многих ключевых экосистемных процессов, таких как создание первичной продукции, формирование круговорота биогенов, устойчивость к неблагоприятным факторам. Поэтому эктомикоризные симбиозы активно изучаются (Смит, Рид, 2012; Веселкин, 2013).

Объект данного исследования — лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.). По сравнению с другими видами хвойных она обладает рядом особенностей: для нее характерна листопадность, устойчивость к пожарам, способность произрастать на бедных и холодных почвах (Усольцев, 2001). Эколого-физиологические свойства лиственницы активно изучаются, например, особенности фотосинтеза (Суворова, 2009), физиологические характеристики (Судачкова и др., 2012), особенности морфологического строения деревьев и древостоев (Кулагин, Зайцев, 2008). Микориза *L. sibirica* малоизученна. Для лиственницы отсутствуют надежные количественные характеристики микоризообразования. Поэтому большой интерес представляет сравнение микоризообразования у лиственницы сибирской и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), поскольку микориза сосны хорошо изучена. Цель работы: оценить долю микоризных корней и соотношение микориз разных типов у *L. sibirica* и *P. sylvestris* при устраненной биотопической изменчивости.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в двух географических точках: на Биологической станции УрФУ (Сысертский район Свердловской области, окрестности г. Двуреченска; N 56.601474°, E 61.056605°; 5 октября 2014 г.) и в лесопарке Парк им. лесоводов России (г. Екатеринбург; N 56.811001°, E 60.673938°; 3 ноября 2014 г.). Сосна на биостанции и лиственница в

обеих точках проанализированы из 40–50-летних посадок. Сосна в лесопарке проанализирована из естественно возникшего древостоя с близким к 40–50 годам возрастом деревьев. Во всех биотопах почвы дерново-подзолистые. Все биотопы имеют признаки антропогенной трансформации: эвтрофикации и вытаптывания. В каждой точке в одном и том же (биостанция) или в непосредственно граничащих друг с другом биотопах (лесопарк) из почвенного горизонта А1 извлекали корни *L. sibirica* и *P. sylvestris* (по 5 проб). Пробы фиксировали в 70%-м этаноле.

Случайно выбранные корни последнего порядка нарезали на замораживающем микротоме, поперечные срезы толщиной 10 мкм помещали в глицерин и микроскопировали (Leica DM 5000; ×200–630). Из каждой пробы проанализировано по 20 корней последнего порядка (по 100 корней последнего порядка у каждого вида в каждой точке; всего 400 корней). На каждом срезе регистрировали присутствие или отсутствие следующих морфологических структур: наружного грибного чехла и сети Гартига. Также принимали во внимание особенности локализации гиф сети Гартига в коре корня.

Статистический анализ выполнен с использованием программы Statistica 8.0. Для оценки значимости различий использовали критерий χ^2. 95%-ные доверительные интервалы для долей вычисляли в соответствие с рекомендациями Н.В. Глотова с соавторами (1982).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Обнаружено три устойчивых сочетания морфологических признаков, регистрируемых на поперечных срезах корней последнего порядка *L. sibirica* и *P. sylvestris* (рис. 1): 1) Грибной чехол и сеть Гартига отсутствуют; стенки соседних клеток коры корня плотно прилегают друг к другу; межклетники не расширены. 2) Корень снаружи окружен грибным чехлом; в коре выражена сеть Гартига, видимая как сеть гиф, оплетающих растительные клетки; сеть Гартига локализована в периферических слоях коры корня. 3) Корень без грибного чехла, в первичной коре присутствует сеть Гартига, которая не всегда локализована в периферических слоях коры. Первое сочетание признаков соответствует немикоризному корню, второе — типичной эктомикоризе, третье — эктоэндомикоризе (Селиванов, 1981) или, в современной транскрипции, эктэндомикоризе (Смит, Рид, 2012). На следующем этапе анализа микоризными считали корни, соответствующие сочетанию признаков, характерных для эктомикоризы и эктэндомикоризы.

Между *L. sibirica* и *P. sylvestris* не найдено значимого различия по соотношению микоризных и немикоризных корней на биостанции (рис. 2). Доля микоризных корней составила 85 и 82% соответственно у лиственницы и сосны (χ^2=0.26; p=0.6068). У сосны в лесопарке обнаружено мало немикоризных корней; доля микоризных корней — 94%, в то время как нормальный диапазон этого параметра для

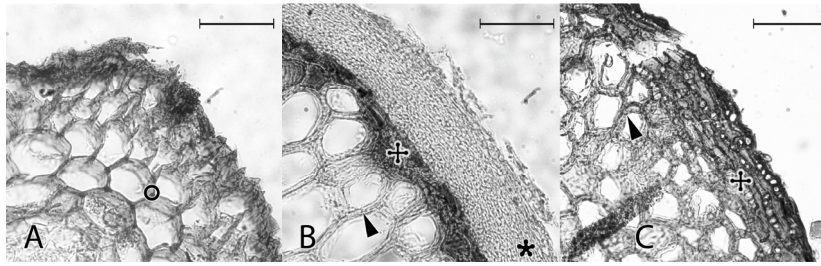


Рис. 1. Фрагменты поперечных срезов корней последнего порядка L. sibirica с разными сочетаниями морфологических признаков: А — немикоризый корень; В — эктомикориза; С — эктэндомикориза. Обозначения: кружок — не расширенные межклетники без признаков наличия гиф; стрелка — расширенные межклетники с гифами сети Гартига; крест — отмершие клетки первичной коры; звездочка — грибной чехол на поверхности корня. Горизонтальные отрезки — 50 мкм.

взрослых деревьев *P. sylvestris* составляет 78–92% (Веселкин, 2013). У лиственницы в лесопарке доля микоризных корней составила 84%. Вследствие этого различие между видами в лесопарке значимо (χ^2=4.67; p=0.0307). При объединении данных из двух географических точек различие между *L. sibirica* и *P. sylvestris* по соотношению микоризных и немикоризных корней незначимо (χ^2=1.02; p=0.3122). Таким образом, видовые особенности лиственницы и сосны по доле микоризных корней не обнаружены, но специфика биотопических условий, вероятно, может значительно влиять на этот показатель.

Между *L. sibirica* и *P. sylvestris* в обеих географических точках обнаружены значимые различия по соотношению микориз разных типов — эктомикориз и эктэндомикориз. У лиственницы эктэндомикоризы встречались чаще, чем у сосны: биостанция — χ^2=15.35; p=0.0003; лесопарк — χ^2=10.86, p=0.0024. В среднем (при объединении данных из двух точек) эктэндомикоризные корни у *L. sibirica* составляют 18% от всех микоризных корней, а у *P. sylvestris* — лишь 2%. О присутствии у *Larix* структур, соответствующих эктэндомикоризам, ранее сообщалось (Еропкин и др., 1968; Тарасова, 1981), хотя в мировой сводке (Wang, Qiu, 2006) этот род указан как исключительно эктомикоризный. В сводке изученных в отношении микориз растений территории бывшего СССР (Akhmetzhanova et al., 2012) эктомикоризы и эктэндомикоризы не дифференцируются.

Таким образом, в двух обследованных биотопах *L. sibirica* и *P. sylvestris* не различаются по доле микоризных корней, но особенности соотношения микориз разных типов ясно выражены: у лиственницы повышено обилие эктэндомикориз, представляющих корни без наружного грибного чехла, но с сетью Гартига. В целом, найденные особенности микоризообразования у двух светлохвойных деревьев не велики. Однако

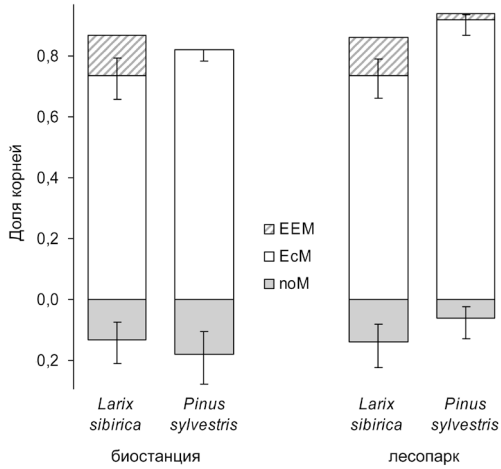


Рис. 2. Соотношение немикоризных корней (noM), эктомикориз (EcM) и эктэндомикориз (EEM) у L. sibirica и P. sylvestris в двух географических точках. Вертикальные линии — 95%-ные доверительные интервалы для долей.

результаты позволяют надеяться, что в дальнейшем у лиственницы могут быть обнаружены особенности в строения подземных органов, отражающие ее экологическую или физиологическую специфику.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Веселкин Д.В. Морфологическая изменчивость и адаптивное значение эктомикориз хвойных (Pinaceae Lindl.): дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2013. 488 с.

Глотов Н.В., Животовский Л.А., Хованов Н.В., Хромов-Борисов Н.Н. Биометрия: Учеб. пособие. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1982. 264 с.

Еропкин К.И., Селиванов И.А., Славкина Т.И. Микоризы хвойных различного географического происхождения // Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ. Пермь, 1968. С. 232–236.

Кулагин А.А., Зайцев Г.А. Лиственница Сукачева в экстремальных лесорастительных условиях Южного Урала. М.: Наука, 2008. 172 с.

Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 232 с.

Смит С.Э., Рид Д. Дж. Микоризный симбиоз. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 776 с.

Суворова Г.Г. Фотосинтез хвойных деревьев в условиях Сибири. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2009. 195 с.

Судачкова Н.Е., Милютина И.Л., Романова Л.И. Биохимическая адаптация хвойных к стрессовым условиям Сибири. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2012. 178 с.

Тарасова Ж.Г. Микориза лиственницы и кедра // Микориза и другие формы консортивных отношений в природе. Пермь: ПГПИ, 1981. С. 55–69.

Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: база данных и география. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2001. 707 с.

Akhmetzhanova A.A., Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G. et al. A rediscovered treasure: mycorrhizal intensity database for 3000 vascular plants species across the former Soviet Union // Ecology. 2012. V. 93. № 3. P. 689–690.

Wang B., Qiu Y.-L. Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants // Mycorrhiza. 2006. V. 16. № 5. P. 299–363.

Изменчивость митохондриальной ДНК арктического гольца (*Salvelinus alpinus* L., 1758) с Полярного Урала

Ю.К. Политыко[1], П.А. Сибиряков[2]

[1]*Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург*

[2]*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург*

Ключевые слова: филогеография, циркумполярный ареал, Salvelinus alpinus, митохондриальная ДНК, Полярный Урал.

Комплекс видов арктических гольцов (Brunner et al., 2001) — одна из наиболее полиморфных и эволюционно лабильных групп рыб (Самусенок, 2000). Данная группа имеет циркумполярный ареал и характеризуется высоким фенотипическим и морфологическим разнообразием, а также обилием подвидов (Атлас..., 2003). Значительный уровень генетической изменчивости и экологической пластичности данной группы обусловливаются широким ареалом и высоким разнообразием мест обитания, которые включают в себя большинство пресных и морских водоемов Голарктики (Атлас..., 2003). В связи с этим группа арктических гольцов является удобным модельным объектом для изучения морфологической, экологической и генетической изменчивости.

Изучению генетической изменчивости арктических гольцов, в том числе изменчивости молекулярно-генетических маркеров, посвящен ряд работ: исследования проводили в Северной Америке (Аляска, п-ов Лабрадор, Великие озера), Исландии, Ирландии, Скандинавии, Восточной Сибири, Камчатке, Чукотке и на островах Охотского моря (Alekseyev et al., 2009; Brunner et al., 2001; Davidson et al., 1994; Kapralova et al., 2011; Wilson et al., 1996). При этом остается неизученной центральная часть Северной Евразии: побережье Белого, Баренцева и Карского морей, Северная часть Западной Сибири, Полярный и Приполярный Урал и север Центральной России.

Цель работы — получение данных об изменчивости контрольного региона митохондриальной ДНК арктического гольца (*S. alpinus*) из популяций Полярного Урала и применение этих новых данных для определения положения данных популяций в филогеографической структуре вида. Для выполнения данной цели были поставлены следующие задачи: 1) получить последовательности контрольного региона мтДНК для особей арктического гольца из популяций Полярного Урала; 2) сравнить полученные последовательности контрольного региона

митохондриальной ДНК арктического гольца с имеющимися литературными данными для выяснения филогеографического статуса рассматриваемых популяций данного вида.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Выделение тотальной ДНК осуществляли из образцов мышечной ткани животных, фиксированных 95% этанолом, методом экстракции с использованием CTAB (Murray, Thompson, 1980). ДНК была выделена из 15 образцов мышечной ткани арктического гольца из двух локалитетов Полярного Урала — озеро Большое Щучье и река Большая Хадата (рис. 1).

