Институт экологии растений и животных УрО РАН

ЭКОЛОГИЯ: ФАКТЫ, ГИПОТЕЗЫ, МОДЕЛИ

Материалы конференции молодых ученых,
посвященной Году экологии в России
27–31 марта 2017 г.

Екатеринбург

2017

УДК 574 (061.3)
Э 40

ИЦАЭ

ЭВОЛЮЦИЯ

Экология: факты, гипотезы, модели. Материалы конф. молодых ученых, 27–31 марта 2017 г. / ИЭРиЖ УрО РАН — Екатеринбург: ИД «ЛИСИЦА», 2017. — 160 с.

В сборнике опубликованы материалы Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной Году экологии в Росии «Экология: факты, гипотезы, модели». Мероприятие проходило в Институте экологии растений и животных УрО РАН с 27 по 31 марта 2017 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 использована фотография победителя фотоконкурса конференции В.В. Кукарских «Кольца судьбы».

ISBN 978-5-9500954-4-3

9 785950 095443

© Авторы, 2017
© ИЭРиЖ УрО РАН, 2017
© Оформление, ИД «ЛИСИЦА», 2017

ПРЕДИСЛОВИЕ К ИЗДАНИЮ

27–31 марта 2017 г. в Институте экологии растений и животных УрО РАН состоялась традиционная Всероссийская конференция молодых ученых, студентов и аспирантов «Экология: факты, гипотезы, модели». В этом году мероприятие было посвящено Году экологии в России. В работе конференции приняли участие молодые ученые и приглашенные докладчики. Молодые участники представляли 24 организации, из которых: 12 — научно-исследовательских, входящих в структуру РАН и других ведомств РФ, 9 вузов России, 3 — средние образовательные заведения. Профессиональный состав участников конференции: школьники, студенты и магистранты ВУЗов (21 человек); аспиранты и соискатели (12); инженеры и лаборанты (6); научные сотрудники (21); преподаватели вузов (4). За четыре рабочих дня конференции состоялось 37 устных и 15 стендовых докладов молодых участников и четыре пленарных лекции, вызвавших большой интерес участников и гостей конференции. С докладом «Термобиология рептилий. Состояние изученности, возможности и перспективы» выступил докт. биол. наук Владимир Александрович Черлин (Петрозаводский государственный университет); выступление канд. биол. наук Александра Александровича Семёнова (Беломорская биологическая станция МГУ) «Подводные исследования с камерой» проиллюстрировало новые возможности, открывающиеся перед исследователями водного биоразнообразия при использовании современной фото- и видеотехники; лекцию «Эколого-генетическая обусловленность психических расстройств человека» прочитал канд. мед. наук Сергей Иванович Ворошилин (Уральский государственный медицинский университет). Сообщение канд. биол. наук Павла Андреевича Косинцева (Институт экологии растений и животных УрО РАН) «Причины вымирания мамонтовой фауны» было посвящено обзору последних исследований крупномасштабных фаунистических преобразований, происходивших на рубеже плейстоцена и голоцена.

В рамках конференции состоялась лекция-мастер-класс «Статистика и котики: зачем и как анализировать данные» от автора научно-популярного бестселлера «Статистика и котики» Владимира Савельева из Уральского федерального университета. В 2017 г. второй раз состоялся фотоконкурс для участников конференции, на который было подано 37 работ от 9 авторов. Победители определялись в трех номинациях: «Место исследования», «Метод исследования» и «Объект исследования». В этом году в ИЭРиЖ впервые организована фотовыставка работ финалистов фотоконкурса и любезно

предоставленных Александром Семеновым подводных фотографий морских беспозвоночных.

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 1962–2016 гг. можно ознакомиться по ссылке https://ipae.uran.ru/library/publications_pdf/proceedings/youth_conference_in_ipae.

Редколлегия

Первые данные об изменчивости митохондриальной ДНК *Carabus sibiricus* Fischer

Л.И. Амерханова, П.А. Сибиряков

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: Carabus sibiricus, митохондриальная ДНК, филогеография.

ВВЕДЕНИЕ

Carabus (*Trachycarabus*) *sibiricus* Fischer von Waldheim, 1823 — вид жужелиц (*Carabidae*) широко, но спорадично распространенный в Северной Евразии от Восточной Европы до Якутии и от Полярного Урала до северного и восточного Казахстана и западной Монголии (Kryzhanovsky, 1995). Обитает в степной, таежной и тундровой природных зонах.

Вопрос о подвидовой структуре *C. sibiricus* до сих пор является дискуссионным в связи с тем, что различные авторы (Brezina, 2003; Obydov, 2009; Lassalle, 2013) рассматривают в составе вида различное количество подвидов. Кроме того, несмотря на то, что описанию морфологической изменчивости данного вида посвящен ряд работ (Breuning, 1932; Obydov, 2009), анализу генетической изменчивости *C. sibiricus* до сих пор не было уделено должного внимания. Только в одной работе (Su et al., 2003) при филогенетическом анализе дивизии Lipastomorphi (Carabidae; *Carabus*) были использованы данные митохондриальной ДНК (мтДНК) двух экземпляров *C. sibiricus*. Результаты этой работы показали, что морфологические различия на уровне подродов и видов исследуемой дивизии слабо соотносятся с данными по генетической изменчивости. В связи с этим встает вопрос о необходимости соотнесения морфологического и генетического разнообразия *C. sibiricus* на внутривидовом уровне.

Цель данной работы — первичное описание внутривидовой филогенетической структуры *C. sibiricus* и сопоставление данных по изменчивости мтДНК с подвидовой структурой.

Для достижения поставленной цели были сформулированы следующие задачи: 1) оптимизировать методы выделения ДНК и ПЦР фрагмента гена *ND5* мтДНК *C. sibiricus;* 2) создать банк данных нуклеотидных последовательностей гена *ND5 C. sibiricus;* 3) оценить генетическое разнообразие и реконструировать внутривидовую филогенетическую структуру *C. sibiricus* на основании данных об из-

менчивости фрагмента гена *ND5* мтДНК; 4) сопоставить данные по изменчивости мтДНК с подвидовой структурой *C. sibiricus*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использовано 26 экземпляров *C. sibiricus* из 11 локалитетов из коллекций зоологического музея ИЭРиЖ УрО РАН и личных коллекций коллег. В работу включены особи, отнесенные к 5 подвидам (таблица).

Выделение тотальной ДНК осуществляли из задних конечностей сухих музейных и фиксированных в 95% этаноле образцов *C. sibiricus* по протоколу, предложенному авторами (Сибиряков, Амерханова, 2016). Для анализа генетической изменчивости был использован участок гена 5 субъединицы NADH-дегидрогеназы (*ND5*) мтДНК длиной 1010 пар нуклеотидов (п.н.). Условия и праймеры для амплификации выбирали в зависимости от степени сохранности ДНК: в случае хорошей сохранности использовали праймеры, предложенные в работе Su et al., 2003; для амплификации фрагмента из образцов деградированной ДНК нами были разработаны два набора праймеров (на 3 фрагмента по ≈500 п.н. и на 5 фрагментов ≈300 п.н.).

Обработку хроматограмм, анализ данных по генетической изменчивости и реконструкцию филогенетического дерева проводили с использованием пакетов программ: BioEdit v. 7.2.0, MEGA v. 6, MrModeltest v. 2, MrBayes v. 3.2.2, DnaSP v. 5.10. В качестве внешней группы при построении филогенетических деревьев использованы последовательности *C. estreicheri* (AB053519), *C. rothi* (AB053534), *C. scabriusculus* (AB053524) и *C. henningi* (AB053542).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты филогенетического анализа показали, что гаплотипы *C. sibiricus* кластеризутся в три группы (рисунок).

Группа А включает нуклеотидные последовательности от особей из западной части ареала (Ямал, Северный, Средний и Южный Урал, юго-восток Украины, Северная Осетия), отнесенных к четырем подвидам (ssp. *sibiricus*; ssp. *bosphoranus*; ssp. *haeres*; ssp. *kolosovi*). В пределах группы обособляются два гаплотипа *C. sibiricus haeres* из участка БООПТРЗ «Хомутовская степь» (юго-восток Донецкой области). Гаплотип *C. sibiricus bosphoranus* также кластеризуется с гаплотипами данной группы, но занимает в ней наиболее обособленное положение. Данная группа характеризуется самым низким значением нуклеотидного разнообразия ($\varpi \pm SD = 0.00608 \pm 0.00136$).

Таблица. Использованные в работе образцы *C. sibiricus* и *C. mandibularis*

Вид	Подвид	Локалитет (в скобках – номер на карте, рисунок)	Гаплотипы	GenBank Acc. №
C. sibiricus	sibiricus	(1) ЯНАО, р. Йоркута, ур. Взвахасре	Ya 1	
	sibiricus	(2) Денежкин Камень	W 1	
	sibiricus	(3) Челябинская обл., заповедник Аркаим	W 3; W4; W5	
	sibiricus	(4) Новосибирская обл., п. Рогалево	R 1	
	sibiricus	(5) Алтаский край, п. Черепановский	Al 1	
	sibiricus	(6) Алтаский край, окр-ти п. Поспелиха	Al 2	
	kolosovi	(7) респ. Башкортостан, п. Сикияз-Тамак	W 1	
	kolosovi	(8) Челябинская обл., п. Межевой	W 1; W 2	
	bosphoranus	(9) респ. Северная Осетия	O 1	
	haeres	(10) г. Белгород	W 1	AB053520
	haeres	(11) Донецкая обл., БООПТРЗ «Хомутовская степь – Меотида»	Ch 1; Ch 2	
	obliterarus	(12) Казахстан, г. Зыряновск	Kz 1	AB053521
	obliterarus	(13) Казахстан, зап. отроги Нарымского хр.	Kz 2	
C. mandibularis		(14) Казахстан, Калбинский хр.	*C. mandibularis*	AB053522

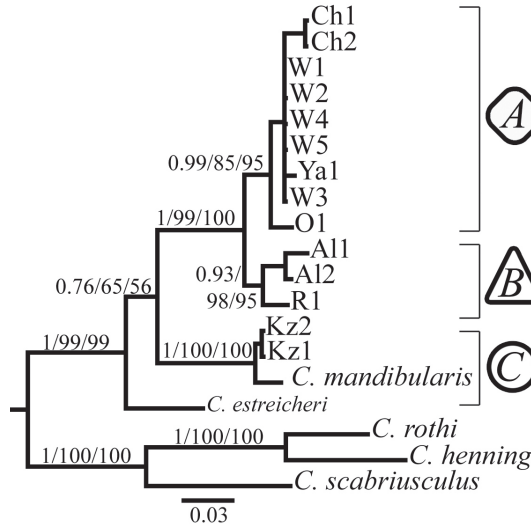


Рисунок. Места сбора материала и филогенетическое древо C. sibiricus, построенное по фрагменту (1010 п.н.) гена ND5 мтДНК методом Байесова анализа (номера на карте соответствуют номерам локалитетов в таблице; над ветвями филогенетического дерева приведены значения поддержек, одинаковых при построении дерева тремя методами анализа — Байесов анализ, методы максимального правдоподобия и ближайшего соседа соответственно; значки локалитетов на карте соответствуют каждой из трех выделенных филогенетических линий, к которой были отнесены последовательности от особей из данного локалитета).