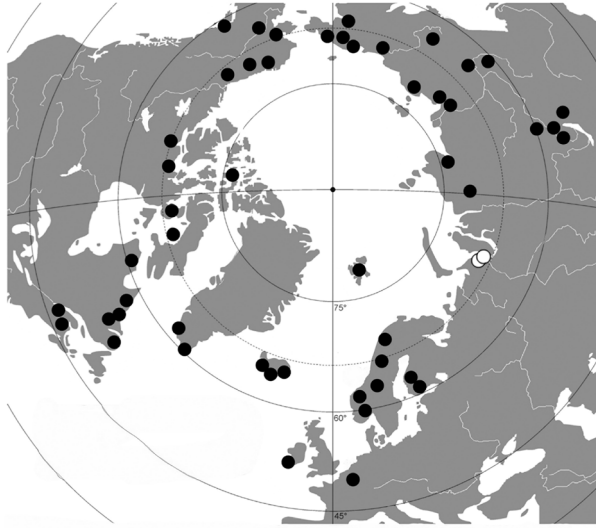


Рис. 1. Географическое расположение точек сбора материала, использованного для анализа данных (Brunner, 2001; Alekseyev, 2009; собственные данные, 2013). ● Литературные данные (Brunner, 2001; Alekseyev, 2009), ○ Полярный Урал — оз. Большое Щучье, р. Большая Хадата.

ПЦР участка митохондриальной ДНК, содержащего частичную последовательность контрольного региона мтДНК, осуществляли с использованием праймеров tPro2 (5' — ACC CTT AAC TCC CAA AGC — 3'; Brunner et al., 2001) и ARCH1 (5' — CC(CT) TGT TAG ATT T(CT)T TCG CTT GC — 3'; Alekseyev et al., 2009) в 25 мкл реакционной смеси (dNTP's 2.5 mM каждого, Taq Buffer 10x +KCl –$MgCl_2$

2.5 mM $MgCl_2$, 2 pM каждого праймера, 5U Taq DNA Polymerase, 40–60 нг матрицы ДНК), по оптимальному температурному протоколу (94°C — 3'; [94°C — 20"; 58°C — 15"; 72°C — 1' 20"] — 35 циклов; 72°C — 10') на амплификаторе MyCycler (BioRad). Для очистки ПЦР продукта от примесей осуществляли электрофорез в 1%-ном агарозном геле, после чего участок геля, содержащий необходимый фрагмент, вырезали и переосаждали продукт ПЦР с использованием Silica (Sigma-Aldrich S-S5631). Сиквенсовую ПЦР проводили в обоих направлениях с использованием праймеров tPro2 и Char3 (5' — CCC TAT GCA TAT AAG AGA CGC — 3'; Alekseyev et al. 2009), набором реактивов «Big Dye Terminator Cycle Sequencing Kit» V. 3.1 (Applied Biosystems, USA) в соответствие с рекомендациями производителя. Секвенирование осуществляли на автоматическом секвенаторе ABI Prism 3130 (Applied Biosystems, USA).

Первичную обработку хроматограмм проводили с использованием программы BioEdit v.7.2.0 (4.30.2013) (Hall, 1999). Для проведения дальнейшего анализа и последующих филогенетических реконструкций были использованы программы BioEdit v 7.2.0 (4.30.2013) (Hall, 1999), MEGA v.6 (Tamura et al., 2013), Network v.4.6.1.3 (Bandelt et al., 1999).

Для анализа были использованы оригинальные и литературные данные по изменчивости контрольного региона митохондриальной ДНК гольца (*Salvelinus alpinus*). Литературные данные — 92 последовательности митохондриальной ДНК арктического гольца, номера в базе данных GeneBank: AF297990 — AF298052 (Brunner et al., 2001); EU310898 — EU310926 (Alekseyev et al., 2009). Оригинальные данные — 15 последовательностей (S19–36) контрольного региона митохондриальной ДНК арктического гольца.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе работы были получены нуклеотидные последовательности участка (507 п.о.) контрольного региона (мтДНК) для 15 экземпляров (S19–36) арктического гольца, взятых из озера Большое Щучье и реки Большая Хадата (Ямало-Ненецкий автономный округ). Всего было выявлено 5 гаплотипов, 4 из которых были описаны впервые.

В предыдущих исследованиях филогеографической структуры арктического гольца было описано пять групп: Arctic, Bering, Acadia, Siberia (далее Сибирская), Atlantic (далее Атлантическая) (Brunner et al., 2001). При этом в анализе отсутствовали образцы из центральной части Северной Евразии. В ходе проведения дальнейших исследований (Alekseyev et al., 2009), при добавлении образцов, собранных на территории п-ова Таймыр, арх. Шпицберген, а также Прибайкаль-

ского региона, было высказано предположение о том, что Сибирскую и Атлантическую группы следует рассматривать в качестве подгрупп в единой Евразийской супергруппе.

Нами были впервые получены данные по изменчивости контрольного региона митохондриальной ДНК арктического гольца с Полярного Урала. Анализ собственных и литературных данных позволил построить филогенетическое дерево, которое показывает, что собранные нами образцы встраиваются в Евразийскую (Atlantic-Siberia на рис. 2) супергруппу.

Для анализа взаимоотношений гаплотипов в пределах Евразийской группы нами была построена медианная сеть (см. рис. 3), при анализе которой видно, что образцы с Полярного Урала занимают положение между выделяемыми подгруппами и являются связующими между ними. Таким образом, ранее выделенные (Brunner et al., 2001) Сибирская и Атлантическая группы арктического гольца представляют собой не отдельные подгруппы Евразийской супергруппы, как предполагал Алексеев с соавторами (Alekseyev et al., 2009), а объединены в одну крупную Атлантико-Сибирскую (Atlantic-Siberia) группу (рис. 3). Помимо этого, высокие значения средних внутригрупповых дистанций (0.011±0.0028) позволяют предположить, что данная группа существует в границах ее современного ареала в течение длительного времени.

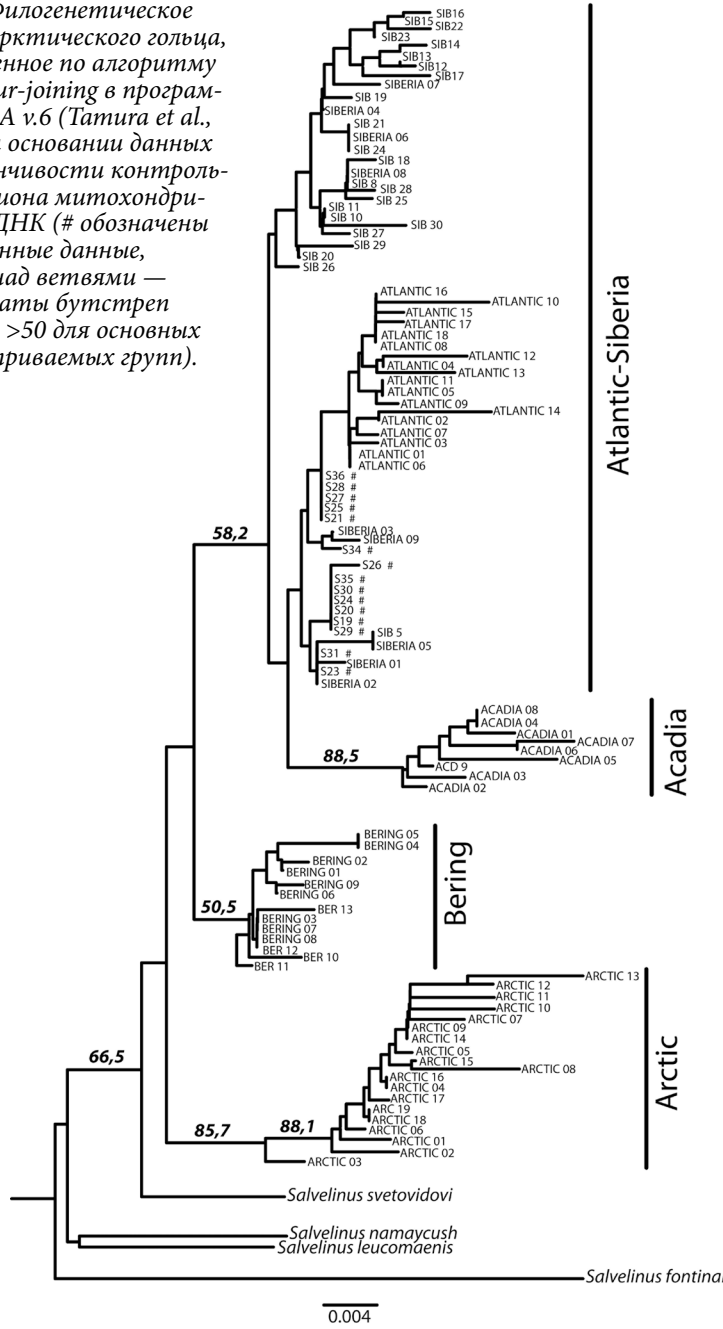
Полученные результаты позволяют пересмотреть имеющиеся представления о филогеографической структуре арктического гольца, базирующиеся на анализе данных по изменчивости контрольного региона митохондриальной ДНК. С учетом полученных нами результатов на данный момент в филогеографической структуре арктического гольца можно выделить 4 группы: Arctic, Bering, Acadia, и единую Atlantic-Siberia (см. рис. 3). По нашим представлениям, выделение Сибирской и Атлантической групп/подгрупп в ранее проведённых исследованиях (Brunner et al., 2001; Alekseyev et al., 2009) было следствием того, что в анализе использовались образцы, взятые из крайних точек распространения Атлантико-Сибирской группы и при этом отсутствовали образцы из центральной части Северной Евразии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые изучена изменчивость контрольного региона митохондриальной ДНК особей арктического гольца из двух локалитетов Полярного Урала — озера Большое Щучье и реки Большая Хадата. Описано 5 гаплотипов, 4 из которых — впервые.

По результатам анализа собственных и литературных данных показано, что ранее выделенные Сибирская и Атлантическая группы

Рис. 2. Филогенетическое дерево арктического гольца, построенное по алгоритму Neighbour-joining в программе MEGA v.6 (Tamura et al., 2013) на основании данных по изменчивости контрольного региона митохондриальной ДНК (# обозначены собственные данные, цифры над ветвями — результаты бутстреп анализа >50 для основных рассматриваемых групп).



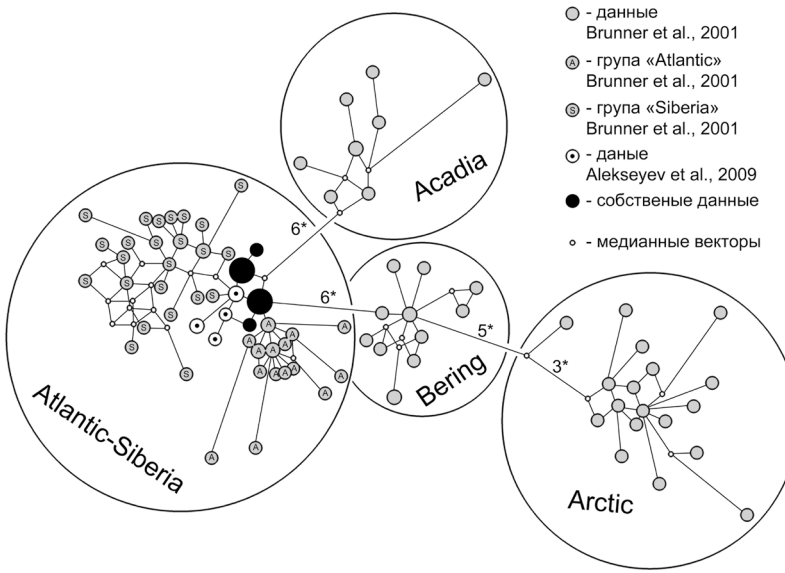


Рис. 3. Медианная сеть гаплотипов контрольного региона митохондриальной ДНК арктического гольца. Сеть построена по алгоритму Median joining с использованием программы Network v. 4.6.1.3 (Bandelt et al., 1999). Размер узлов сети эквивалентен числу идентичных последовательностей, включенных в данный узел, длина ветвей эквивалентна числу замен (*).

(Bruner et al., 2001) могут быть объединены в крупную Атлантико-Сибирскую группу. При этом достаточно высокие значения средних внутригрупповых дистанций (0.011±0.003), позволяют предположить, что данная группа существует в границах ее современного ареала в течение длительного времени.

Авторы выражают благодарность за предоставленный материал члену-корреспонденту РАН, д.б.н. В.Д. Богданову и к.б.н. А.Р. Копорикову, сотрудникам лаборатории филогенетики и биохронологии д.б.н. А.В. Бородину, О.Н. Нетунаевой, С.Б. Ракитину, к.б.н. Л.Э. Ялковской, к.б.н. Е.А. Марковой. Работа выполнена при финансовой поддержке программы развития ведущих научных школ (НШ–2840.2014.4)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас пресноводных рыб России: в 2 т. Т.1. Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2003. С. 100–103.

Самусенок В.П. Экология арктического гольца *Salvelinus alpinus* (L.) высокогорных водоемов Северного Забайкалья: Дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 2000.

Alekseyev S.S., Bajno R., Gordeeva N.V. et al. Phylogeography and sympatric differentiation of the Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex in Siberia as revealed by mtDNA sequence analysis // Journal of Fish Biology. 2009. V. 75. P. 368–392.

Bandelt H-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. P. 37–48.

Bunner P.C., Douglas M.R., Osinov A. et al. Holarctic Phylogeography of Arctic charr (*Salvelinus alpinus L.*) inferred from mitochondrial DNA sequences // Evolution. V. 55. № 3. 2001. P. 573–586

Davidson W.S., Dempson J.B., Bartlett S.E. Distribution of mitochondrial cytochrome B genotypes in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) populations. Intern. Char Symp. 1994. Book of abstracts — Trondheim: Norw. Inst. Nat. Res. Publ., 1994.

Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucl. Acids. Symp. 1999. V. 41. P. 95–98.

Kapralova K.H., Morrissey M.B., Kristja´nsson B.K. et al. Evolution of adaptive diversity and genetic connectivity in Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Iceland // Heredity. 2011. V. 106. P. 472–487.

Murray H.G., Thompson W.F. Rapid isolation of high molecular weight DNA // Nucl. Acids. 1980. Res 8. P. 4321–4325.

Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 // Molecular Biology and Evolution. 2013. V. 30. P. 2725–2729.

Wilson C.C., Hebert P.D. N., Reist J.D., Dempson J.B. Phylogeography and postglasial dispersal of Arctic char *Salvelinus alpinus* in North America // Mol. Ecol. 1996. V. 5. P. 187–197.

Изучение дифференциации популяций на основе изменчивости хлоропластных микросателлитных локусов у видов рода *Pinus* в Крыму и на Кавказе

Н.В. Семериков

Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург.

Ключевые слова: хлоропластные микросателлиты, генетическая изменчивость, популяции, Pinus.

ВВЕДЕНИЕ

В Крыму и на Кавказе естественным образом обитают три вида сосен. Среди них бореальный вид — сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L., и два средиземноморских вида: сосна калабрийская *P. brutia* (Ten.) Mill. и вариация сосны черной — сосна крымская *P. nigra* var. *pallasiana* (D. Don) Aschers. et Graebn. (далее *P. nigra*). С точки зрения популяционной генетики и биогеографии, крымские и кавказские популяции сосен интересны в силу их местонахождения на пределе ареалов данных видов, а также их относительной изолированности друг от друга. Кроме того, крымские и кавказские популяции *P. brutia* являются реликтовыми. Её насаждения занимают очень ограниченные площади и удалены друг от друга. Сосна крымская встречается на Северном Кавказе только в окрестностях п. Архипо-Осиповка. Все предыдущие исследования генетической изменчивости крымских и кавказских видов сосен были проведены с помощью аллозимного анализа (Гончаренко и др., 1998, 2002; Коршиков и др., 2006, 2012; Санников и др., 2012). При этом *P. nigra* была исследована только в Крыму (Гончаренко, 2002). Требует уточнения генетико-таксономический статус крымских и кавказских популяций *P. brutia,* так как крымские и кавказские популяции *P. brutia* рассматриваются иногда как отдельные виды *(P. stankewiczii* Sukacz. в Крыму и *P. pityusa* Stev. на Кавказе) (Орлова, 2002; Коршиков, Горлова, 2006), а иногда — как единый таксон (Гончаренко и др., 1998, 2002). Исследования сосны обыкновенной выявили определенное сходство между крымскими и кавказскими популяциями (Санников, Петрова, 2007; Санников, 2012) при слабых генетических отличиях популяций Крыма и Кременецкого холмогорья (Коршиков, Горлова, 2006) и сильных — между восточно-кавказскими и североевразийскими популяциями (Санников и др., 2007, 2012). Однако генетико-таксономический статус крымской и кавказской *Pinus sylvestris* остаётся недостаточно изученным.

Хлоропластная ДНК (хпДНК) у видов сем. Pinaceae имеет отцовское наследование и передается с пыльцой, что определяет повышенную величину внутривидового генетического потока и позволяет хорошо разграничивать виды (Petit, Excoffier, 2009). Кроме того, унипарентальное наследование маркеров хпДНК обуславливают двукратное (по сравнению с ядерными диплоидными маркерами) снижение эффективного размера популяции и, как следствие, определяет большую их чувствительность в отношении сокращений численности популяций. Используемые в работе микросателлитные локусы хпДНК (cpSSR) обладают сравнительно высокой изменчивостью и скоростью мутирования, что, в сочетании с отсутствием рекомбинации, позволяет выявлять недавно возникшую генетическую структуру.

Работа предполагала решение следующих задач: 1) оценить уровень генетической изменчивости cpSSRs сосны обыкновенной *P. sylvestris* в Крыму и на Кавказе, а также дифференциацию крымских и кавказских популяций *P. sylvestris* между собой и с популяциями основного ареала; 2) исследовать дифференциацию шести реликтовых популяций *P. brutia* в Крыму и на Кавказе, уточнить таксономический статус; 3) исследовать дифференциацию крымских и кавказских популяций *P. nigra*; 4) на основе анализа разнообразия гаплотипов хлоропластной ДНК сделать выводы о демографической истории данных видов и предположить возможные объяснения динамики численности видов и популяций в прошлом.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследовались естественные популяции трех видов сосен. Популяционные выборки *P. brutia* были отобраны из двух мест произрастания этого вида в Крыму — урочища Аязьма и Новый Свет; на черноморском побережье Кавказа исследовано четыре выборки (табл. 1). Наше исследование, в отличие от предыдущих (Гончаренко и др., 1998; Гончаренко, 2002; Коршиков и др., 2006), охватывает весь ареал *P. brutia* в Крыму и на Кавказе. *P. nigra* была изучена из окрестностей п. Никита в центральной части ареала в Крыму и в единственном местопроизрастании на Кавказе, в окрестностях п. Архипо-Осиповка (см. табл. 1). Для изучения кавказских популяций *P. sylvestris* были взяты выборки с Западного и Восточного Кавказа. Сравнение проводилось с ранее полученными данными для 10 популяций *P. sylvestris*, представляющих основную часть ареала вида (Семериков, 2013), и одной популяции *P. sylvestris* из Крыма (Крымский заповедник). Проводился анализ четырех микросателлитных локусов cpSSR: Pt15169, Pt30204, Pt71936 и Pt26081 (Vendramin et al., 1996). Для подтверждения правильности типирования аллелей

было проведено секвенирование всех четырёх локусов cpSSR у трёх видов сосен. Далее анализ вариабельных локусов производился путём электрофореза в полиакриламидном геле. Были вычислены показатели изменчивости *N* (кол-во гаплотипов), *He* (генетическое разнообразие) и проведен анализ AMOVA. Ординация популяций *P. sylvestris* и *P. brutia* выполнена с помощью анализа главных координат на основе парных *R*st (значения генетической дифференциации с учётом дистанций между гаплотипами). Также был выполнен тест корреляции генетических и географических дистанций Мантела. Для анализа исторической демографии были вычислены статистика теста на селективную нейтральность *Fs* (Fu, 1996) и параметры модели внезапного популяционного роста с использованием распределения парных генетических различий между индивидуумами («mismatch distribution») (Rogers, Harpending, 1992; Schneider, Excoffier, 1999;). Вычисления производились с помощью программы NTSYS-pc и Arlequin v.3.1 (Excoffier et al., 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее была обнаружена видоспецифичность изменчивости четырех cpSSR локусов у трех видов сосен, что выражается в длине аллелей и составе гаплотипов. У *P. sylvestris* вариабельны все локусы. По три локуса изменчивы у двух других видов: Pt15169, Pt71936, Pt26081 у *P. brutia*, и Pt30204, Pt71936, Pt26081 у *P. nigra* (Семериков, 2013).

Крымские и кавказские популяции *P. sylvestris* имеют в среднем более низкую величину изменчивости по сравнению с популяциями основного ареала. Показатели разнообразия между выборками существенно варьировали, наименьшая изменчивость зафиксирована в Теберде, наибольшая — в популяции Дагестан 2 (см. табл. 1). Параметры *t* (время популяционного роста), вычисленные на основе распределения «mismatch distribution», в крымско-кавказских популяциях *P. sylvestris* (см. табл. 1) сравнимы с таковыми для популяций основной части ареала (Семериков, 2013) и не отражают региональных демографических флуктуаций.

В целом же крымско-кавказские популяции обособлены от популяций основного ареала (рис. 1). Результаты теста Мантела для *P. sylvestris* значимы ($p = 0.972$), что свидетельствует об обоснованности выделения географических групп популяций у сосны обыкновенной. Общая дифференциация *R*st = 0.072. Уровень дифференциации для крымско-кавказских популяций существенно выше (*R*st =0.05), по сравнению с уровнем дифференциации популяций основного ареала (*R*st = 0.015). Предположительно, причиной этому являются эффекты основателя и изоляционное влияние горных хребтов. Однако

Таблица 1. Координаты, кол-во особей и показатели внутрипопуляционной изменчивости для одной выборки сосны обыкновенной (*P. sylvestris*) из основной части ареала (взята для примера), восьми выборок из Крыма и Северного Кавказа, шести выборок сосны калабрийской (*P. brutia*) и двух выборок сосны крымской (*P. nigra*)

№	Выборки	Координаты выборок с. ш.; в. д.	*n*	*N*	*Fs*	*t*	*He*
	P. sylvestris (основной ареал)						
1	Апатиты	67° 36'; 33° 40'	22	19	-15.188*	4.990	0.987
	Среднее для основного ареала		22.5	18.3			0.979
	P. sylvestris (Крым и Северный Кавказ)						
1	Крымский заповедник	44° 34'; 34° 13'	23	15	-6.321*	5.400	0.961
2	Большой Утриш	44° 45'; 37° 25'	34	21	-11.48*	6.185	0.955
3	Гузерипль	43° 59'; 40° 07'	24	16	-8.373*	3.749	0.964
4	Дагестан 1	42° 25'; 47° 03'	22	16	-8.622*	5.092	0.944
5	Дагестан 2	42° 24'; 46° 54'	23	15	-7.831*	4.270	0.968
6	Дагестан 3	42° 19'; 47° 09'	24	14	-5.075*	4.959	0.938
7	Теберда	43 °22'; 41° 44'	25	10	-2.440	5.713	0.687
8	Оз. Рица	43° 28'; 40° 32'	26	16	-6.328*	3.982	0.935
	Среднее для Крыма и Кавказа		25.1	15.4			0.956
	Среднее		23.8	16.9			0.968
	Всего для *P. sylvestris*		426	117	-25.24*	4.803	0.981
	P. brutia						
1	Новый Свет	44° 49'; 34° 54'	30	4	2.396	6.461	0.637
2	Аязьма	44° 27'; 33° 39'	38	4	-0.836	0.799	0.494
3	Большой Утриш	44° 43'; 37° 26'	23	2	0.266	4.538	0.237
4	Дивноморское	44° 30'; 38° 08'	45	6	-2.633*	0.770	0.417
5	Архипо-Осиповка	44° 21'; 38° 32'	23	4	-0.36	0.799	0.439
6	Пицунда	43° 10'; 40° 20'	30	1	-	-	< 0.001
	Среднее		31.5	3.7			0.375
	Всего для *P. brutia*		189	7	-1.669	0.770	0.412
	P. nigra						
1	Никита	44° 31'; 34° 14'	27	15	-8.162*	4.486	0.960
2	Архипо-Осиповка	44° 21'; 38° 32'	23	16	-11.57*	4.562	0.961
	Среднее		25	15.5			0.962
	Всего для *P. nigra*		50	23	-15.44*	4.630	0.958

*Примечание: n – размер выборки (кол-во особей), N – число гаплотипов в популяции, Fs – значение статистики теста на селективную нейтральность, t – время в млн. лет с момента начала экспансии, He – параметр внутрипопуляционной изменчивости. * – значимые Fs.*

выраженная географическая структура в изученных популяциях Кавказа отсутствует (рисунок). Выделяется крымско-западнокавказская группа популяций, имеющая ряд общих гаплотипов. Наиболее генетически обособленной и генетически обедненной популяцией Кавказа оказалась популяция Теберда. Эта особенность, вероятно, может быть результатом значительного изоляционного влияния высоких горных хребтов и эффектом основателя при восстановлении локальной популяции вслед за её сокращением в неблагоприятных климатических условиях.