Группа B включает нуклеотидные последовательности от особей с территории северо-западного Алтая, северных предгорий Алтая и Новосибирской области, отнесенных к номинативному подвиду *C. sibiricus sibiricus*. Для данной группы отмечено наиболее высокое нуклеотидное разнообразие ($\varpi \pm SD = 0.01535 \pm 0.00483$), несмотря на небольшое количество вошедших в эту группу последовательностей (N=4).

Группа C включает нуклеотидные последовательности от особей с территории северо-восточного Казахстана, отнесенных к подвиду *C. sibiricus obliteratus*. Эта группа первой отделяется от общего ствола филогенетического древа и является наиболее дифференцированной от всех остальных групп. Также с гаплотипами этой линии кластеризуется ранее описанный (Su et al., 2003) гаплотип *C. mandibularis*.

Согласно современным представлениям о внутривидовой структуре *C. sibiricus,* в восточной части ареала вид представлен 4 подвидами, а в западной — семью, что является отражением более высокого морфологическое разнообразия данного вида на западе ареала. Однако анализ нуклеотидных данных показывает, что на молекулярно-генетическом уровне наблюдается противоположная картина — наиболее высокое генетическое разнообразие наблюдается в восточной части ареала. Кроме того, сопоставление полученных молекулярно-генетических данных с подвидовой принадлежностью конкретных образцов *C. sibiricus* показало, что на данном этапе исследования топология филогенетического древа не согласуется с принятой внутривидовой структурой. В частности, не наблюдается генетической дифференциации между подвидами, встречающимися на территории Урала и Восточно-Европейской равнины, а номинативный подвид *C. sibiricus sibiricus* распадается между двумя дифференцированными филогенетическими линиями (A и B).

Наблюдаемое по результатам анализа объединение в одну филогруппу (группу C) последовательностей *C. sibiricus obliteratus* и *C. mandibularis* может быть связано с рядом возможных причин: межвидовой интрогрессией мтДНК, анцестральным полиморфизмом, ошибкой в определении образца *C. mandibularis* в работе Su et al., 2003, а так же ранее предположенным несоответствием темпов морфологической и генетической эволюции на видовом уровне в пределах дивизии Lipastomorphi.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании имеющихся данных показано, что гаплотипы *C. sibiricus* кластеризутся в три группы как по молекулярно-генетическим признакам, так и по географическому принципу.

Выявлено существенное несоответствие между имеющимися представлениями о подвидовой структуре *C. sibiricus,* описанной по морфологическим признакам, с филогенетической реконструкцией по результатам анализа участка гена *ND5* мтДНК. Так, разные популяции номинативного подвида (*C. sibiricus sibiricus*) оказываются генетически более дистанцированы, чем представители различных подвидов (*C. sibiricus sibiricus*, *C. sibiricus kolosovi*, *C. sibiricus haeres*). При этом наиболее генетически однородной оказывается западная часть ареала, которая характеризуется наибольшим морфологическим разнообразием. В частности, группа А *C. sibiricus,* образованная последовательностями от особей из западной части ареала, морфологически относимых к четырем подвидам, генетически более однородна, чем группа В, представленная на востоке ареала (Алтайский край) и включающая последовательности от особей одного подвида.

Наблюдаемое по результатам анализа объединение в одну филогруппу последовательностей *C. sibiricus obliteratus* и *C. mandibularis* на данном этапе не может получить однозначного объяснения и требует дальнейшего анализа с привлечением дополнительных молекулярно-генетических данных с включением в анализ образцов, морфологически относимых к этим таксонам.

Авторы выражают благодарность д.б.н. Бородину А.В. за помощь в обсуждении и интерпретации результатов; к.б.н. Зиновьеву Е.В., д.б.н. Михайлову Ю.Е., Ерохину Н.Г., к.б.н. Иванову А.В., к.б.н. Дудко Р.Ю., Савченко Е.Ю. и Гуриной А.А за предоставленный материал. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 16–04–01625).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Сибиряков П.А., Амерханова Л.И. Оценка качества сохранности ДНК в музейных образцах тканей животных // Материалы конференции молодых ученых, посвященной 170-летию В.В. Докучаева «Экология: факты, модели, гипотезы». Екатеринург: Гощицкий, 2016. С. 108–119.

Breuning S. Monographie der Gattung Carabus L. Troppau: E. Reitter, 1932. 1668 p.

Brezina B. Updated checklist of the genus Carabus (includes all Carabus-species and sibspecies described before 2004). 2003. 54 p.

Kryzhanovsky O.L., Belousov I.A., Kabak I.I. et al. A checklist of the Ground-beetles of Russia and Adjacent lands (Insecta, Coleoptera, Carabidae). Sofia: Pensoft, 1995. 275 p.

Lassale B. LISTE des CARABES du MONDE (part. 9). 2009. 9 p.

Obydov D.V. Faune des Carabus se Siberie & d'Extreme-Orient russe — I. Collection systematique, Vol.20. France:Magellanes, 2009. 148 p.

Su Z-H., Imura Y., Kim C-K. et al. Phylogenetic relationships in the division Lipastomorphi (Coleoptera, Carabidae) of the world as deduced from mitochondrial ND5 gene sequences // Genes Genet. Syst. 2003. № 78. P. 37–51.

Характеристика населения пресноводных гастропод (Mollusca, Gastropoda) бассейна реки Негусъях, Среднее Приобье, заповедник «Юганский»

Е.С. Бабушкин

Государственный заповедник «Юганский», с. Угут

Ключевые слова: Негусъях, пресноводные гастроподы, Среднее Приобье.

Изучение фауны и экологии пресноводных моллюсков бассейна р. Негусъях (Среднее Приобье) является неотъемлемой частью работ по описанию биоразнообразия и мониторинга экосистем заповедника «Юганский», по территории которого протекает река. До начала наших исследований в 2010 г. имелись лишь краткие сведения о моллюсках района, полученные в результате немногочисленных гидробиологических работ (Госькова и др., 1995, 1999; Маюрова, 2004). Цель работы — характеристика населения пресноводных брюхоногих моллюсков бассейна р. Негусъях. Для достижения цели поставлены задачи: 1) определить видовой состав, распределение видового богатства и обилия гастропод; 2) выявить сходство фаун различных типов водных объектов и роль брюхоногих моллюсков в формировании сообществ макрозообентоса.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сборы пресноводных моллюсков выполнены в период с 2010 по 2016 гг. Для сбора и обработки материала использовали стандартные методы (Старобогатов и др., 2004; Андреева и др., 2010). Количественные сборы площадным методом сочетали с качественными. Всего обследовано 57 водоемов и водотоков, отобрано 190 количественных и 92 качественных пробы, собрано 1008 экз. брюхоногих моллюсков. Видовые определения подтверждены специалистами-систематиками. Номенклатура таксонов дана по «Catalogue of the continental mollusks of Russia...» (Kantor et al., 2010).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В бассейне р. Негусъях выявлено 30 видов из 8 родов, 5 семейств и 2 отрядов: Viviparіformes и Lymnaeiformes, пресноводных брюхоногих моллюсков (таблица). Преобладали легочные гастроподы — 18 видов (60%); жаберных отмечено 12 видов (40%). Наиболее богатые

видами семейства: Valvatidae — 12, Lymnaeidae и Planorbidae — по 8; рода: *Cincinna* — 10, *Lymnaea* — 8, и *Anisus* — 6 видов.

В водотоках встречено 10 видов брюхоногих моллюсков. Встречаемость отдельных видов была очень низкой и редко достигала 3%. Участие гастропод в формировании макрозообентоса водотоков было незначительным — менее 1% как по плотности, так и по биомассе, в среднем — 3 экз./м^2 и 0.01 г/м^2. В придаточных водоемах рек зарегистрировано 14 видов брюхоногих моллюсков. Встречаемость отдельных видов не достигала 10%. Участие гастропод в формировании макрозообентоса придаточных водоемов также было незначительным — менее 1% как по плотности, так и по биомассе, в среднем — 1 экз./м^2 и 0.04 г/м^2. В пойменных водоемах отмечен 21 вид брюхоногих моллюсков. Наиболее часто встречались виды *Cincinna sibirica* — 44% и *Anisus stroemi* — 33%; встречаемость других видов не достигала 20%. Участие гастропод в формировании макрозообентоса пойменных водоемов составило 12% по плотности — в среднем 107 экз./м^2 и 25% по биомассе — в среднем 0.53 г/м^2.

В бассейне р. Негусъях материковые озера малочисленны и труднодоступны, имеют болотное происхождение либо заболочены. Нами было обследовано озеро Саксонтохлор, в котором ни качественными, ни количественными методами сборов моллюсков обнаружить не удалось.

При обследовании временных водоемов обнаружено 8 видов брюхоногих моллюсков. Встречаемость видов *Lymnaea truncatula* и *Anisus borealis* достигала 100%. В мадидных водоемах — тонкой пленке воды по обсыхающим берегам водоемов и водотоков были собраны прудовики *Lymnaea dolgini*, *L. fontinalis*, *L. intermedia* и *L. truncatula*. Встречаемость отдельных видов достигала 50%. Те же виды и *L. lagotis* были найдены в источниках грунтовых вод. В болотах и заболоченных водоемах моллюски не были обнаружены.

Таблица. Список видов пресноводных гастропод бассейна реки Негусъях

	Виды	РВ	ПрВ	ПоВ	ВрВ	И	МВ
	1	2	3	4	5	6	7
	GASTROPODA						
	VALVATIDAE						
1	*Cincinna aliena* (Westerlund, 1876)	+	–	–	–	–	–
2	*C. brevicula* (Kozhov, 1936)	–	+	–	–	–	–
3	*C. chersonica* Chernogorenko et Starobogatov, 1987	+	–	+	–	–	–
4	*C. confusa* (Westerlund, 1897)	+	+	+	–	–	–

Окончание таблицы

	Виды	РВ	ПрВ	ПоВ	ВрВ	И	МВ
	1	2	3	4	5	6	7
5	*C. depressa* (C. Pfeiffer, 1821)	+	+	+	–	–	–
6	*C. discors* (Westerlund, 1886)	+	–	–	–	–	–
7	*C. falsifluviatilis* Starobogatov in Anistratenko et Anistratenko, 2001	–	–	+	–	–	–
8	*C. frigida* (Westerlund, 1873)	–	–	+	+	–	–
9	*C. sibirica* (Middendorff, 1851)	+	+	+	+	–	–
10	*C. ssorensis* (W.Dybowski, 1886)	–	+	+	–	–	–
11	*Valvata andreaei* Menzel, 1904	–	–	+	–	–	–
12	*V. trochoidea* Menke, 1846	–	–	+	–	–	–
	ACROLOXIDAE						
13	*Acroloxus lacustris* (Linnaeus, 1758)	+	–	+	–	–	–
	LYMNAEIDAE						
14	*Lymnaea dolgini* Gundrizer et Starobogatov, 1979	–	+	–	+	+	+
15	*L. fontinalis* (Studer, 1820)	–	+	–	–	+	+
16	*L. fragilis* (Linnaeus, 1758)	–	–	+	–	–	–
17	*L. intermedia* Lamark, 1822	–	+	+	+	+	+
18	*L. lagotis* (Schranck, 1803)	–	+	–	+	+	–
19	*L. sibirica* (Westerlund, 1885)	+	–	–	–	–	–
20	*L. stagnalis* (Linnaeus, 1758)	–	–	+	–	–	–
21	*L. truncatula* (Müller, 1774)	+	+	–	+	+	+
	PLANORBIDAE						
22	*Anisus acronicus* (Ferussac, 1807)	+	+	+	–	–	–
23	*A. borealis* (Loven in Westerlund, 1875)	–	+	+	+	–	–
24	*A. contortus* (Linnaeus, 1758)	–	–	+	–	–	–
25	*A. crassus* (Da Costa, 1778)	–	–	+	–	–	–
26	*A. stelmachoetius* (Bourguignat, 1860)	–	+	+	–	–	–
27	*A. stroemi* (Westerlund, 1881)	–	+	+	–	–	–
28	*Armiger crista* (Linnaeus, 1758)	–	–	+	–	–	–
29	*Hippeutis fontana* (Lightfoot, 1786)	–	–	+	–	–	–
	PHYSIDAE						
30	*Aplexa turrita* (Müller, 1774)	–	–	–	+	–	–
Всего видов		10	14	21	8	5	4

Примечание: РВ — речные воды, ПрВ — придаточные водоемы рек, ПоВ — пойменные водоемы, ВрВ — временные водоемы, И — источники грунтовых вод, МВ — мадидные водоемы.

При помощи кластерного анализа наибольшее сходство по видо-вому составу брюхоногих моллюсков определено для источников грунтовых вод, мадидных и временных водоемов, наименьшее — между пойменными водоемами, где фауна гастропод наиболее богата, и бедными в видовом отношении источниками грунтовых вод и мадидными водоемами (рисунок).

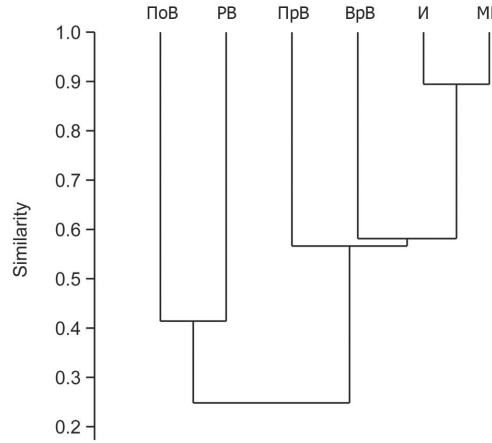


Рисунок. Дендрограмма сходства фаун гастропод различных типов водных объектов бассейна р. Негусъях, построенная по методу невзвешенного попарного среднего (UPGMA) на основании значений индекса сходства Охаи. Обозначения биотопов по таблице.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В бассейне р. Негусъях зарегистрировано 30 видов пресноводных гастропод. Видовое богатство и обилие моллюсков возрастало от рек и придаточных водоемов к пойменным. В источниках грунтовых вод, мадидных и временных водоемах зарегистрировано небольшое число видов. В материковом озере, болотах и заболоченных водоемах брюхоногие моллюски не обнаружены. Наибольшее сходство фаун гастропод определено для источников грунтовых вод, мадидных и временных водоемов; наименьшее — между пойменными водоемами с одной стороны, источниками грунтовых вод и мадидными водоемами, с другой. Брюхоногие моллюски принимали значительное участие в формировании макрозообентоса лишь в пойменных водоемах.

Автор благодарен за консультации и подтверждение видовых определений д.б.н. профессорам Н.И. и С.И. Андреевым, д.б.н. доц.

М.В. Винарскому и к.б.н. доц. Е.А. Лазуткиной. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 14–04–31657 мол_а) и Минобрнауки РФ (проекты № 6.1957.2014/К и № 6.1352.2017/ПЧ).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева С.И., Андреев Н.И., Винарский М.В. Определитель пресноводных брюхоногих моллюсков (Mollusca: Gastropoda) Западной Сибири. Ч. 1. Gastropoda: Pulmonata. Вып. 1. Семейства Acroloxidae и Lymnaeidae. Омск, 2010. 200 с.

Госькова О.А., Гаврилов А.Л., Ярушина М.И., Степанов Л.Н. Характеристика гидробионтов водоемов бассейна р. Большой Юган // Институт экологии растений и животных УрО РАН. Екатеринбург, 1999. 66 с. Деп. в ВИНИТИ. 21.06.99. № 1980–В99.

Госькова О.А., Гаврилов А.Л., Ярушина М.И., и др. Эколого-биологическая характеристика водоемов заповедника «Юганский» // Институт экологии растений и животных УрО РАН. Екатеринбург, 1995. 54 с. Деп. в ВИНИТИ 17.02.95, № 458–В95.

Маюрова М.В. Водные беспозвоночные водотоков Сургутского района (Фауна, экология, биоиндикация). Дис. ... канд. биол. наук. Сургут, 2004. 236 с.

Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. Моллюски / под ред. С.Я. Цалолихина // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб: Наука, 2004. Т. 6. С. 6–492.

Kantor Yu.I., Vinarski M.V., Schileyko A.A., Sysoev A.V. Catalogue of the continental molluscs of Russia and adjacent territories. Version 2.3.1 02.03.2010. URL: www.ruthenica.com/categorie-8.html (дата обращения 12.04.2017).

Опыт применения автоматических фотокамер для изучения гнездовой экологии белой совы *Nyctea scandiaca* L. и кречета *Falco rusticolus* L. на Ямале

Е.П. Выгузова[1], В.А. Соколов[2], И.А. Фуфачев[3], А.А. Соколов[3]

[1]Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь,

[2]Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург,
[3]Арктический научно-исследовательский стационар ИЭРиЖ УрО РАН, г. Лабытнанги.

Ключевые слова: автоматическая фотокамера, белая сова Nyctea scandiaca Linnaeus, 1758*, кречет Falco rusticolus* Linnaeus, 1758.

Белая сова и кречет — охраняемые птицы, занесенные в региональные и международные Красные Книги. Популяции этих тундровых видов испытывают существенное негативное воздействие из-за изменений климата и активной хозяйственной деятельности человека в Арктике (Мечникова, 2009, Therrein et al., 2014). Получение дополнительных сведений о гнездовой биологии этих птиц дает возможность выявить факторы, потенциально влияющие на успех их размножения.

Исследования проводили на п-ове Ямал и о. Белый в 2015 — 2016 гг. Вблизи гнезд хищников устанавливали автоматические фотокамеры RECONYX с активированным датчиком движения. Во время полевого сезона 2015 г. на острове Белый, расположенного в зоне арктических тундр, была установлена фотоловушка на гнезде белой совы. За время ее работы с 9 по 17 июля было получено 8 838 снимков. В 2016 году на многолетнем полевом стационаре «Еркута», расположенном на севере кустарниковых тундр, впервые зарегистрировали гнездование кречета. На этом участке, в период с 16 мая по 26 июня проводили наблюдения за 2 гнездами при помощи фотокамер. В общей сложности было получено 45 174 снимков.

По результатам наблюдений за гнездами, были определены сроки вылупления птенцов. У кречета в разных гнездах они появились в период с 21 по 26 мая. При этом фотофиксацией удалось охватить период 30 и 12 дней соответственно после вылупления. Для белой совы проведены 8 дневные наблюдения на гнезде при возрасте старшего птенца 7 дней, дата его вылупления –приблизительно 2 июля 2015 г. (см. таблицу).

Таблица. Общая информация фотофиксации

Гнездо	N снимков	Дней съёмки	Кол-во птенцов	Возраст птенцов (дни)	Кол-во прилётов	Кол-во прилётов с кормлением
Гнездо белой совы о.Белый	8 838	8	4 (2 погибло)	6–14	108	39
Кречет №1	22 861	30	2+ 1 болтун	1–26	313	83
Кречет №2	22 313	30	4	1–30	213 (на момент просмотра)	73
	54 012				634	156

Общее количество посещений родителями составило 634 раза. Из них 26% (n=162) были прилеты с добычей, 74% (n=472) — прилёты, связанные либо с повторным кормлением той же добычей, либо со сменой насиживающего партнера. Рацион питания кречета представлен в основном птицами, преобладает белая куропатка (25% в первом гнезде и 42% во втором, от общего числа жертв). Значительную долю питания кречета составили мышевидные грызуны (ближе неопределенные) (15% в первом гнездеи 12% во втором, соответственно). В одном гнезде дважды зафиксирован принос арктического зайца *Lepus arcticus* Ross, 1819. К сожалению, значительную долю добычи определить не удалось, так как жертвы чаще всего были фрагментированы. Общее количество кормлений совят — 39, из них 37 жертв это сибирский лемминг *Lemmus sibiricus* Kerr, 1792. Из другой добычи камеры зафиксировали одного птенца водоплавающей птицы и птенца среднего поморника *Stercorarius pomarinus* Temminck, 1815. Два младших птенца совы пропали из поля видимости объектива после атак среднего поморника. Птицы нападали на гнездо совы на протяжении семи дней до 16 раз в день как поодиночке, так и парой. Самка находилась постоянно с птенцами, на крыльях и груди самца совы были замечены травмы.

Применение цифровых технологий позволяет минимально напрямую контактировать с птицами. Удалось проследить взаимоотношение между белой совой и средним поморником, оба вида по отношению друг к другу могут выступать кормовым объектом. Кречеты гнездились впервые на железнодорожных мостах, требуется

подробное изучение их поведения по отношению к шуму от поездов и к возможным посещениям людей. Однако стоит отметить, что метод фотофиксации при изучении спектра питания остаётся только хорошим дополнением к традиционным методикам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Мечникова С.А. Хищные птицы Южного Ямала: особенности размножения и динамика численности. Автореф. дисс. канд. биол. наук. М., 2009. 169 с.

Therrien J.-F., Gauthier G., Korpimäki E., Bety J. Predation pressure by avian predators suggests summer limitation of small-mammal populations in the Canadian Arctic // Ecology. 2014, Vol. 95. № 1. P. 56–67.