Обособление крымско-кавказских популяций от популяций основной части ареала по хпДНК соответствует результатам, полученным ранее на основе аллозимных маркеров (Санников и др., 2012), и указывает на существование длительной изоляции популяций *P. sylvestris* в Крыму и на Кавказе от европейских популяций сосны обыкновенной. Генетическая близость популяций Крыма и Кавказа

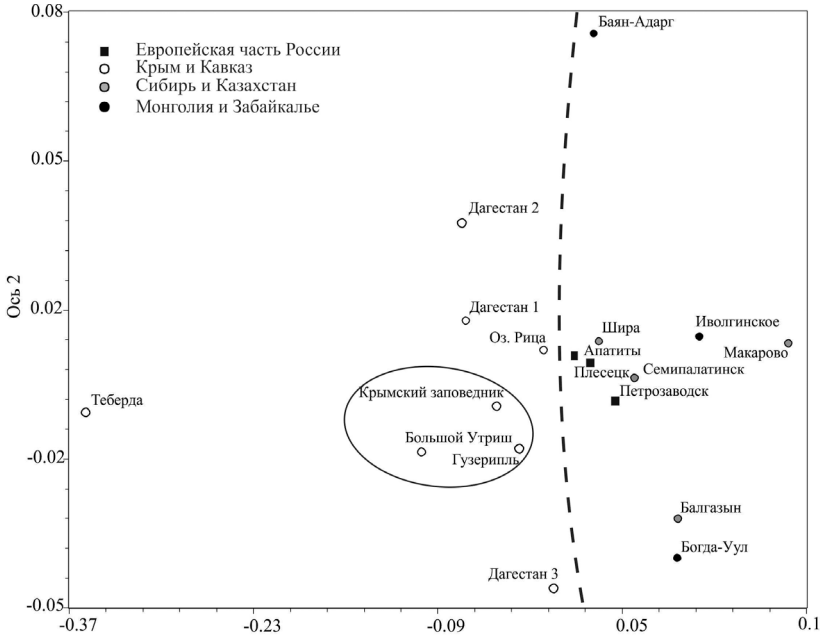


Рисунок. Ординация 18 популяций P. sylvestris из разных частей ареала, полученная на основе четырёх микросетеллитных локусов хлоропластной ДНК (cpSSR), парных значений Rst, и анализа главных координат. Пунктирной линией отделены крымские и кавказские популяций от североевропейских и азиатских, а сплошной выделена крымско-западнокавказская группа популяций.

также была ранее выявлена данными аллозимного анализа (Санников и др., 2012).

Предположительно, в значительной мере проникновение *P. sylvestris* на Кавказ происходило с территории Малой Азии. Севернее Кавказа, начиная с плиоцена и заканчивая современной эпохой, были распространены главным образом степные сообщества. Кроме того, начиная с акчагыльского периода плиоцена (3.3 млн л. н.) и в периоды оледенений плейстоцена севернее Кавказа неоднократно образовывался Манычский пролив. Однако нельзя отрицать возможность проникновения сосны обыкновенной на Кавказ через островные популяции в низовьях Днепра и Дона, которые до сих пор существуют по берегам р. Северский Донец. Имеется подтверждение этому в данных палеогеографии (Гричук, 1989).

Вероятно, сосна обыкновенная проникла в Крым в эоплейстоцене, когда сосново-широколиственные леса с севера доходили до Крыма, который соединялся с сушей широким перешейком (по данным Гричук, 1989). Также вероятно проникновение её в Крым и с Кавказа. Генетическое сходство сосны обыкновенной Крыма и Северного Кавказа, вероятно, есть следствие происходивших в прошлом (23000 лет назад и в более ранние периоды) понижения уровня Черного моря, что делало возможным генетические обмены между сосняками этих горных областей. В то же время на основании палеогеографических сведений можно предполагать, что крымские популяции сосны обыкновенной были изолированы от популяций Русской равнины и Кавказа в начале голоцена (7000 лет назад) в результате морской трансгрессии, что косвенно подтверждается существенными отличиями в составе гаплотипов популяций Крыма от популяций Кавказа.

Популяции *P. brutia* имеют значительно более низкие величины cpSSR изменчивости, чем популяции *P. sylvestris* (см. табл. 1). Наименьшая изменчивость зафиксирована в популяции Пицунда (Кавказ), наибольшая — в популяции Новый Свет (Крым). Параметры исторической демографии для популяций *P. brutia* незначимы, за исключением популяции Дивноморское, для которой зафиксирован низкий возраст экспансии *t* и значимое *Fs*. В целом неравномерность распределения длин аллелей и низкая изменчивость позволяют сделать вывод, что крымские и кавказские популяции *P. brutia* испытали сильное сокращение численности в прошлом во время последнего плейстоценового оледенения либо во время морской трансгрессии (Yena et al., 2005) около 7000 лет назад, и рост их численности начался относительно недавно. Исследование изменчивости хлоропластных микросателлитов в популяциях *P. brutia* из Турции выявило низкую изменчивость и сильное повышение доли межпопуляционной изменчивости по сравнению с внутрипопуляционной, что согласуется

с гипотезой недавней экспансии вида и является следствием эффекта основателя и сильных сокращений численности (Bucci et al., 1998). Необходимо отметить, что численность *P. brutia* остаётся очень малой, что может объясняться термофильностью этого вида.

Шесть популяций *P. brutia* в Крыму и на Кавказе сильно дифференцированы между собой генетически. Это объясняется малыми размерами популяций и их длительной изоляцией друг от друга при слабом генном потоке (Гончаренко, 2002). Результаты теста Мантела для *P. brutia* не значимы ($p = 0.476$), ординация популяций также не выявляет географической структуры (данные не приводятся). Гаплотипы распределены в популяциях случайным образом. По-видимому, их изоляция началась одновременно, и дальнейшая дифференциация была обусловлена дрейфом генов в отдельных популяциях, что подтверждается отсутствием существенных различий в составе гаплотипов Крыма и Кавказа (табл. 2). На основании изучения изменчивости cpSSR можно сделать вывод, что крымские и кавказские популяции *P. brutia* являются единой группой родственных популяций и не имеют различий на таксономическом уровне, что согласуется с предыдущими данными на основе изучения аллозимных маркеров (Гончаренко и др., 1998).

Для сосны крымской (*P. nigra*) характерна высокая внутрипопуляционная изменчивость (см. табл. 1). На основе модели внезапного популяционного роста можно предполагать, что *P. nigra* var. *pallasiana* испытала популяционный рост около 4 млн лет назад, после чего сохраняет высокую численность популяций.

Таблица 2. Распределение гаплотипов в популяциях *Pinus brutia*

Номера гаплотипов	Г1	Г2	Г3	Г4	Г5	Г6	Г7
Состав аллелей*	1/5/2*	1/5/3	0/7/1	1/4/2	1/6/2	1/7/2	1/6/3
Новый Свет	0.533	0.167	0.267	0.033	–	–	–
Аязьма	0.684	0.079	–	0.211	0.026	–	–
среднее для Крыма	0.609	0.123	0.134	0.122	0.013	–	–
Большой Утриш	0.870	–	–	0.130	–	–	–
Дивноморское	0.756	0.044	0.022	0.133	0.022	-	0.022
Архипо-Осиповка	0.739	–	0.043	0.174	–	0.043	–
Пицунда	1.000	–	–	–	–	–	–
среднее для Кавказа	0.842	0.011	0.016	0.109	0.006	0.011	0.006
среднее	0.764	0.048	0.055	0.114	0.008	0.007	0.004

*Примечание: * – аллели в локусах Pt26081, Pt71936, и Pt15169 соответственно.*

Крымские и кавказские популяции сосны крымской обнаруживают существенную дифференциацию на уровне групп популяций, что выше значения дифференциации для *P. brutia,* несмотря на значительно более сильный генный поток, чем у *P. brutia,* выявленный путём анализа аллозимов для крымских популяций *P. nigra* (Гончаренко, 2002). Это может быть объяснено длительной изоляцией кавказской популяции *P. nigra*, имеющей локальное распространение в районе п. Архипо-Осиповка. Исследование cpSSR в популяциях *P. nigra* в Болгарии выявило высокую долю внутрипопуляционной изменчивости и низкую — межпопуляционной (Naydenov, 2006). Однако исследование с использованием ISSR-маркеров выявило высокую степень генетической дифференциации для некоторых популяций *P. nigra* в Испании (Rubio-Moraga, 2012).

ВЫВОДЫ

Крымские и кавказские популяции *P. sylvestris* генетически обособлены от популяций основного ареала, но при этом генетически более дифференцированы между собой (R_{st} = 0.05), по сравнению с популяциями Русской равнины и Сибири. Наиболее генетически близки популяции Крыма и Западного Кавказа. Крымские и кавказские популяции *P. sylvestris* характеризуются в целом более низким значением генетического разнообразия, по сравнению с популяциями основного ареала, что может быть обусловлено эффектом основателя при низкой численности отдельных популяций.

Популяции *P. brutia* имеют низкие показатели генетического разнообразия, свидетельствующие о низкой численности на протяжении длительного периода времени при отсутствии значимого популяционного роста. Крымские и кавказские популяции *P. brutia* не имеют различий на таксономическом уровне. Дифференциация черноморских популяции *P. brutia* (R_{st} = 0.096) обусловлена эффектом основателя и генетическим дрейфом.

Популяции *P. nigra* var. *pallasiana* характеризуются одинаково высокими значениями генетического разнообразия. Существенная генетическая дифференциация (R_{st} = 0.118) между крымской и кавказской популяциями свидетельствует об их относительной изолированности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гончаренко Г.Г., Болсун С.И., Нево Э., Захави А. Генетико-таксономические взаимоотношения у сосны пицундской, сосны Станкевича и сосны брутской // Доклады академии наук. 1998. Т. 359, № 4. С. 565–568.

Гончаренко Г.Г. Генный поток в природных популяциях сосен (Палеарктика) // Лесоведение. 2002. № 4. С. 30–36.

Гричук В.П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. М.: Наука, 1989. 183 с.

Коршиков И.И., Горлова Е.М. Генетическая структура, подразделённость и дифференциация популяций сосны Станкевича в горном Крыму // Генетика. 2006. Т. 42, № 6. С. 824–832.

Коршиков И.И., Подгорный Д.Ю., Лисничук А.Н. Популяционно-генетические отличия между сосной Коха (*Pinus kochiana* Klotzsch ex Koch) горного Крыма и сосной обыкновенной (*P. sylvestris* L.) Кременецкого холмогорья // Бюллетень государственного Никитского ботанического сада. 2012. Вып. 104. С. 22–26.

Орлова Л.С. Таксономический обзор семейства Pinaceae Кавказа // Ботанический журнал. 2002. Т. 87, № 7. С. 99–107.

Санников С.Н., Петрова И.В. Феногеногеография популяций древесных растений: проблемы, методы и некоторые итоги // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24, № 2–3. С. 288–296.

Санников С.Н., Санникова Н.С., Петрова И.В. Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2012. 272 с.

Семериков Н.В. Изменчивость хлоропластных микросателлитных локусов у видов рода *Pinus*: Выпускная квалификационная работа бакалавра. Екатеринбург, 2013. 54 с.

Bucci G., Anzidei M., Madaghiele A., Vendramin G. G. Detection of haplotypic variation and natural hybridization in halepensis-complex pine species using chloroplast simple sequence repeat (SSR) markers // Mol. Ecol. 1998. V. 7. № 12. P. 1633–1643.

Excoffier L., Laval G., Schneider S. ARLEQUIN ver. 3.1 [Electronic resource]: An Integrated Software Package for Population Genetics Data Analysis. Computational and Molecular Population Genetics Lab (CMPG). Bern: Institute of Zoology, University of Bern, 2006.

Fu Y.X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection // Genetics. 1996. V. 147. № 2. P. 915–925.

Naydenov K.D., Tremblay F.M., Fenton N.J., Alexandrov A. Structure of *Pinus nigra* Arn. populations in Bulgaria revealed by chloroplast microsatellites and terpenes analysis: Provenance tests // Biochem. Syst. and Ecol. 2006. V. 34. № 7. P. 562–574.

Petit R.J., Excoffier L. Gene flow and species delimitation // Trends Ecol. Evol. 2009. V. 24. № 7. P. 386–393.

Rogers A.R., Harpending H. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences // Mol. Biol. Evol. 1992. V. 9. № 3. P. 552–569.

Rubio-Moraga A., Candel-Perez D., Lucas-Borja M.E. et al. Genetic Diversity of *Pinus nigra* Arn. Populations in Southern Spain and Northern Morocco Revealed By Inter-Simple Sequence Repeat Profiles // Int. J. Mol. Sci. 2012. V. 13. № 5. P. 5645–5658.

Schneider S., Excoffier L. Estimation of demographic parameters from the distribution of pairwise differences when the mutation rates vary among sites: Application to human mitochondrial DNA // Genetics. 1999. V. 152. № 3. P. 1079–1089.

Vendramin G.G., Lelli L., Rossi P., Morgante M. A set of primers for the amplification of 20 chloroplast microsatellites in Pinaceae // Mol. Ecol. 1996. V. 5. № 4. P. 111–114.

Yena An., Yena Al., Yena V. “Stankiewicz pine” in Crimea: some new taxonomical, chorological and paleo-landscape considerations // Dendrobiology. 2005. V. 53. P. 63–69.

Опыт использования данных дистанционного зондирования Земли в экологии импактных регионов на примере индекса NDVI

И.А. Сморкалов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: дыхание почвы, NDVI, промышленное загрязнение, вегетационный индекс, медеплавильный завод лесные экосистемы, продуктивность

Промышленное загрязнение оказывает сильное воздействие на все компоненты экосистем, в том числе на цикл углерода — один из ключевых элементов функционирования природных сообществ. Для надежного моделирования изменений углеродного бюджета, необходимо уметь относительно точно оценивать его отдельные составляющие. Нами было показано, что разные компоненты эмиссии CO_2 из почвы (расходной части бюджета углерода) либо практически не изменяются при приближении к источнику эмиссии поллютантов (дыхание лесной подстилки), либо незначительно угнетаются (дыхание минеральных горизонтов) (Сморкалов, Воробейчик, 2012, 2016). Приходная часть бюджета углерода, выраженная в величине надземной фитомассы, обычно уменьшается с усилением загрязнения (Усольцев и др., 2012; Воробейчик и др., 2014). Классические методы определения биомассы растений очень трудоемки и проводятся, как правило, для отдельных ярусов (моховой, травяно-кустарничковый, древесный). В настоящее время активно развиваются методы оценки состояния растительности, основанные на использовании данных дистанционного зондирования Земли. Так, например, широко используется нормализованный дифференциальный вегетационный индекс (NDVI) (Трифонова, Мищенко, 2013; Reynolds et al., 2015) — параметр, обычно демонстрирующий значительную корреляцию с общей надземной фитомассой. Расчет NDVI базируется на двух наиболее стабильных (не зависящих от прочих факторов) участках спектральной кривой отражения сосудистых растений. В красной области спектра (0.6–0.7 мкм) лежит максимум поглощения солнечной радиации хлорофиллом высших сосудистых растений, а в инфракрасной области (0.7–1.0 мкм) находится область максимального отражения клеточных структур листа. То есть высокая фотосинтетическая активность

(связанная, как правило, с густой растительностью) ведет к меньшему отражению в красной области спектра и большему в инфракрасной. Отношение этих показателей друг к другу позволяет четко выделять и анализировать растения отдельно от прочих природных объектов. Использование нормализованной разности между минимумом и максимумом отражений увеличивает точность измерения и позволяет уменьшить влияние таких явлений, как различия освещенности в момент снимка, облачности, дымки, поглощение радиации атмосферой и пр. Цель работы — проанализировать изменение величины NDVI и его взаимосвязь с дыханием почвы и лесной подстилки в градиенте промышленного загрязнения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работы проведены возле Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ) — крупного предприятия цветной металлургии, действующего с 1940 г. и расположенного на Среднем Урале (подзона южной тайги) около г. Ревды Свердловской обл., в 50 км к западу от Екатеринбурга. Основные ингредиенты выбросов — SO_2 и пылевые частицы с сорбированными металлами и металлоидами (Cu, Pb, Cd, Zn, Fe, As, Hg и др.). Работы проведены в ельниках-пихтарниках, где под действием загрязнения произошла закономерная смена растительных ассоциаций — от неморально-кисличных через разнотравно-злаковые до мохово-хвощовых и мертвопокровных. Почвенный покров представлен бурыми горно-лесными, дерново-подзолистыми и серыми лесными почвами. В фоновой зоне мощность подстилки равна 2–3 см, в буферной — увеличена до 5–7 см, в импактной — до 10–15 см. Выбрали 10 участков на удалении от 1 до 33 км к западу от завода. На каждом участке было заложено по 3 пробные площади (25×25 м^2) в сходных ландшафтных и почвенно-растительных условиях (отстоят на 50–200 м друг от друга).

Дыхание почвы измеряли 8–11 июля 2013 г. с 10 до 16 ч. На каждой пробной площади эмиссию CO_2 измеряли в 10 случайно выбранных точках (точки отстоят не менее чем на 5 м друг от друга). Всего выполнено 300 измерений на 30 пробных площадях.

Скорость потока CO_2 с поверхности почвы измеряли полевым респирометром Li-8100A (Li-Cor biosciences, США), работающим по принципу закрытого динамического камерного метода (Luo, Zhou, 2006).

Для разделения общей эмиссии на эмиссию из лесной подстилки и минеральных горизонтов почвы использовали оригинальную методику (Сморкалов, 2013). Измерение дыхания подстилки проводили в тех же точках, что и измерение общей эмиссии CO_2.

NDVI рассчитывали по формуле

$$NDVI = \frac{NIR - RED}{NIR + RED},$$

где NIR и RED — измеряемые яркости ближнего инфракрасного и красного каналов сканера спутника, соответственно. Для расчетов использовали снимок со спутника Landsat 7/ETM+ от 6 июля 2013 г. с пространственным разрешением 30 м (http://earthexplorer.usgs.gov). Обработку снимка проводили в программе QGIS v. 2.6.0 с использованием растрового калькулятора и плагина «Point Samling Tool». Значение индекса на снимке определяли по GPS-координатам центра каждой пробной площади. Всего получено 30 значений NDVI.

В качестве показателя уровня загрязнения использовали содержание меди в лесной подстилке (Сморкалов, Воробейчик, 2011).

Для статистической обработки использовали корреляционный и регрессионный анализы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Значения NDVI колебались от 0.24 до 0.47 (табл. 1) и не перекрывались между зонами; показали значимую отрицательную корреляцию с уровнем загрязнения (табл. 2, рисунок). Уменьшение NDVI при увеличении степени загрязнения согласуется со снижением биомассы травяно-кустарничкового яруса и изреживанием древостоя в исследуемом районе (Усольцев и др., 2012; Воробейчик и др., 2014).

Из рассмотренных показателей эмиссии CO_2 сильнее всего NDVI коррелировал с дыханием минеральных горизонтов, тогда как связь

Таблица 1. Значения NDVI в разных зонах нагрузки

Зона нагрузки	NDVI	
	Среднее±ошибка	min–max
Фоновая (*n=9*)	0.43±0.007	0.41–0.47
Буферная (*n=12*)	0.39±0.007	0.33–0.42
Импактная (*n=9*)	0.29±0.009	0.24–0.33

Таблица 2. Коэффициенты корреляции Спирмена значений NDVI с показателями эмиссии CO_2 и содержанием Cu (*n=30*).

Общая эмиссия	Дыхание подстилки	Дыхание минеральных горизонтов	Содержание Cu
0.53*	0.12	0.65*	-0.82*

*Примечание: * – корреляция значима при p<0.01.*

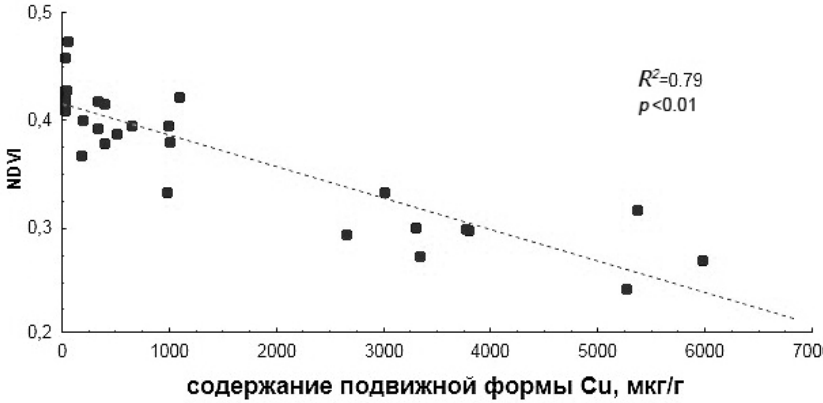


Рисунок. Зависимость NDVI от содержания подвижной формы меди в подстилке.

с дыханием подстилки (см. табл. 2) отсутствовала. Вероятно, это связано с тем, что почти все корни сосредоточены в минеральной части профиля и практически отсутствуют в подстилке (Сморкалов, Воробейчик, 2016). Сопоставляя отсутствие связи запаса корней в минеральных горизонтах со степенью загрязнения (Сморкалов, Воробейчик, 2016), значимое уменьшение величины надземной фитомассы (по полученным нами значениям NDVI и по литературным данным (Воробейчик и др., 2014)) и эмиссии CO_2 из минеральных горизонтов при увеличении загрязнения, мы предположили следующий механизм действия загрязнения на интенсивность дыхания минеральных горизонтов. В ответ на изреживание древостоя при приближении к источнику выбросов, в фитоценозе происходят компенсаторные реакции, выраженные в увеличении густоты подроста и разрастании толерантных к загрязнению видов травяно-кустарничкового яруса (в первую очередь злаков) (Воробейчик и др., 2014). В результате происходит уменьшение надземной фитомассы на фоне отсутствия значительных изменений подземной биомассы (Сморкалов, Воробейчик, 2016). Таким образом, автотрофная составляющая дыхания минеральных горизонтов остается постоянной в градиенте загрязнения. Микробное же дыхание из минеральной части профиля уменьшается с увеличением загрязнения, что соответствует данным о реакции микрофлоры на повышенное содержание тяжелых металлов (Frey et al., 2006; Åkerblom et al., 2007). Суммарный поток CO_2, соответственно, уменьшается при приближению к источнику поллютантов.

Таким образом, полученные предварительные данные показывают, что использование NDVI в качестве показателя продукции надземной фитомассы дает адекватные результаты и позволяет приблизиться к пониманию механизмов изменения бюджета углерода при промышленном загрязнении. Однако следует отметить, что для точной оценки биомассы с помощью данных дистанционного зондирования необходимо провести калибровку по результатам прямого определения биомассы и атмосферную коррекцию исходных космоснимков.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований УрО РАН (проект № 15–12–4–27).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В., Бергман И.Е. Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2014. № 6. С. 448–458.

Сморкалов И.А. Определение интенсивности дыхания подстилки *in situ*: новые вопросы // Экология: теория и практика: материалы Всерос. конф. молодых ученых, изд-во “Гощицкий”. Екатеринбург, 2013. С. 101–102.

Сморкалов И.А., Воробейчик Е.Л. Почвенное дыхание лесных экосистем в градиентах загрязнения среды выбросами медеплавильных заводов // Экология. 2011. № 6. С. 429–435.

Сморкалов И.А., Воробейчик Е.Л. Влияние промышленного загрязнения тяжелыми металлами на дыхание лесной подстилки // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2012. Т. 37, № 5. С. 224–227.

Сморкалов И.А., Воробейчик Е.Л. Механизм стабильности эмиссии CO_2 из лесной подстилки в градиенте промышленного загрязнения // Лесоведение. 2016 (в печати).

Трифонова Т.А., Мищенко Н.В. Почвенно-продукционный потенциал экосистем речных бассейнов на основе наземных и дистанционных данных. Москва: ГЕОС, 2013. 272 с.

Усольцев В.А., Воробейчик Е.Л., Бергман И.Е. Биологическая продуктивность лесов Урала в условиях техногенного загрязнения: исследование системы связей и закономерностей. Екатеринбург: Изд-во УГЛТУ, 2012. 365 с.

Åkerblom S., Bååth E., Bringmark L., Bringmark E. Experimentally induced effects of heavy metal on microbial activity and community structure of forest mor layers // Biology and Fertility of Soils. 2007. V. 44. № 1. З. 79–91.

Frey B., Stemmer M., Widmer F. et al. Microbial activity and community structure of a soil after heavy metal contamination in a model forest ecosystem // Soil Biology and Biochemistry. 2006. V. 38. № 7. P. 1745–1756.

Luo Y., Zhou X. Soil respiration and the environment. Burlington: Acad. Press, 2006. 316 p.