Соотношение морфологической и генетической дивергенции лесных мышей рода *Sylvaemus*

Ю.В. Городилова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: геометрическая морфометрия, морфокартирование, лесные мыши, Sylvaemus uralensis.

ВВЕДЕНИЕ

Сравнение молекулярно-генетических и морфологических данных о живых организмах в последние годы приобретает все большую популярность и актуальность (Васильева, Васильев, 2011; Васильев и др., 2016; Ефимов и др, 2016; MacLeod, 2002; Cardini, Elton, 2008; Klingenberg, Gidaszewski, 2010). Метод позволяет уточнять таксономическое положение исследуемых групп животных, оценивать их морфологическое и генетическое разнообразие. С помощью современных методов геометрической морфометрии возможно проведение процедуры морфокартирования (Maddison, 1991), то есть вписавыние молекулярно-генетических данных в виде соответствующих деревьев в морфопространство, полученное при описании изменчивости формы определенных морфологических структур.

При изучении внутривидового разнообразия малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* Pallas был выявлен высокий филогенетический сигнал, содержащийся в изменении формы нижней челюсти животных (Городилова, Васильева, 2014; Городилова, 2015). Также было показано высокое соответствие молекулярным данным, согласно которым в пределах группы *S. uralensis* имеется определенная структура. Однако мнения относительно самой структуры разнятся. Согласно одним работам, внутри вида *S. uralensis* выделяется две хромосомные расы: европейская, включающая южно- и восточно-европейские формы, и азиатская (Богданов и др., 2009; Карамышева и др., 2010; Богданов и др., 2012; Рубцов и др., 2015). Другие генетики (Челомина, Атопкин, 2010) предлагают азиатскую расу выделить в качестве отдельного вида — *Sylvaemus tokmak* Severtsov, 1873. Согласно описанию в книге «Млекопитающие России» (Павлинов, Лисовский, 2012) надвид *S. uralensis* включает 2 полувида: *S.*(*u.*) *uralensis* Pallas, 1811 — малая лесная мышь (соответствует европейской расе, включает уральские и кавказские популяции) и *S.*(*u.*) *kastschenkoi* Kuznetsov, 1932 — алтайская лесная мышь, которая соответствует азиатской расе. То есть

до сих пор остается не решенным вопрос таксономического статуса внутривидовых форм лесных мышей. Рассмотрение уральских, кавказских и алтайских выборок в качестве отдельных групп в общем морфопространстве с другими видами рода *Sylvaemus* может способствовать решению описанной задачи. При описании морфологических данных мы придерживаемся последней классификации.

Таким образом, цель работы — оценить соотношение молекулярно-генетической филогении и морфологической дивергенции лесных мышей рода *Sylvaemus* и выявление филогенетического сигнала, содержащегося в разнообразии формы нижней челюсти животных, с помощью методов геометрической морфометрии

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работу включены выборки 7 видов и спорных таксономических форм рода *Sylvaemus*: *S. sylvaticus* — европейская лесная мышь, *S. flavicollis* — желтогорлая мышь, *S. fulvipectus* — желтобрюхая мышь, *S. ponticus* — северокавказская мышь, *S.*(*u.*) *uralensis* — малая лесная мышь и *S.*(*u.*) *kastschenkoi* — алтайская лесная мышь. В качестве внешней группы в исследование добавлены 2 вида рода *Apodemus*: *A. agrarius* — полевая мышь, *A. peninsulae* — восточноазиатская мышь.

Изучали однородные в возрастном отношении группы зрелых сеголеток. Общий объем изученного материала составил 266 экз. Использовали материалы из краниологических коллекций музеев ИЭРиЖ УрО РАН (г. Екатеринбург), ЗИН РАН (г. Санкт-Петербург), ИЭГТ РАН (г. Нальчик) и МГУ (г. Москва), также материалы сборов сотрудников лаборатории эволюционной экологии ИЭРиЖ УрО РАН и к.б.н. Н.Е. Колчевой.

Для описания формы правой нижней челюсти методами геометрической морфометрии (Rohlf, Slice, 1990; Zelditcn et al., 2004, Klingenberg, 2011) использовали стандартную схему расстановки 16-ти меток-ландмарок (рис. 1). По прокрустовым остаткам, характеризующим изменчивость формы нижней челюсти, проведен расчет главных компонент формы, канонический анализ и морфологическое картирование гипотетических укорененных филограмм. Использовали алгоритм невзвешенной квадратированной парсимонии Мэддисона (Maddison, 1991), позволяющий оценить степень соответствия морфометрических отношений между таксонами структуре тестируемого филогенетического дерева, и реализованный в программе MorphoJ (Klingenberg, 2011).

В качестве косвенного экологического критерия дифференциации внутри- и межвидовых групп вычислили морфо-экологические индексы нижней челюсти, полученные на основе четырех характерных промеров — *A*, *B*, *C* и *D* (см. рис. 1):

темпорально-резцовый — TI=C/A;

темпорально-молярный — TI=C/B;

массетерно-резцовый — MI=D/A;

массетерно-молярный — MI=D/B.

Указанные четыре индекса (Anderson et al., 2014) позволяют выявить морфо-функциональные особенности нижней челюсти, связанные с различиями в механике обработки пищи грызунами и дают возможность количественно оценить их трофическую специализацию.

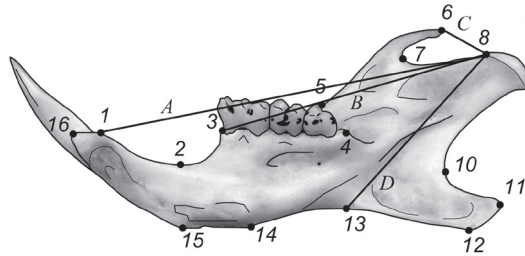


Рисунок 1. Размещение меток-ландмарок (1–16), характеризующих изменчивость формы лингвальной стороны нижней челюсти малой лесной мыши, и промеров, необходимых для вычисления морфо-экологических индексов: A — резцовый, B — молярный, C — темпоральный, D — массетерный.

В качестве проверяемой молекулярно-генетической гипотезы дивергенции видов рода *Sylvaemus* была выбрана филогенетическая модель, построенная по данным секвенирования нуклеотидных последовательностей митохондриального гена первой субъединицы цитохромоксидазы (*COI*) отдельных особей нескольких видов лесных мышей (Богданов и др., 2012), на которую мы опирались при подборе материала. Эта дендрограмма в нашем исследовании обозначена как базовая молекулярная филогения (рис. 2А). С использованием данных генбанка (GenBank) построена модель на основе нуклеотидных последовательностей митохондриального гена цитохрома b (*cytb*), которая в целом близка по структуре к базовой. Расчеты провели в программе MEGA 5 (Tamura et al., 2011). Также построили вспомогательные модели минимальной эволюции с наименьшей длиной дерева и лучевую модель (bush) филогении с максимальной длиной дерева (рис. 2Б, 2В).

Все модели характеризуются показателем длины дерева (TL), высчитанным при применении перестановочного теста в 10 000 реплик, уровень значимости при этом показывает вероятность найти еще более короткое дерево. Значения длин деревьев от каж-

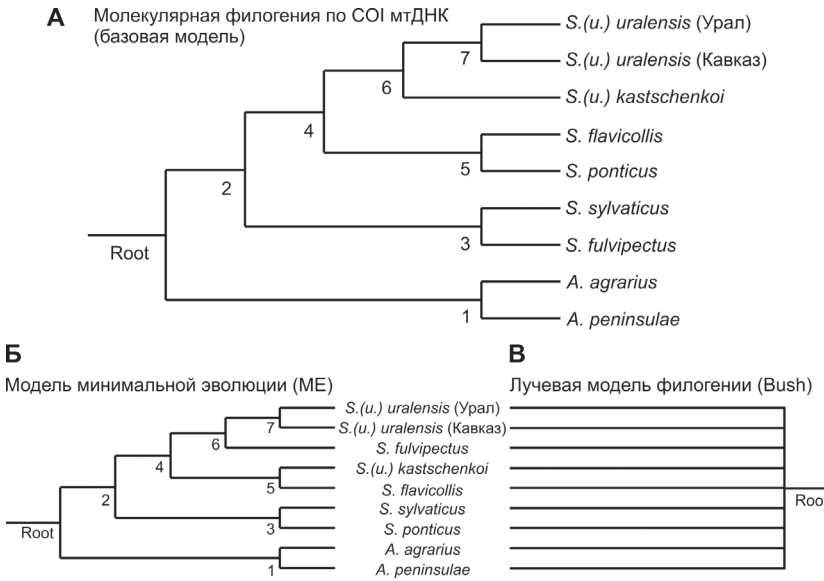


Рисунок 2. Филогенетические дендрограммы 9 таксономических групп мышей родов Sylvaetus и Apodemus: А — молекулярная филогении, построенная по COI мтДНК, — базовая модель (Богданов, Стахеев и др., 2012), Б — модель минимальной эволюции (ME), В — лучевая модель филогении (Bush).

дой модели используются при оценке уровней филогенетического сигнала, гомоплазии и синапоморфии. Оценка филогенетического сигнала в данном случае — это сопоставление морфологических и молекулярно-генетических данных об одних и тех же таксономических группах. Гомоплазия проявляется в параллелизме морфологического сходства объектов, не связанных близким родством. Индекс гомоплазии (Homoplasy index, *HI*) вычисляется как обратная величина индекса соответствия (Consistency index, *CI*), то есть отношения длины минимального дерева (*m*) к длине базового (*s*). Синапоморфия — это сходство нескольких сравниваемых групп по производному состоянию признака. Уровень синапоморфии отражает индекс удерживания (Retention index, *RI*) — отношение разницы длины лучевого дерева (*g*) и базового к разнице лучевого и минимального). Формулы индексов:

$$CI = m/s;$$

$$HI = 1 - CI;$$

$$RI = (g - s)/(g - m).$$

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Проведена оценка морфологической дивергенции видов и внутривидовых форм 9 таксономических групп мышей родов *Sylvaemus* и *Apodemus* в общем морфопространстве с помощью анализа главных компонент, вычисленных по прокрустовым остаткам конфигураций нижней челюсти животных (рис. 3). Исследуемые виды представлены в виде центроидов выборок. На рисунке 3 также показан результат морфологического картирования молекулярной филогении по цитохромоксидазе, то есть вписывание филогенетического дерева базовой модели в пространство главных компонент. Филогенетический сигнал значим, уровень значимости минимален (TL = 0.0038, p = 0.0472). В пространстве 1-й и 2-й главных компонент отражается отчетливое разделение выборок родов *Sylvaemus* и *Apodemus*. Важно отметить довольно отдаленное положение полувида *S.(u.) kastschenkoi* — алтайской лесной мыши от малой лесной *S.(u.) uralensis*. Что согласуется с изложенным выше их систематическим описанием и доказывает их дивергенцию в рамках надвида *S. uralensis*.