Reynolds L.L., Johnson B.R., Pfeifer-Meister L., Bridgham S.D. Soil respiration response to climate change in Pacific Northwest prairies is mediated by a regional Mediterranean climate gradient // Global Change Biology. 2015. V. 21. № 1. P. 487–500.

Анализ изменчивости крыльев боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) на разных фазах динамики численности популяции

И.А. Солонкин[1], А.О. Шкурихин[2], Е.Ю. Захарова[2], Т.С. Ослина[2]

[1]*Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург*

[2]*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург*

Ключевые слова: стабильность развития, хронографическая изменчивость, нарушение жилкования, размер крыла, Aporia crataegi, боярышница.

ВВЕДЕНИЕ

В современной популяционной экологии насекомых актуальна проблема внутрипопуляционных механизмов динамики численности популяций (Алексеев, 2000; Исаев и др., 2001). Сопряжённая с популяционными циклами хронографическая морфологическая изменчивость может маркировать происходящие в популяции процессы, в том числе и служащие причиной для изменений численности (Шилов, 1997; Исаев и др., 2001). У насекомых исследования синхронных с динамикой численности изменений фенооблика популяции в основном касаются видов, для которых характерны значительные отличия между особями на разных фазах популяционного цикла (явление плотностно-индуцированного полиморфизма) (Алексеев, 2000). Однако плотностно-зависимые эффекты не всегда выражены настолько резко. Так, показано, что на фазе вспышки численности боярышница *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) в Сибири характеризуется более мелкими размерами, чем в условиях более низкой плотности популяции (Кузнецова, 2004).

Известно, что увеличение плотности популяции у животных сопровождается повышением уровня стресса (Шилов, 1997). На многочисленных примерах показано, что повышение уровня стресса приводит к дестабилизации развития (Захаров, 1987; Захаров, Трофимов, 2014; Ross, Robertson, 1990; Møller, Swaddle, 1997). Хорошо известно, что стабильность развития — это совокупность процессов, поддерживающих реализацию фенотипической нормы и противостоящих онтогенетическому шуму, то есть спонтанным нарушениям развития (Астауров, 1974; Захаров, 1987; Waddington, 1957; Debat, David, 2001). Данные о взаимосвязи плотности популяции и стабильности развития у животных на текущий момент недостаточны

и являются противоречивыми (Васильев и др., 2003; Захаров и др., 2011). В качестве меры стабильности развития принято использовать величину флуктуирующей асимметрии (ФА) билатеральных признаков (Захаров, 1987; Palmer, 1994; Møller, Swaddle, 1997). Однако в качестве меры стабильности онтогенеза может быть использована и частота реализации неустойчивых в своём проявлении отклонений развития — морфозов (Шмальгаузен, 1968; Ross, Robertson, 1990).

Закономерности проявления нарушений жилкования крыльев насекомых (устойчивость проявления, зависимость от генетических факторов и т.д.) до настоящего времени исследованы недостаточно. На медоносной пчеле *Apis mellifera* L. и американских представителях семейства Formicidae показано, что в большинстве случаев высокой частоте встречаемости нарушений жилкования в популяции соответствует значительный уровень флуктуирующей асимметрии, оцененной по различным признакам (Ross, Robertson, 1990; Smith et al., 1997). Таким образом, частота возникновения нарушений жилкования крыльев насекомых, вероятно, может служить показателем стабильности развития особи.

Боярышница *Aporia crataegi* L. — один из немногих видов булавоусых чешуекрылых (Rhopalocera) с эруптивным типом динамики численности, способный давать вспышки массового размножения (Исаев и др., 2001). Согласно нашим наблюдениям, вспышка массового размножения боярышницы на юге Свердловской и севере Челябинской областей началась в 2009 г. и продолжалась до 2013 г. На юге Свердловской области в 2014 г. популяция вступила в фазу разреживания. Таким образом, мы имеем возможность оценить стабильность развития и морфологическую изменчивость боярышницы *A. crataegi* на разных фазах популяционного цикла.

Цель работы — анализ характера проявления нарушений жилкования и изменчивость размеров крыльев *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) на разных фазах динамики численности популяции. Для достижения поставленной цели были решены следующие задачи: 1) изучить характер распределения нарушений жилкования на крыльях боярышницы; 2) изучить закономерности проявления нарушений жилкования крыльев боярышницы в зависимости от пола, размеров имаго и кормовой породы гусеницы; 3) сравнить закономерности проявления нарушений жилкования и размеры крыльев боярышницы на стадии вспышки численности и стадии разреживания популяции.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В данной работе проанализированы выборки боярышницы, собранные в Сысертском районе Свердловской области в 2013 и 2014 гг. Имаго отлавливали в природной популяции на протяжении

всего периода лёта. Параллельно с двух кормовых пород боярышницы — рябины и черемухи — были собраны гусеницы V возраста и куколки. Из них в ходе индивидуального выращивания в пластиковых садках в природных условиях были получены имаго. Объем проанализированного материала приведен в таблице 1.

Таблица 1. Объёмы проанализированных выборок боярышницы

		Самцы	Самки	Самцы	Самки
		2013		2014	
Эксперимент	черемуха	49	48	46	154
	рябина	(5)	(6)	37	58
Природная популяция		66 (253)	67 (291)	285	231

Примечание. В скобках указан объём материала, использованного при анализе площади крыльев, без скобок — при анализе нарушений жилкования.

Крылья имаго были отпрепарированы и сфотографированы с помощью цифрового фотоаппарата. В результате была создана коллекция сухих препаратов крыльев и дублирующий ее каталог электронных изображений. В качестве характеристики размеров крыла использовали его площадь. Площади крыльев рассчитывали в программе tpsUtil 1.40 (Rohlf, 2008) как площадь поверхности, ограниченную метками (ландмарками), схема расстановки которых показана на рис. 1.

Различия в размерах переднего крыла между выборками самцов и самок 2013–2014 гг., полученных в ходе индивидуального выращивания на двух кормовых породах и отловленных из природной популяции, оценили с помощью трехфакторного дисперсионного анализа

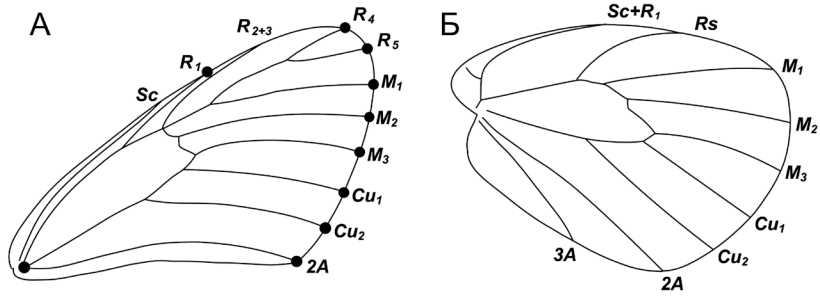


Рис. 1. Номенклатура жилок переднего (А) и заднего (Б) крыла A. crataegi и схема расстановки меток (landmarks) на переднем крыле.

(ANOVA) в программе Statistica 8.0. Статистическую значимость различий между отдельными выборками оценили с помощью апостериорного критерия Тьюки. Различия по площади крыла между имаго с нарушениями жилкования и без них оценили для каждой выборки самцов и самок при помощи критерия Стьюдента *t*.

Поиск нарушений жилкования осуществляли, просматривая отпрепарированные крылья с вентральной стороны с использованием микроскопа. При регистрации нарушений учитывалось их местоположение на определённом участке жилкования (от одной точки ветвления до другой). Под нарушениями жилкования мы понимаем самые разные отклонения от нормальной для данного вида схемы. В работе не учитывали изменчивость D жилок, жилки M_2–M_1 и M_1–R_2 заднего крыла, и M_2–M_1+$R_{(4+5)}$ переднего крыла. Кроме того, не учитывались такие отклонения, как «волнистость» жилок; бугорки, не сопряжённые с искривлением жилки; а также небольшие, округлой формы участки мембраны крыла, выступающие над его поверхностью и имеющие тёмную пигментацию.

В качестве меры асимметричности проявления нарушений жилкования использовали частоту встречаемости асимметриков по данной жилке. Теоретическая частота встречаемости асимметриков была высчитана по формуле, предложенной Б.Л. Астауровым (1974). Сравнение теоретической и эмпирической частот встречаемости проводилось по критерию χ^2 Пирсона в программе Past 2.17 (Hammer et al., 2001). В качестве меры направленной асимметрии использовалось среднее различие между сторонами Md (Захаров, 1987). Под частотой встречаемости нарушений понимается количество нарушений на общее число жилок, при этом жилки с нулевой частотой встречаемости нарушений не учитываются. Частоты встречаемости нарушений во всех случаях сравнивались с помощью критерия χ^2 Пирсона.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Проявление нарушений жилкования преимущественно асимметрично: частота асимметричного проявления на признак в среднем составила 85%, направленная асимметрия отсутствует (χ^2=0.61, *df*=1, *p*>0.05). Частота встречаемости симметриков значимо не отличается от теоретической, которая ожидается при условии случайной и независимой реализации признака на разных сторонах тела (χ^2=1.95, *df*=1, *p*>0.05). Таким образом, закономерности антимерного проявления нарушений жилкования носят характер флуктуирующей асимметрии, и, следовательно, нарушения жилкования представляют собой отклонения, характеризующие стабильность развития.

Все варианты нарушений жилкования мы разделили на два противоположных типа. Один тип составляют случаи редукции (недо-

развития) жилок, а другой — напротив, с появлением лишних жилок. Существует и третий вариант изменения нормального жилкования — искривление жилок, однако данный случай можно представить как первый этап развития лишней жилки. Распределение нарушений по разным жилкам крыла статистически значимо неравномерно (χ^2=635.2, *df*=24, *p*<0.01). Нарушения встречаются часто лишь на немногих жилках ($R_{(2+3)}$, Cu_1 и 2A на переднем крыле и M_2 и 3A на заднем). На большинстве жилок нарушения всегда отсутствуют или всегда появляются с очень небольшой частотой.

Набор вариантов нарушений, которые жилка может реализовать, ограничен, что соответствует эпигенетическим представлениям об изменчивости. Такие жилки, как $R_{(2+3)}$, Cu_1 и 2A на переднем крыле и M_2 и 3A на заднем с высокой частотой реализуют один и тот же вариант нарушения, при этом степень и специфика проявления данного варианта нарушения изменчивы. Известно, что у медоносной пчелы большинство нарушений жилкования возникают на одних и тех же жилках, в одних и тех же местах крыла (Smith et al., 1997). Не исключено, что подобные, закономерно возникающие в одних и тех же местах, нарушения жилкования крыла боярышницы можно рассматривать как фены, то есть устойчивые дискретные состояния порогового неметрического признака (Васильев, 2005).

Взаимосвязь между частотой встречаемости нарушений жилкования и кормовой породой гусениц неоднозначна. Так у самок 2014 г., развивавшихся на рябине, частота встречаемости нарушений жилкования на жилку значимо выше, чем у самок, развивавшихся на черёмухе (χ^2=7.7, *df*=1, *p*<0.01), в то время как у самцов обнаружена противоположная закономерность (χ^2=4.3, *df*=1, *p*<0.05). Между имаго, развивавшимися на разных кормовых породах, обнаружены значимые различия в размерах: передние крылья имаго, развивавшихся на черёмухе, значимо крупнее, чем развивавшихся на рябине (рис. 2). Эти данные согласуются с тем фактом, что масса гусениц, развивавшихся на черёмухе, больше, чем развивавшихся на рябине (Ключерёва и др., 2014), и свидетельствуют о том, что в Свердловской области рябина как кормовая порода менее благоприятна для боярышницы.

Различия в характере проявления нарушений жилкования, связанные с полом, оказались неодинаковыми на разных фазах динамики численности популяции. Так в 2013 г., в конце фазы вспышки численности, нарушения жилкования значимо чаще встречались у самцов, чем у самок (χ^2=4.69, *df*=1, *p*<0.05; рис. 3). В 2014 г. эта закономерность отсутствует: нарушения жилкования у особей разных полов встречаются со статистически не различающейся частотой (χ^2= 0.515, *df*=1, *p*>0.05; см. рис. 3). Таким образом, зависимость характера проявления нарушений жилкования от пола особи неодина-

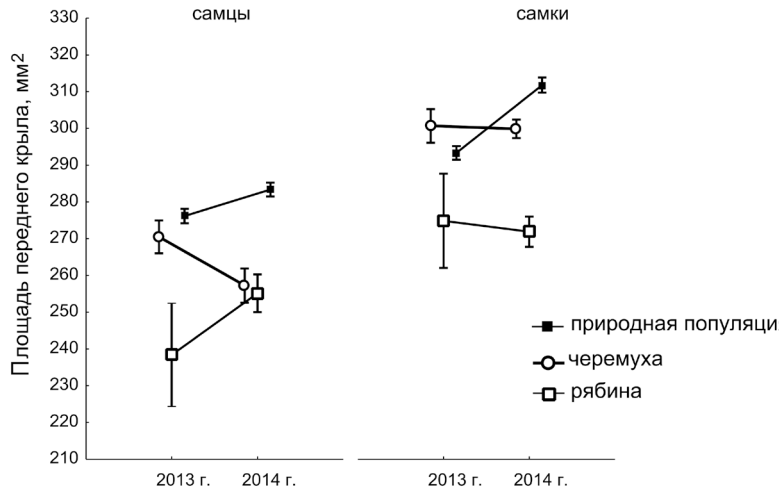


Рис. 2. Размеры крыла самцов и самок A. crataegi, отловленных из природной популяции и выращенных на различных кормовых породах в условиях полевого стационара, в 2013–2014 гг.

кова в разные годы. Не исключено, что наличие и характер этой связи зависит от фазы популяционного цикла.

Сильнее всего по характеру проявления нарушений жилкования отличаются выборки, полученные в разные годы на разных фазах популяционного цикла. На фазе разреживания популяции, по сравнению с фазой вспышки численности, в 4 раза уменьшилась общая частота встречаемости нарушений на жилку (0.0036 в 2014 г. и 0.015 в 2013 г. соответственно, см. рис. 3), разница статистически значима (χ^2=196.58, df=1, p<0.0001). Уменьшилась и доля особей, несущих нарушения (с 39.8 до 13.3%, χ^2=86.56, df=1, p<0.0001). Повышенная ча-

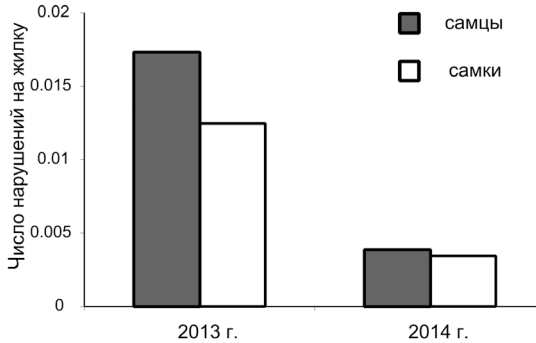


Рис. 3. Встречаемость нарушений жилкования крыльев самцов и самок боярышницы на разных фазах популяционного цикла.

2013 г. — фаза вспышки численности,

2014 г. — фаза разреживания.

стота встречаемости нарушений в конце фазы вспышки может быть связана с общей дестабилизацией развития, обусловленной эффектом плотности популяции (Исаев и др., 2001).

На фазе вспышки численности и фазе разреживания проявляются различия между популяцией и в размерах имаго. Так, отловленные из природной популяции самки в 2014 г. были значимо крупнее, чем в 2013 г. (см. рис. 2), что согласуется с результатами, полученными на другой популяции боярышницы (Кузнецова, 2004). Для самцов из природной популяции прослеживается сходная тенденция, однако различия между выборками по критерию Тьюки статистически незначимы. Таким образом, высокая плотность популяции отрицательно влияет на размеры имаго и тем самым на многие параметры жизнеспособности, включая плодовитость (Roff, 2002). В силу того, что выборки 2013 и 2014 гг. статистически значимо различались и по частоте встречаемости нарушений жилкования крыла, и по его размерам, мы провели оценку взаимосвязи двух данных параметров. Однако по результатам сравнения критерием Стьюдента площади крыла имаго с нарушениями жилкования и без них статистически значимо не различались.

В 2014 г., по сравнению с 2013 г., существенно изменился характер распределения нарушений по жилкам (χ^2=56.07, df=22, p<0.001). При этом характер распределения нарушений, не отнесённых нами к фенам, в 2014 г. значимо не отличается от такового в 2013 г. (χ^2=18.25, df=17, p>0,05). В то же время в 2014 г., по сравнению с 2013 г., произошёл значимый сдвиг частот некоторых фенов (табл. 2). Таким образом, наряду со значительным изменением общей частоты встречаемости нарушений в 2014 г., по сравнению с 2013 г., произошло преобразование фенооблика популяции. Не исключено, что наблюдаемые изменения связаны с динамикой численности популяции.

Таблица 2. Встречаемость нарушений жилкования (фенов) на крыльях в выборках боярышницы в 2013 и 2014 гг.

Признаки (жилки)	Число фенов		Относительная частота встречаемости фенов, %		χ^2	df	p
	2013 г.	2014 г.	2013 г.	2014 г.			
$R_{(2+3)}$	5	10	2.9	6.3	2.25	1	>0.05
Cu_1	19	0	10.9	0.0	18.41	1	<0.0001
2A	24	7	13.8	4.4	8.68	1	<0.01
M_2	52	37	29.9	23.3	1.86	1	>0.05
3A	17	6	9.8	3.8	4.65	1	<0.05

ВЫВОДЫ

Нарушения жилкования крыльев боярышницы представляют собой отклонения развития, вероятно, слабо зависящие от генетических факторов, поскольку закономерности их проявления носят характер флуктуирующей асимметрии.

Нарушения распределяются по жилкам неслучайно. Некоторые из нарушений жилкования закономерно возникают на одном и том же участке крыла, не исключено, что данные нарушения можно считать фенами.

В год вспышки численности нарушения чаще встречаются у самцов, чем у самок, а в год разреживания популяции такая закономерность отсутствует.

Стабильность развития и размеры имаго боярышницы в популяции в год вспышки массового размножения меньше, чем в условиях низкой плотности популяции.

Работа выполнена при поддержке программы УрО РАН «Живая природа» № 12 (проект 15–12–4–25) и программы развития ведущих научных школ (НШ-2840.2014.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев А.А. Изучение плотностно-зависимого фазового полиморфизма лугового мотылька *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera: Pyraustidae): Автореф. ... канд. биол. наук. ИСиЭЖ СО РАН. Новосибирск, 2000. 20 с.

Астауров Б.Л. Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. 359 с.

Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига, 2005. 640 с.

Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К. и др. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. Новосибирск: Издательство СО РАН, 2003. 232 с.

Захаров В.М. Асимметрия животных: популяционно-феногенетический подход. М.: Наука, 1987. 216 с.

Захаров В.М., Шефтель Б.И., Дмитриев С.Г. Изменение климата и популяционная динамика: возможные последствия (на примере мелких млекопитающих в Центральной Сибири) // Успехи современной биологии. 2011. Т. 131, № 5. С.435–439.

Захаров В.М., Трофимов И.Е. Гомеостатические механизмы биологических систем: гомеостаз развития // Онтогенез. 2014. Т. 45, № 3. С. 138–150.

Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В. и др. Популяционная динамика лесных насекомых. М.: Наука, 2001. 374 с.

Ключерева И.Д., Ослина Т.С., Шкурихин А.О., Захарова Е.Ю. Динамика массы тела гусениц боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) при реактивации после зимовки на Среднем Урале // Экология: популяция, вид, среда. Материалы Всеросс. конф. молодых учёных, Екатеринбург, 14–18 апр. 2014 г. ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург: Гощицкий, 2014. С. 81–84.

Кузнецова В.В. Боярышница (*Aporia crataegi* L.) в пригородных насаждениях г. Красноярска: биология, динамика численности, взаимодействие с кор-

мовыми растениями. Автореф. ... канд. биол. наук. КрасГУ. Красноярск, 2004. 18 с.

Шилов И.А. Экология. М.: Высш. шк., 1997. 512 с.

Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции: теория стабилизирующего отбора. М.: Наука, 1968. 452 с.

Debat V., David P. Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability // Trends in ecology and evolution. 2001. V. 16. № 10. P. 555–561.

Gotthard K. Adaptive growth decisions in butterflies // BioScience. 2008. V. 58. № 3. P. 222–230.

*Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.*D. PAST version 2.17. Paleontological Statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica. 2001. 4 (1). 9 p.

Møller A.P., Swaddle J.P. Asymmetry, developmental stability and evolution. Oxford: Oxford Univ. Press, 1997. 304 p.

Palmer A.R. Fluctuating asymmetry analyses: a primer // Developmental instability: its origins and evolutionary implications / ed. Markow T.A. Netherlands: Kluwer, Dordrecht, 1994. P. 335–364.

Roff D.A. Life history evolution. Sunderland: Sinauer, 2002. 465 p.

Rohlf F.J. TpsUtil version 1.40. Ecology & Evolution: (program) New York: Suny at Stony Brook, 2008.

Ross K.G., Robertson J.L. Developmental stability, heterozygosity, and fitness in two introduced fire ants (*Solenopsis invicta* and *S. richteri*) and their hybrid // Heredity. 1990. V. 64. № 1. P. 93–103.

Smith D.R., Crespi B.J., Bookstein F.L. Fluctuating asymmetry in the honey bee, *Apis mellifera*: effects of ploidy and hybridization // Journal of Evolutionary Biology. 1997. V. 10. №. 4. P. 551–574.

Waddington C.H. The Strategy of the Genes. London: George Allen Unwin, 1957. 262 p.

Характеристика подорожника большого из зон радиоактивного и химического загрязнения: результаты вегетационного эксперимента

Н.С. Шималина

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: ионизирующая радиация, тяжелые металлы, Plantago major L., морфо-физиологические параметры.

На территории Уральского региона сформировались уникальные зоны, в пределах которых находятся биоценозы, испытывающие на себе воздействие радиоактивного или химического загрязнения в течение десятков лет. Можно предполагать, что каждая ценопопуляция, испытывающая действие ионизирующей радиации или тяжелых металлов, пройдя многие этапы отбора, приобретет специфические черты (Pozolotina et al., 2012).

Ранее нами был проведен лабораторный эксперимент по оценке качества семенного потомства подорожника большого (*Plantago major* L.) из зон радиоактивного и химического загрязнения (Шималина, Антонова, 2014). Было показано, что семенное потомство из зоны радиоактивного загрязнения (ВУРС) обладало высокой жизнеспособностью, а семена из зоны химического загрязнения (НТМК) — низкой. Число проростков подорожника с аномалиями на ранних стадиях онтогенеза было низким, наибольшее число нарушений было свойственно выборкам из зоны ВУРСа. Из-за небольшого количества аномалий на ранних стадиях развития подорожника в полной мере оценить генетический груз в популяциях не представляется возможным. Аналогичные выводы были сделаны и для родственного вида — подорожника ланцетолистного из зоны Чернобыльской аварии (Попова и др., 1992).

Цель данной работы — изучение морфо-физиологичесих параметров у *P. major* L. в ходе эксперимента в условиях выровненного агрофона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Семена подорожника большого (*Plantago major* L.) собирали в 2011 г. в головной части Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа), который сформировался в результате аварии на ПО «Маяк» в 1957 г., и в зоне воздействия Нижнетагильского металлургического комбината (НТМК). В зоне радиоактивного загрязнения были выбраны две площадки — на северном и юго-западном берегах оз. Урускуль (центральная ось следа — ВУРС-1 и ВУРС-2). В зоне

химического загрязнения две пробные площадки были заложены на разном удалении от предприятия: пос. Сухоложский (НТМК-1) и Алапаевская ветка (НТМК-2). Две фоновые площадки располагались вне зоны радиационного и химического загрязнения (Белоярский и Каменск-Уральский районы Свердловской области).

В каждой зоне закладывали трансекты и собирали смесь семян с 40–50 растений. Полевые вегетационные опыты по выращиванию растений всех вариантов в условиях выровненного агрофона проводились на Биофизической станции ИЭРиЖ УрО РАН (г. Заречный) в течение двух сезонов. Растения выращивали из семян в оранжерее, а затем высаживали в открытый грунт на расстоянии 30–40 см друг от друга по 21–25 растений из каждой ценопопуляции. На опытных делянках было высажено 128 растений. В ходе вегетационного сезона оценивали выживаемость растений, измеряли диаметр розетки и длину цветоносов, количество листьев и цветоносов, отмечали частоту встречаемости аномалий в развитии.