Подобная процедура морфокартирования была проведена и на основании канонического анализа морфометрических данных формы нижней челюсти мышей (TL = 67.35, p = 0.0187). Получен схожий с анализом главных компонент результат. Отчетливое разделение родов *Sylvaemus* и *Apodemus*, обособленное положение *S. sylvaticus* — европейской, *S. flavicollis* — желтогорлой, *S. fulvipectus* — желтобрюхой мышь, и *S. ponticus* — северокавказской мышей. Дивергенция алтайской и малой лесной мышей отчетливо проявляется вдоль третьей канонической переменной.

В полученных при описании формы нижней челюсти мышей методами геометрической морфометрии данных, содержится высокий филогенетический сигнал. Это подтверждается значениями индексов гомоплазии и удерживания. В таблице представлены значения индексов, высчитанных при анализе главных компонент и каноническом анализе по двум молекулярным моделям, построенным для цитохромоксидазы и для цитохрома *b*. В обоих случаях уровень гомоплазии относительно невысок, хотя при рассмотрении модели, построенной по цитохрому *b*, ниже. При этом уровень синапоморфии относительно высок. Все это указывает на отчетливый филогенетический сигнал.

Для дополнительной проверки таксономического статуса спорных таксономических форм — малой лесной и алтайской лесной мышей были вычислены морфо-экологические индексы нижней челюсти. В качестве внешней группы в исследование добавлена желтогорлая

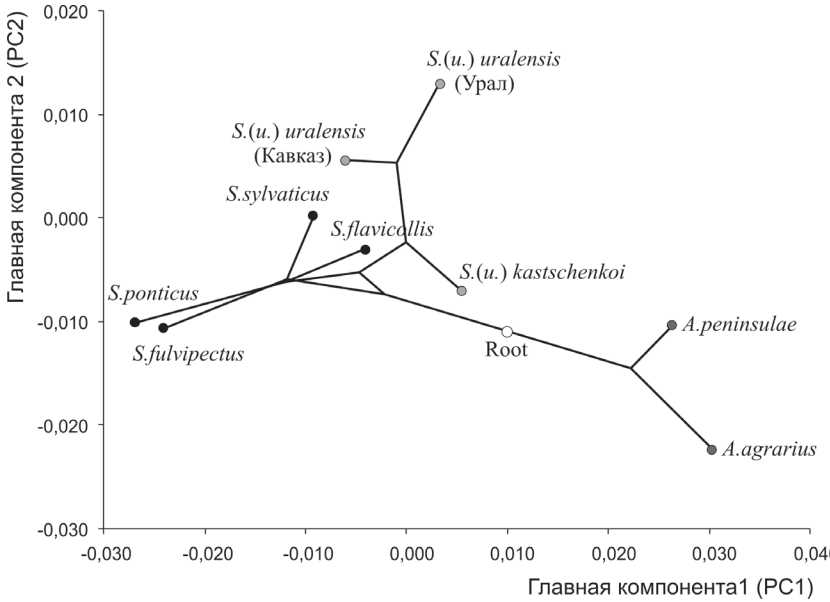


Рисунок 3. Результат морфологического картирование базовой молекулярной филогении мышей родов Sylvaemus и Apodemus по COI мтДНК на основе главных компонент прокрустовых координат формы нижней челюсти.

Таблица. Значение показателей оценки филогенетического сигнала у мышей родов *Sylvaemus* и *Apodemus* для генов *COI* и *Cyt b* мтДНК при анализе главных компонент и каноническом анализе морфологических данных по форме нижней челюсти

Показатель	Главные компоненты		Канонический анализ	
	Ген *COI* мтДНК	Ген *Cyt b* мтДНК	Ген *COI* мтДНК	Ген *Cyt b* мтДНК
Длина дерева, *TL* (уровень значимости, *p*)	0.0038 (0.0472)	0.0036 (0.0233)	67.35 (0.0187)	65.64 (0.0063)
Длина дерева минимальной эволюции, TL_{ME} (*p*)	0.0032 (0.0014)		58.93 (<0.0001)	
Длина лучевого дерева, TL_{Bush} (*p*)	0.0071 (1.000)		123.20 (1.000)	
Индекс соответствия, *CI*	0.845	0.875	0.882	0.898
Индекс удерживания, *RI*	0.846	0.869	0.888	0.895
Индекс гомоплазии, *HI*	**0.155**	**0.125**	**0.118**	**0.102**

мышь. Наибольшие различия проявились по массетерно-резцовому (*MI*) и массетерно-молярному (*MM*) индексам (рис. 4).

Алтайская мышь *S.(u.) kastschenkoi* имеет даже большее отличие от малой лесной, чем желтогорлая. Что, несомненно, указывает на ее морфо-функциональные и экологические особенности, проявляющиеся в механике обработки пищи, что ведет к трофической специализации. То есть алтайская мышь имеет не только молекулярно-генетические особенности и отличается от уральской и кавказкой форм малой лесной мыши, но и экологическую уникальность. Также алтайская мышь имеет довольно узкую зону гибридизации с представителями уральской формы *S. uralensis* на территории Омской области. Полученные данные указывают на возможность присвоения алтайской мыши видового статуса.

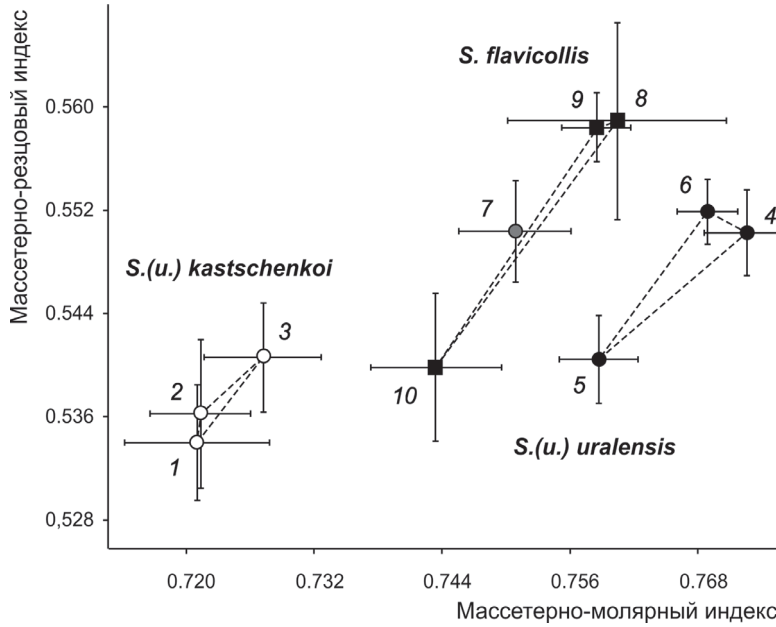


Рисунок 4. Средние значения мандибулярных индексов (MI, MM) с учетом их стандартных ошибок в изученных выборках мышей: алтайская лесная (1–3), малая лесная (4–6 — уральская и 7 — кавказская формы), желтогорлая (8–10).

ВЫВОДЫ

Установлено, что уровень взаимной морфологической дивергенции видов и внутривидовых форм лесных мышей рода *Sylvaemus* в общем морфопространстве в значительной степени отражает их молекулярно-генетические филогенетические отношения.

На основе морфологического картирования молекулярной филогении методами геометрической морфометрии выявлен значимый филогенетический сигнал, содержащийся в морфологии нижней челюсти лесных мышей.

Установлено, что уровень морфологической дивергенции спорных таксономических форм — малой лесной и алтайской лесной мышей, считающихся полувидами в составе надвида *Sylvaemus uralensis*, соответствует масштабу типичных межвидовых различий для представителей рода *Sylvaemus*, они экологически специализированы и могут рассматриваться в качестве самостоятельных видов.

Автор благодарит проф., д.б.н. А.Г. Васильева и д.б.н. И.А. Васильеву за совместное осуждение методики и результатов исследования. Работа выполнена при поддержке проекта комплексных исследований УрО РАН № 15–12–4–25.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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.

Васильева И.А., Васильев А.Г. Опыт морфологического картирования филогенетических связей в трибе *Clethrionomyini*: дивергенция или параллелизм? // Териофауна России и сопредельных территорий: Междунар. совещ.: IX Съезд Териол. о-ва при РАН, 1–4 февр. 2011 г., г. Москва. М.: КМК, 2011. С. 90.

Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В. Морфологическое картирование молекулярной филогении представителей подсемейства Murinae и оценка филогенетического сигнала для разных морфоструктур // Териофауна России и сопредельных территорий: Междунар. совещ.: X Съезд Териол. о-ва при РАН, 1–5 февр. 2016 г., г. Москва. М.: КМК, 2016. С. 65.

Городилова Ю.В. Модульный подход к изучению морфологической дивергенции хромосомных рас малой лесной мыши // Экология: факты, гипотезы, модели. Мат-лы Всеросс. конф. молодых ученых, посвященной 170-летию В.В. Докучаева, Гощицкий. Екатеринбург, 2015. С. 31–41.

Городилова Ю.В., Васильева И.А. Геометрическая морфометрия нижней челюсти хромосомных рас малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811): таксономический и экологический аспекты // Успехи современного естествознания. 2014. Вып. № 11(1). С. 19–24.

Ефимов В.М., Ковалева В.Ю., Литвинов Ю.Н. Комбинирование и оценка конгруэнтности филогенетических сигналов от нескольких генов с помощью геометрического подхода // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016. Т. 20. № 6. С. 816–822.

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., Лисовский А.А. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. Т-во научн. изд. КМК Москва, 2012. С. 604.

Рубцов Н.Б., Карамышева Т.В., Богданов А.С. и др. Сравнительный анализ гомологии ДНК прицентромерных районов хромосом лесных мышей родов *Apodemus* и *Sylvaemus* // Генетика. 2015. Т. 51. № 12. С. 1423–1432.

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.

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

Cardini A., Elton S. Does the skull carry a phylogenetic signal? Evolution and modularity in the guenons // Biological Journal of the Linnean Society. 2008. V. 93. P. 813–834.

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

Klingenberg C.P., Gidaszewski N.A. Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data // Systematic biology. 2010. V. 59. T. 3. P. 245–261.

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

Maddison W.P. Squared-change parsimony reconstructions of ancestral states for continuous-valued characters on a phylogenetic tree. // Systematic Zoology. 1991. V. 40. P. 304–314.

Tamura K, Peterson D, Peterson N at al. MEGA 5: Molecular Evolutionary Genetic Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods // Molecular Biology and Evolution. 2011. V. 28. T. 10. P. 2731–2739. (programm)

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.

Птицы лесостепных колков Челябинской области

С.В. Грачёв

Уральский государственный педагогический университет, г. Екатеринбург

Ключевые слова: орнитофауна, Челябинская область, плотность гнездования, динамика численности.

В мае-июне 2016 г. проводили исследования видового состава и численности птиц берёзовых колков в южной лесостепи Челябинской области. Ранее количественные учёты птиц на данной территории проводил В.Д. Захаров (1998). Цель работы — изучить видовое разнообразие, численность и особенности распределения птиц в берёзовых колках Октябрьского района Челябинской области. В качестве гипотезы выдвинуто предположение, что существует зависимость плотности гнездования птиц от размера населяемого ими колка.

Задачи: 1) выявить видовой состав птиц, населяющих берёзовые колки, и плотность их гнездования; 2) рассчитать корреляцию плотности гнездования отдельных видов и размера населяемого ими колка; 3) провести сравнение полученных результатов с литературными данными.

Птиц учитывали на пробных площадках (по: Боголюбов, 1996). Обследовано 10 участков общей площадью 45.4 га. Они были заложены в берёзовых колках или берёзовых с примесью осины или сосны. Средняя высота деревьев — 15 м. В кустарниковом ярусе (где он имеется) преобладают шиповник собачий и вишня кустарниковая. Травянистый ярус представлен в основном злаковым разнотравьем.

В ходе работ учтено 774 особи птиц, принадлежащих к 49 видам из 6 отрядов: соколообразные (Falconiformes), голубеобразные (Columbiformes), кукушкообразные (Cuculiformes), стрижеобразные (Apodiformes), дятлообразные (Piciformes), воробьеобразные (Passeriformes). Плотность гнездования определена у тех видов, у которых на площадках зарегистрированы минимум 3 пары. Наибольшая плотность выявлена у лесного конька (*Anthus trivialis*) (2.8 пар/га), зяблика (*Fringilla coelebs*) (2.0) и пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita*) (1.3). Доля этих видов в населении птиц составила 25%, 18% и 12% соответственно. Суммарная плотность птиц составила 17.0 особей/га.

В.Д. Захаров (1998) на этой же территории в 1993–1997 гг. в ходе маршрутных учётов обнаружил 37 видов птиц, их суммарная плот-

ность составляла 3.54 особей/га. В числе доминантных видов были зяблик (0.9 особей/га) и лесной конёк (0.9 особей/га), их доля в населении птиц составляла 25% и 24%. Таким образом, в сравнении с другими видами, заметно увеличилось обилие лесного конька и пеночки-теньковки и снизилось — зяблика. В результате, лесной конёк стал преобладать по обилию над зябликом, который 20 лет назад был самым многочисленным видом, а пеночка-теньковка вошла в состав доминантов. По сравнению с 1990-ми гг., число видов, населяющих берёзовые колки, и плотность их гнездования значительно увеличились. Возможно, отчасти эта разница обусловлена использованием разных методов учёта (маршрутного и площадочного).

Наши предположения относительно зависимости плотности птиц от размера населяемого ими колка подтвердились данными корреляционного анализа для одного вида — пеночки-теньковки ($r = 0.99$, $p \leq 0.05$): плотность ее гнездования оказалась тем выше, чем крупнее был колок. Возможно, это вызвано стремлением птиц селиться вдали от опушек. С другой стороны, у опушечных видов — лесного конька и зяблика — можно было ожидать обратную зависимость, но она оказалась слабой и незначимой ($r = -0.29$, $p>0.05$ и $r = -0.13$, $p>0.05$, соответственно).

ВЫВОДЫ

1. Число видов и их суммарная плотность гнездования в березовых колках увеличились по сравнению с данными В.Д. Захарова (1998);

2. К числу доминантных видов прибавилась пеночка-теньковка;

3. Подтвердились предположения, что, по крайней мере, для отдельных видов птиц существует зависимость плотности гнездования от размера населяемого ими колка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боголюбов А.С. Методы учётов численности птиц: учёты на постоянных площадках: Методическое пособие для педагогов дополнительного образования и учителей. М.: Экосистема, 1996. 17 с.

Захаров В.Д. Биоразнообразие населения птиц наземных местообитаний Южного Урала. Миасс: ИГЗ УрО РАН 1998. 158 с.

Современная экспансия *Juniperus sibirica* Burgsd. в горные тундры, луга и редколесья в горах Северного Урала

А.А. Григорьев[1], Д.С. Балакин[2]

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

[2] *Уральский государственный лесотехнический университет, г. Екатеринбург*

Ключевые слова: возрастная и морфологическая структура сообществ, можжевельник сибирский, изменения климата, высокогорья, Северный Урал.

Выявление и количественная оценка трансформации высокогорных лесных экосистем — на сегодняшний день одна из актуальнейших проблем экологии, роль которой значительно повышается на фоне современного изменения (потепления) климата. При изучении динамики верхней границы древесной растительности в высокогорных провинциях Урала (Шиятов и др., 2014а, 2014б) на основе повторных ландшафтных фотоснимков получены предварительные данные о том, что в настоящее время происходит интенсивное расселение можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burgsd.) выше в горы.

Цель исследования – выявление и оценка темпов современной экспансии можжевельника сибирского в горные тундры, луга и редколесья в горах Северного Урала на Чувальском хребте вблизи г. Зыряновка. Для достижения поставленной цели в пределах экотона верхней границы древесной растительности было заложено два высотных профиля, включающих серию пробных площадей размером 20×20 м. на трех высотных уровнях: нижний — у верхней границы распространения сомкнутых зарослей можжевельников (проективное покрытие более 40%); средний — разреженных зарослей (от 40 до 20%); верхний — у нижней границы редко растущих зарослей можжевельников (проективное покрытие от 20 до 5%), а также дополнительные площадки на перевале у г. Зыряновка. На каждой пробной площади фиксировалось точное местоположение, высота, размеры кроны, происхождение и возраст кустов можжевельника. Последнее определялось путем подсчета годичных колец на месте прикрепления самой толстой плагиотропной ветви к стволику с последующим добавлением поправки к возрасту на высоту прикрепления ветви.

Для абсолютной датировки времени появления кустарников использовались методы древесно-кольцевого анализа, в основу которых положена процедура перекрестного датирования, позволяющая выявлять ложные и выпадающие годичные кольца (Методы дендрохронологии, 2000).

По завершению работ на общей площади 1.5 га были определены морфометрические параметры более 1 000 кустов можжевельника и возраст около 500 кустов. В марте 2016 г. на всех высотных профилях была измерена высота снежного покрова.

Установлено, что по мере продвижения в гору (т.е. по мере ухудшения условий для роста) наблюдается закономерное изменение площадных и морфометрических характеристик кустостоев (табл.). Так, в зависимости от условий мест произрастания средняя высота можжевелового яруса уменьшается в 2–2.5 раза, диаметр кроны — в 2–4 раза, сумма проекций крон в 4–12 раз. Особое внимание обращает на себя постепенное уменьшение среднего возраста особей можжевельника по мере продвижения в гору (с 91 года до 48 лет — на профиле 1 и с 112 до 46 лет на профиле 2 на г. Зыряновка). Наибольшее количество особей можжевельника наблюдается в средней полосе их распространения (средний уровень), где, по-видимому, складываются наиболее благоприятные условия для роста кустарников.

Таблица. Морфологическая характеристика кустостоев можжевельника сибирского, произрастающего на заложенных высотных профилях

Высотный уровень	Средние показатели кустов можжевельника			Площадные характеристики	
	Высота, см	Диаметр кроны, см	Возраст, лет	Густота, шт/га	Сумма проекций крон, м^2/га
			Первый профиль		
Верхний	40±1.4	118±5.8	48±2.1	510	695
Средний	40±1.7	118±5.8	56±3.4	1367	1944
Нижний	82±2.3	327±17.1	91±4.7	386	3400
			Второй профиль		
Верхний	36±1.7	87±4.9	46±2.3	613	473
Средний	56±2.1	155±8.2	78±4.4	1600	4088
Нижний	89±3.4	348±23.5	112±4.2	420	5127
			Перевал у вершины г. Зыряновка		
Верхний	29±1.1	102±6.1	39±2.4	397	467

Детальный анализ времени появления отдельных кустов можжевельника (рис. 1) на изученных нами профилях и дополнительных площадках показал, что заселение исследуемых территорий происходило в различное время. На нижних уровнях обоих профилей появление первых можжевельников приходится на середину XIX века и этот процесс здесь продолжался активно до середины XX века. На среднем уровне первого профиля активная экспансия можжевельника началась в начале XX века и активно продолжается по настоящее время, а на втором профиле в течение всего рассматриваемого временного ряда.

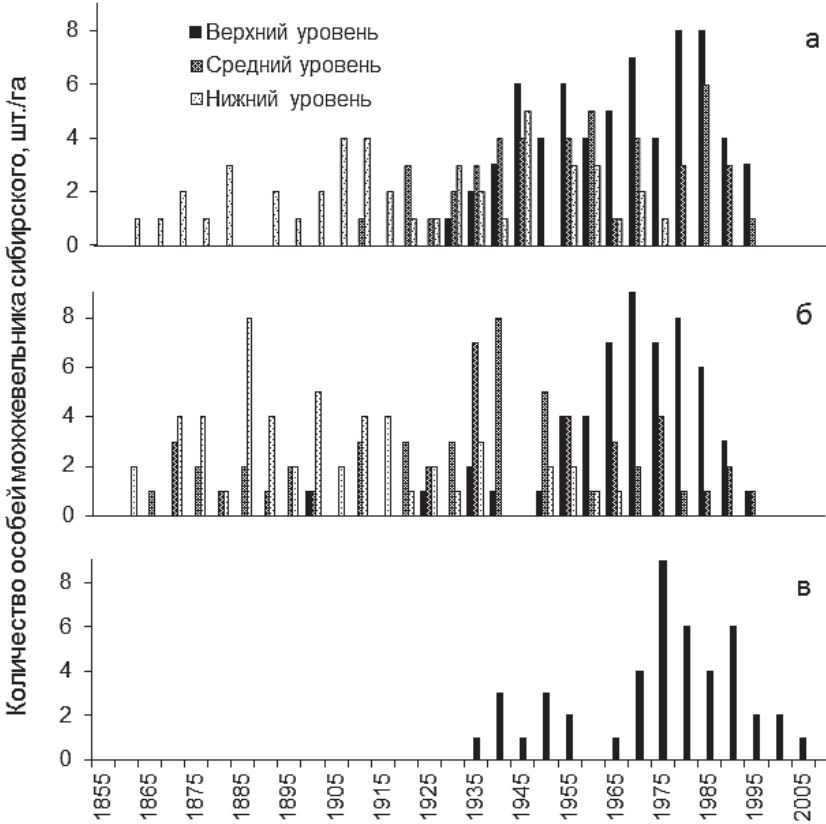


Рисунок. Распределение особей можжевельника сибирского по датам его появления на заложенных высотных профилях (а — профиль I, б — профиль II, в — доп. площадки).