Для проверки статистических гипотез использовали критерии множественных сравнений Шеффе, Краскела-Уоллиса (*KW-H*), и метод для анализа пропорций (Wilson, 1972; Newcombe, 1998). Анализы проведены в программе STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc., 2007) и с помощью созданных в MS Excel макросов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В первый год культивирования выживаемость на стадии молодого генеративного растения во всех выборках была высокой и составляла 81–100%. Как видно из рис. 1, после зимовки выживаемость потом-

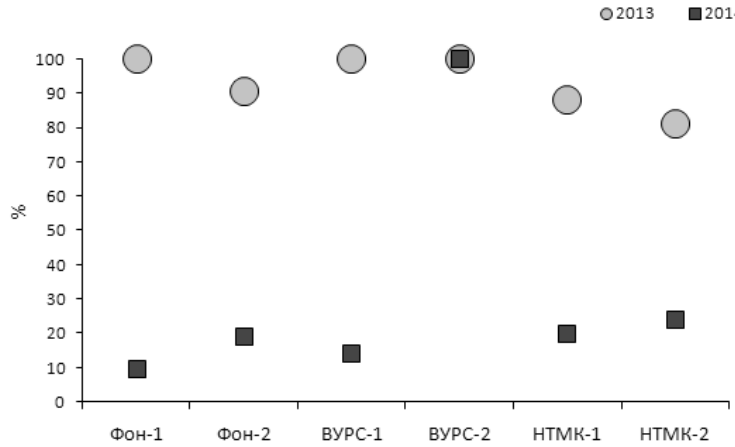


Рис. 1. Выживаемость растений подорожника к концу первого (2013 г.) и началу второго (2014 г.) вегетационного сезона.

ства из всех зон химического загрязнения и фоновых выборок оказалась очень низкой, успешно перенесли зиму от 9 до 24% растений. Исключение составила выборка ВУРС-2, выживаемость растений в которой после зимовки составила 100%, различия со всеми выборками значимы (*CI*= 0.499–0.602 ... 0.894–0.950).

Значимых различий по показателям «диаметр розетки» и «количество листьев» между выборками внутри каждой зоны не было выявлено, поэтому для проведения дальнейшего анализа выборки были объединены внутри зон.

Наибольшие средние значения показателя «диаметр розетки» в 2013 г. зафиксированы в выборках из зоны ВУРСа, наименьшие значения — у растений из зоны НТМК. Потомство подорожника из фоновой зоны заняло промежуточное положение (рис. 2). После зимовки выжившие растения были не только малочисленными, но и мелкими. Самое низкое значение показателя «диаметр розетки» в 2014 г. отмечено в фоновых ценопопуляциях, а наибольшее — у растений из зоны ВУРСа (см. рис. 2).

Наибольшее количество листьев в 2013 г. отмечено у объединенной выборки ВУРСа (различия с фоновой выборкой значимы). Значимых различий между парами «НТМК — ВУРС», и «НТМК — Фон» не выявлено (критерий множественных сравнений Шеффе,

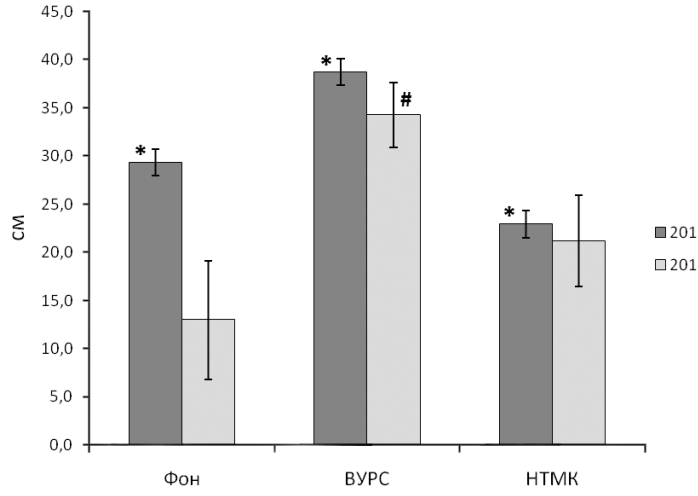


*Рис. 2. Значения показателя «диаметр розетки» в разные вегетационные сезоны ($\overline{X}$± S.E.): * — значимые различия со всеми выборками; # — значимые различия с фоновой выборкой (p<0.05).*

$p<0.05$). После зимовки (2014 г.) наибольшие значения показателя «количество листьев» также отмечены у растений из зоны ВУРСа. Поскольку дисперсия параметра возросла, значимых различий между выборками не выявлено ($p>0.05$).

В ходе вегетационного эксперимента в 2013 г. учитывали количество генеративных побегов. Различий между исследованными выборками подорожника не было обнаружено. Длина цветоносов у растений подорожника из разных ценопопуляций варьировала (фактор «участок» значим, $KW\text{-}H$ (5; 129) = 65.45; p = 0.0001). Наибольшее значение показателя отмечено в обеих выборках из зоны ВУРСа, различия с остальными выборок значимы ($p<0.05$).

Рассмотрим изменения в развитии вегетативных органов растений на примере показателей «цвет листьев» и «форма листьев» в 2013 г.

Наибольшее число растений с изменениями формы и цвета листьев обнаружено в выборках из зоны химического загрязнения, а наименьшее — из радиационного (рис. 3). По обоим показателям были установлены значимые различия между выборками из зон ВУРСа и НТМК (CI = -(0.454)–(-0.412) ... (-0.102)–(-0.021)). В 2014 г. этот показатель не оценивали из-за низкой выживаемости растений после зимовки.

В выборках из зоны ВУРСа чаще, чем в остальных, проявлялись изменения генеративных органов. Наблюдались следующие аномалии: облиственность цветоноса, раздвоение колоса, а также мно-

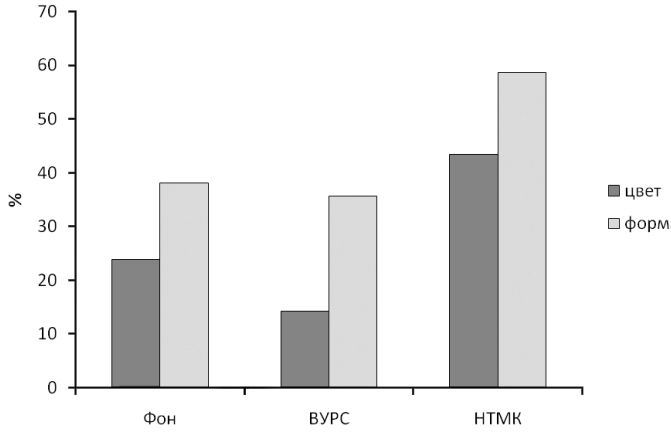


Рис. 3. Частота встречаемости растений подорожника с изменениями вегетативных органов.

жественный колос. Частота встречаемости растений с аномалиями генеративных органов в выборках из зоны ВУРСа составила 4.8%, в фоновых — 2.4%. У растений из зоны химического загрязнения подобных аномалий не было обнаружено. Различия между всеми зонами незначимы (*CI* = (-0.037)–(-0.136) ... 0.081–0.158).

ВЫВОДЫ

Вегетирующие растения подорожника большого из зоны ВУРСа оказались наиболее благополучными по ростовым показателям (выживаемость, длина листьев, количество цветоносов). Нарушения в развитии вегетативных органов подорожника были присущи всем изученным выборкам, наибольшее их число отмечено у растений из зоны НТМК. У растений из зоны ВУРСа отмечали минимальное количество изменений вегетативных органов и максимальное число аномалий в развитии генеративных органов.

Автор признателен своим научным руководителям д.б.н. В.Н. Позолотиной и к.б.н. Е.В. Антоновой за поддержку на всех этапах работы, а также инженеру Т.Е. Беляевой за помощь в проведении эксперимента.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 15–04–01023).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Попова О.Н., Таскаев А.И., Фролова Н.П. Генетическая стабильность и изменчивость семян в популяциях травянистых фитоценозов в районе аварии на Чернобыльской АЭС. СПб.: Наука, 1992. 144 с.

Шималина Н.С., Антонова Е.В. Качество семенного потомства *Plantago major* L. из зон радиоактивного и химического загрязнения // Экология: популяция, вид, среда: материалы конф. молодых ученых, 14–18 апреля 2014 г. ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург: Гощицкий, 2014. С. 167–171.

Newcombe R.G. Interval estimation for the difference between independent pro-portions: comparison of eleven methods // Statistics in Medicine. 1998. V. 17. P. 873–890.

Pozolotina V.N., Antonova E.V., Bezel V.S. Comparison of remote consequences in *Taraxacum officinale* seed progeny collected in radioactively or chemically contaminated areas // Ecotoxicology. V. 21. № 7. 2012. P. 1979–1988.

Wilson E.B. Probable inference, the law of succession and statistical inference // J. Am. Stat. Assoc. 1972. V. 22. P. 209–212.

Содержание

Предисловие к изданию.....3

Влияние кратковременного теплового стресса на показатели изменчивости в лабораторных линиях комнатной мухи
Т.Т. Ахметкиреева, К.А. Китаев.....4

Изменение запаса крупных древесных остатков в градиенте загрязнения выбросами медеплавильного завода
И.Е. Бергман, П.Г. Пищулин.....8

Специфика распространения обыкновенного тритона (*Lissotriton vulgaris* L. 1758) на урбанизированных территориях
Д.Л. Берзин.....18

Изменение состава и обилия видов растений при переходе от леса к вырубке в условиях ельника черничного
Н.В. Геникова, Е.В. Торопова.....23

Сравнительные аспекты питания двухцветного кожана на западе и востоке Свердловской области
О.Р. Гизуллина.....27

Модульный подход к изучению морфологической дивергенции хромосомных рас малой лесной мыши
Ю.В. Городилова.....32

Динамика плотности населения обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes* L.) Свердловской области
А.М. Госьков.....42

Дыхательная активность плодовых тел и субстратного мицелия ксилотрофных грибов
Д.К. Диярова.....47

Сравнительный анализ изменчивости раковин двух близкородственных видов рода *Radix* (Gastropoda: Lymnaeidae)
А.В. Жарова, М.В. Винарский.....51

Новые данные по распространению степных видов мелких млекопитающих на юго-западе Среднего Урала в голоцене
Е.П. Изварин, А.В. Пономарева.....55

Видовая диагностика корсака (*Vulpes corsac* L.) и обыкновенной лисицы (*V. vulpes* L.) по альвеолам и изолированным щечным зубам
А.В. Кисагулов, А.М. Субботин.....61

Регистрирующие структуры нижних коренных зубов обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus* Pall. (Rodentia, Arvicolinae)
Т.О. Колесникова, Н.В. Синева.....67

Микориза, тёмные септированные эндофиты, корневые волоски и морковoвидные корни у осок Урала
М.А. Конопленко.....71

Онтогенетические изменения формы жевательной поверхности моляров узкочерепной полевки (Arvicolinae, Rodentia)
Ю.Э. Кропачева.....80

Применение Колмогоровской сложности для сравнения поведения животных
Я.В. Левенец, С.Н. Пантелеева, Ж.И. Резникова.....87

Влияние промышленного загрязнения на функциональное разнообразие сообществ почвенных микроорганизмов
В.С. Микрюков, О.В. Дуля.....96

Молекулярно-генетические доказательства наличия межвидовых гибридов в зоне симпатрии клещей *Ixodes persulcatus* и *Ixodes pavlovskyi* в Томской области

М.С. Михайлищева, Т.А. Мухачева.....107

У *Larix sibirica* и *Pinus sylvestris* различается строение микориз, но не доля микоризных корней

Ю.А. Михеева.....118

Изменчивость митохондриальной ДНК арктического гольца (*Salvelinus alpinus* L., 1758) с Полярного Урала

Ю.К. Политыко, П.А. Сибиряков.....122

Изучение дифференциации популяций на основе изменчивости хлоропластных микросателлитных локусов у видов рода *Pinus* в Крыму и на Кавказе

Н.В. Семериков.....129

Опыт использования данных дистанционного зондирования Земли в экологии импактных регионов на примере индекса NDVI

И.А. Сморкалов.....138

Анализ изменчивости крыльев боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) на разных фазах динамики численности популяции

И.А. Солонкин, А.О. Шкурихин, Е.Ю. Захарова, Т.С. Ослина.....143

Характеристика подорожника большого из зон радиоактивного и химического загрязнения: результаты вегетационного эксперимента

Н.С. Шималина.....152

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

ЭКОЛОГИЯ. ГЕНЕТИКА. ЭВОЛЮЦИЯ

Материалы конференции молодых ученых

Редакторы:
Е.В. Антонова,
И.А. Сморкалов,
Ю.Э. Кропачева,
Н.О. Садыкова

Вёрстка, оформление:
С.С. Трофимовой

Подписано в печать 22.11.2015 г.
Формат 60 × 90; 1/16
Гарнитура PeterburgC
Печать офсетная
Печатных листов 10

Тираж 200 экз.
Заказ №

Вёрстка и PS-файлы издательства ГОЩИЦКИЙ

Отпечатано в ООО «ИД «ЛИСИЦА»
Екатеринбург, ул. Новостроя, 1а, офис 216