На малоснежных участках, которые представляют перевалы гор (верхние уровни и доп. площадки), период заселения можжевельника приходится на вторую половину, а наиболее активно после 1970-х гг. XX века, что хорошо согласуется с общим, беспрецедентным потеплением климата на планете (Изменение климата... , 2013).

Анализ данных инструментальных наблюдений метеостанции региона «Троицко-Печерское» показал, что в период с 1883 по 2008 гг. произошло повышение приземной температуры воздуха зимних месяцев на 1.0 — 1.5ºС (особенно март и декабрь). Это сопровождалось увеличением количества осадков в зимний период года (все месяцы).

Полученные результаты указывают на серьезные изменения в распределении площадей, занятых можжевельником сибирским, начиная с середины XIX века, чему способствовало общее улучшение (потепление) климатических условий на Северном Урале в зимнее время года.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 16–05–00454).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Изменение климата, 2013. Физическая научная основа: вклад рабочей гр. I в Первый докл. об оценке Межправительств. гр. экспертов по изменению климата: резюме для политиков / ред.: Т.Ф. Стоккер и др. Швейцария, 2013. 34 с.

Методы дендрохронологии. Часть 1. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: Методическое пособие, под ред. Шиятова С.Г., Ваганова Е.А. // Красноярск: Изд-во КрасГУ, 2000. 80 с.

Шиятов С.Г., Моисеев П.А., Григорьев А.А. Оценка современного состояния и динамики древесной растительности, произрастающей в высокогорьях Южного Урала, на основе использования разновременных ландшафтных фотоснимков // Труды Южно-Уральского государственного природного заповедника / [ред. Л.Д. Петрова]. Уфа: Гилем; Башк. энцикл., 2014а. Вып. 2. С. 217—235.

Шиятов С.Г., Моисеев П.А., Григорьев А.А. Мониторинг климатогенной динамики высокогорной древесной растительности при помощи ландшафтных фотоснимков на Южном Урале // Исследования гор. Горные регионы Северной Евразии. Развитие в условиях глобальных изменений / редкол.: В.М. Котляков (отв. ред.) и др. — М.: Кодекс, 2014б. С. 125—155.

Гнездовое население двух видов синантропных врановых — серой вороны *Corvus cornix* L. и сороки *Pica pica* L.— в городе-спутнике мегаполиса

Д.Ф. Дельмухаметова

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

Ключевые слова: город, плотность гнездования, Corvus cornix, Pica pica.

ВВЕДЕНИЕ

Врановые птицы играют важную роль как в естественных, так и в антропогенных экосистемах. Часть популяций серой вороны прошла процесс синантропизации и успешно существует в городе круглый год. Врановые птицы г. Екатеринбурга традиционно привлекают внимание специалистов (Некрасов, Амеличев, 1988; Некрасов, 1989; Ляхов и др., 2010; Ляхов, 2012; Ляхов, Галишева, 2012). В то же время, население врановых в городах-спутниках, входящих в состав его городской агломерации, остается неисследованным.

Цель работы — выявить распределение и плотность гнездового населения синантропных врановых — серой вороны (*Corvus cornix* L.) и сороки (*Pica pica* L.) в г. Березовском — одном из 4 городов-спутников Екатеринбурга. В процессе работы были поставлены следующие задачи: 1) провести учет и картирование гнезд сороки и серой вороны в г. Березовском; 2) изучить распределение исследуемых видов по гнездовым биотопам; 3) сравнить плотность населения и особенности биотопического распределения изучаемых видов в мегаполисе (г. Екатеринбург) и его спутнике (г. Березовский); 4) собрать сведения об особенностях биологии гнездования двух видов врановых в г. Березовском.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В зимние периоды 2015/16 и 2016/17 гг. проведен абсолютный учет и картирование гнезд сороки и серой вороны в г. Березовском. В процессе учета сделаны фотоснимки всех найденных гнезд, которые в ряде случаев позволили уточнить видовую принадлежность гнездовых построек и их «возраст». Всего за два года было найдено 64 гнезда серой вороны и 78 гнезд сороки. Суммарная за 2 года пло-

щадь учета составила: в районах городской многоэтажной застройки — 2.08 км^2; в частном секторе с сельской застройкой — 4.91; в парках и на кладбище — 0.34 км^2.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Плотность гнездования серой вороны, в среднем за два года, в районах многоэтажной застройки г. Березовский составила 9.1 пары/км^2; в районах сельской застройки — 5.5; в парках и на кладбищах — 20.6; сороки — соответственно, 6.7; 9.4 и 14.7 пары/км^2. В целом по городу (в расчете на объединенную единицу площади) плотность населения серой вороны — 6.4 пары/км^2, сороки — 9.1 пары/км^2. Эти показатели в 1.4–5.7 раза ниже соответствующих показателей по г. Екатеринбургу (Ляхов, Галишева, 2012). Установлено, что серая ворона наиболее часто устраивает гнезда на клене, березе и яблоне (от 15 до 21% всех гнезд), реже — лиственнице и сосне. Сорока чаще строит гнезда также на клене, березе и яблоне (от 19 до 24%), реже — на черемухе и тополе. Высота расположения гнезд серой вороны составляет от 5 до 18 м, сороки — от 4 до 21 м. Ворона чаще размещает гнездо в основании боковой ветви у ствола (53%), сорока — в верхушечной развилке ствола (69%).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнение плотности населения изучаемых видов в г. Екатеринбурге (Ляхов, Галишева, 2012) и его спутнике — г. Березовском (данные автора) показало, что обилие сороки и серой вороны в мегаполисе превышает таковое в соответствующих биотопах города-спутника в 1.4–5.7 раза. По всей видимости, выявленные различия отражают особенности экологической обстановки, складывающейся для изучаемых видов врановых в сравниваемых городах (преобладающий тип застройки, площадь зеленых насаждений, их состав и возраст и др.). Детальное выяснение причин этих различий требует продолжения исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ляхов А. Г. Врановые птицы Екатеринбурга // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. — 2012. Вып. 17. С. 98–110.

Ляхов А. Г., Галишева М. С. Плотность гнездования и успешность размножения серой вороны и сороки в Екатеринбурге // Врановые птицы в антропогенных и естественных ландшафтах Северной Евразии: X Междунар. конф. Москва; Казань, 2012. С. 135–139.

Ляхов А. Г., Галишева М. С., Решеткова Н. П. и др. Динамика численности серой вороны и сороки в Екатеринбурге // Орнитология в Северной Евразии: Материалы XIII Междунар. орнитол. конф. Сев. Евразии. Оренбург; 2010. С. 199–200.

Некрасов Е. С. Особенности формирования городских популяций врановых птиц в Свердловске // Врановые птицы в естественных и антропогенных ландшафтах: Материалы II Всесоюз. совещания. Липецк, 1989. Ч. 2. С. 124–126.

Некрасов Е. С., Амеличев В. Н. Численность и распространение сороки и серой вороны в репродуктивный период в центре Свердловска // Экология птиц Волжско-Уральского региона: Информ. материалы. Свердловск, 1988. С. 70–71.

Изучение географической изменчивости раковины малого прудовика (*Galba truncatula* O.F. Müller, 1774) методом геометрической морфометрии

А.В. Жарова[1], М.В. Винарский[2]

[1]*Омский государственный педагогический университет, г.Омск*

[2]*Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург*

Ключевые слова: изменчивость, Lymnaeidae*, геометрическая морфометрия.*

В работе представлены предварительные результаты изучения географической изменчивости раковин пресноводного моллюска *Galba truncatula* (малый прудовик) из водоемов Евразии с помощью метода геометрической морфометрии. Этот метод основан на многомерном анализе координат меток, расставляемых на поверхности морфологического объекта, что позволяет минимизировать влияние возрастной неоднородности выборки на результаты исследования (Павлинов, Микешина, 2002).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Использованы 195 раковин *Galba truncatula* из 21 популяции, широко расположенных в пространстве, от Марокко до Кунашира в долготном, и от Ямала до Таджикистана в широтном направлении. Раковины взяты из коллекции Лаборатории макроэкологии и биогеографии беспозвоночных Санкт-Петербургского государственного университета. С помощью программы tpsDig2 (Rohlf, 2013) на фотографиях раковин осуществлена расстановка 18 ландмарок, оконтуривающих как общий профиль раковины, начиная с её вершины, так и очертания устья. Также была измерена высота (в миллиметрах) и подсчитано число оборотов каждой раковины с помощью окулярмикрометра микроскопа МБС-10. Эти величины являются показателями размера раковины, альтернативными центроидному размеру — показателю размера объекта, используемому в геометрической морфометрии (Zelditsch et al. 2004).

Перед проведением расчетов координаты ландмарок были выравнены с помощью процедуры прокрустова совмещения (Procrustes fit; Zelditsch et al. 2004). Изучение изменчивости раковин проводилось с помощью метода относительных деформаций, реализованного в про-

граммах tpsRelw32 (Rohlf, 2013) и PAST 2.0 (Hammer et al., 2001). Визуализация различий между особями/выборками проведена методом тонких пластин (thin plate analysis) в программе PAST.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Из трех показателей размера раковины, рассмотренных нами, только число оборотов проявляет значимую (отрицательную) корреляцию с широтой местности. Статистически значимой взаимосвязи между широтой местности и высотой раковины, а также центроидным размером выявить не удалось (табл. 1). Однако, учитывая, что число оборотов у моллюсков с турбоспиральной раковиной непрерывно увеличивается по мере роста животного и значимо коррелирует с высотой раковины (Винарский, 2013), можно считать, что у малого прудовика все-таки имеется широтная изменчивость по размерам раковины, которая имеет характер отрицательной зависимости. Возможно, отсутствие значимой корреляции по ряду показателей определяется малым числом выборок (21), включенных в анализ.

Никакой связи между характеристиками размера раковины и долготой местности, а также высотой над уровнем моря выявить не удалось (см. табл. 1).

Таблица 1. Значения коэффициента корреляции Спирмена между показателями размера раковины и географическими переменными (в скобках — значения p).

Показатель размера	Широта	Долгота	Высота над уровнем моря
Число оборотов	-0.47 (0.03)	-0.43 (0.05)	0.50 (0.02)
Высота раковины	-0.05 (0.83)	-0.11 (0.62)	0.10 (0.44)
Центроидный размер	-0.07 (0.75)	-0.13 (0.59)	-0.11 (0.65)

В ходе анализа изменчивости пропорций раковины были выделены 32 относительных деформации (relative wharps; здесь и далее RW), из которых на долю первых трех приходится 55.17% объясняемой изменчивости. Каждая из остальных RW объясняет менее 10% изменчивости, что позволяет ограничиться в дальнейшем анализе только первыми тремя RW.

Визуализация различий методом тонких пластин показала, что наивысшие положительные значения RW1 и RW2 соответствуют стройным раковинам с относительно высоким завитком, умеренно вздутым последним оборотом и некрупным устьем. Форма раковин особей с минимальными (отрицательными) значениями первой и

второй RW может быть описана как яйцевидная, с широким низким завитком, крупным устьем и сильно вздутым последним оборотом.

В целом никакой хорошо выраженной корреляции между значениями трех первых относительных деформация и географическим расположением выборок выявить не удалось (табл. 2). Только RW2 слабо, но значимо коррелирует с широтой местообитаний улиток.

Таблица 2. Значения коэффициента корреляции Спирмена между средними выборочными значениями ОД и широтой местности

Относительная деформация	rS	*p*
RW1	0.31	0.17
RW2	0.47	0.032
RW3	-0.10	0.68

Однако более тщательный анализ показал, что зависимость значений относительных деформаций от широты всё же имеется, но она носит не линейный, а U-образный характер, особенно ясно выраженный в случае RW2 (рисунок). Эта криволинейная зависимость лучше всего аппроксимируется полиномиальной моделью второго порядка. Это означает, что максимальные значения обеих двух первых RW наблюдаются в центральной части ареала *G. truncatula*, примерно между 55-ым и 60-м градусами северной широты. С северу и к югу от указанного диапазона широт форма раковины изменяется единообразно — в сторону увеличения последнего оборота, размеров устья и укорочения высоты завитка. На севере и юге ареала преобладают особи с короткоконическими и даже яйцевидными раковинами.

Для биологически значимого объяснения выявленной тенденции необходимы дальнейшие исследования. Пока мы можем только гипотетически предположить, что в широтах между 55 и 60-м градусами располагается центр ареала и, возможно, происхождения вида *G. truncatula*, где условия обитания для него максимально благоприятны. При расселении из этой области в субоптимальные условия происходит адаптивное изменение формы раковин, причем в одинаковом направлении — от башневидной к яйцевидной.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны С.С. Крамаренко (Николаевская сельскохозяйственная академия, Украина) и А.Б. Шипунову (Minot State University, США) за консультации по вопросам статистики. Работа выполнена при финансовой поддержке Минобрнауки РФ (гос. задание № 6.1352.2017/ПЧ).

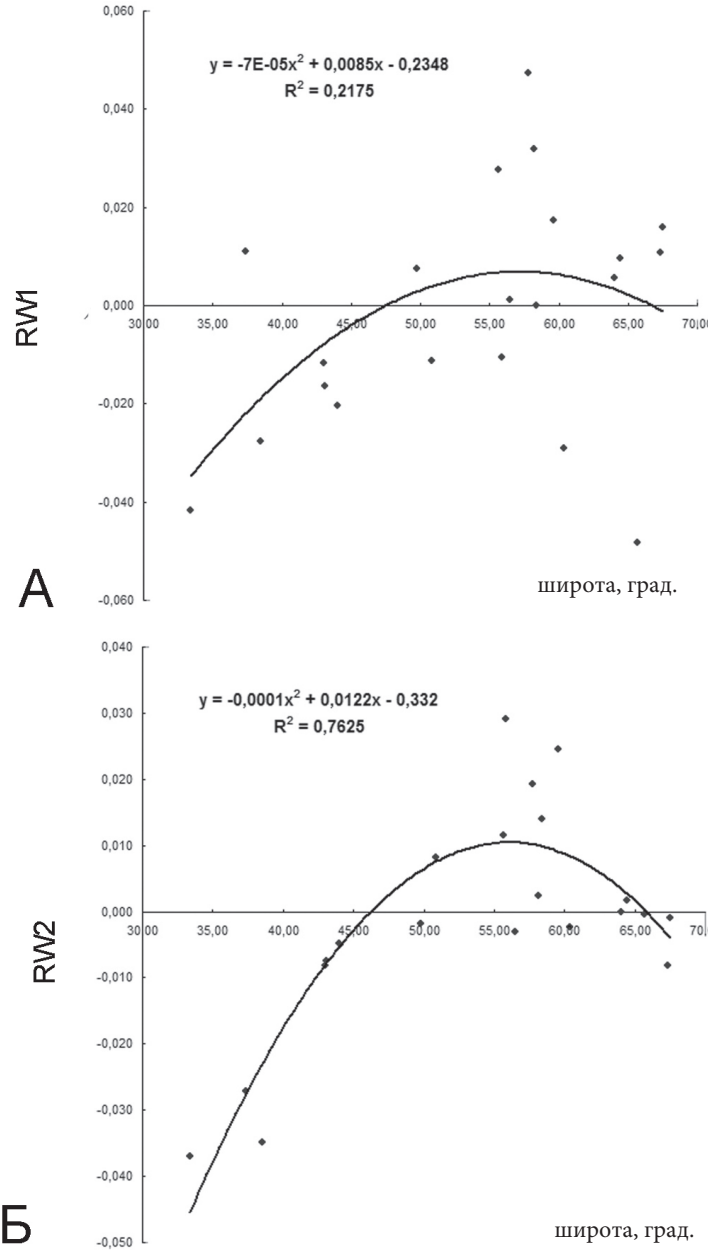


Рисунок. Зависимость средних выборочных значений RW1 (А) и RW2 (Б) от широты местности. Приведены уравнение регрессии и коэффициент детерминации (R2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Винарский М.В. Изменчивость пресноводных легочных моллюсков (таксономический аспект). Омск: Изд-во ОмГПУ, 2013. 268 с.

Павлинов И.Я., Микешина Н.Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журнал общей биологии. 2002. Т. 63, № 6. С. 473–493.

Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4. P. 1–9.

Rohlf F. tpsDig2w32 and tpsRelw32. New York: SUNY at Stony Brook, 2013. http://life.bio.sunysb.edu/morph/

Zelditsch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. Geometric moprhometrics for biologists: A primer. San-Diego etc.: Elsevier Academic Press, 2004. 443 p.

Видовая диагностика песца (*Vulpes lagopus* L., 1758) и обыкновенной лисицы (*V. vulpes* L., 1758) по альвеолам и изолированным щечным зубам

А.В. Кисагулов

Институт криосферы Земли СО РАН, Тюмень

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

ВВЕДЕНИЕ

В фаунистических исследованиях, основанных на ископаемых костных материалах, первоначальной проблемой и задачей становится определение видовой принадлежности костей. Зачастую, исследователь имеет дело с изолированными и фрагментированными костными остатками, установить видовую принадлежность которых может быть весьма затруднительно. Зубы сохраняются в целом состоянии чаще костей, и также обладают видоспецифичными признаками, как в своем строении, так и в размерах. Отдельную задачу составляет видовая диагностика близкородственных таксонов, кости и зубы которых имеют схожее строение и размеры. Такими видами являются представители рода *Vulpes* — песец (*V. lagopus* L.) и лисица (*V. vulpes* L.). Определение этих видов только по костям может быть затруднительным, в силу большой схожести. Современные ареалы песца и лисицы имеют зону перекрытия, в прошлом эти два вида также сосуществовали на одной территории (Аристов, Барышников, 2001). Эти причины обусловливают актуальность корректного установления видовой принадлежности даже единичных изолированных зубов и мелких фрагментов челюстей. На настоящий момент для определения видов рода *Vulpes* используются характеристики костей посткраниального скелета (Monchot, Gendron, 2010), черепа и нижней челюсти (Новиков, 1965; Аристов, Барышников, 2001, Гасилин и др., 2017), морфотипы коронок зубов (Гимранов и др., 2015; Гимранов, 2017) и размеры отдельных зубов (Altuna, 2004; Argant, 2010). В последнем случае, в качестве дифференцирующего признака используются размеры хищнических зубов (верхний четвертый премоляр и нижний первый моляр), или нескольких моляров. Данных о видовой диагностике песца и лисицы по размерам каждого щечного зуба (премоляры и моляры), а также по отдельным альвеолам этих зубов, нет.

Цель исследования — оценить возможности использования альвеол и изолированных щечных зубов (P1–4, M1–2, p1–4, m1–3) для

видовой диагностики песца и лисицы. В ходе работы были поставлены следующие задачи: 1) определить пределы изменчивости длины и ширины коронок щечных зубов песца и лисицы; 2) определить пределы изменчивости длины альвеол щечных зубов песца и лисицы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили черепа и нижние челюсти песцов и лисиц из коллекций Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург) и Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург). Выборки черепов и челюстей песцов происходят с территории Ямало-Ненецкий АО. Выборки черепов и челюстей лисицы происходят с различных районов ее ареала на территории бывшего СССР и Монголии. Попеременно измеряли зубы на одной из сторон (правой или левой) верхней челюсти и соответствующие им зубы нижней челюсти. Измеряли только постоянные целые щечные зубы без аномалий строения. Всего измерено 2 462 зуба песца и 3 038 зубов лисицы. Для того чтобы иметь возможность диагностировать видовую принадлежность фрагментов челюстей без зубов, измеряли длину альвеол каждого щечного зуба. Особи лисиц и песцов не разделяли по полу, т.к. размеры зубов самцов и самок в значительной степени перекрываются, для наших задач разделение по полу не изменяет диагностирующую способность отдельных зубов и фрагментов челюстей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты измерений приведены в таблицах 1 и 2.

По результатам измерений зубов были построены скаттер-диаграммы, показывающие распределение зубов песца и лисицы в осях длины и ширины (рисунок). Размеры премоляров (кроме P4) в значительной степени перекрываются, что затрудняет видовую диагностику по этим зубам. Размеры моляров (и верхних и нижних) перекрываются в меньшей степени, позволяя дифференцировать наименее мелкие зубы песцов и крупные зубы лисиц. По этой причине в данной работе мы приводим графики распределения размеров только для P4 и M1–2, m1–3 (см. рисунок).

Измерение длин альвеол показало сходную картину — альвеолы премоляров (кроме P4) не позволяют дифференцировать песца, т.к. минимальные значения длин альвеол премоляров лисиц оказались равными, или даже меньше, чем соответствующие им минимальные значения для песцов (табл. 3). Таким образом, по длине альвеол премоляров (кроме P4) можно диагностировать лишь крупных лисиц.

Значения длины альвеол P4 и всех моляров песцов и лисиц имеют зону трансгрессии, что позволяет выделять лишь наиболее мелких

Таблица 1. Изменчивость длины щечных зубов песца и лисицы, мм

Зуб	Песец			Лисица		
	n	M±m	lim	n	M±m	lim
P1	172	4.79±0.29	4.12–5.48	217	4.87±0.03	3.99-6.29
P2	196	7.61±0.43	6.48-8.69	236	8.78±0.04	7.18-10.71
P3	196	8.35±0.4	7.32-9.43	241	9.42±0.05	7.56-11.41
P4	198	12.14±0.56	10.4-13.59	265	13.62±0.05	11.65-15.92
M1	200	8.25±0.4	7.21-9.21	270	9.8±0.03	8.17-11.33
M2	196	4.63±0.43	3.69-8.37	267	5.54±0.03	4.29-7.68
p1	180	3.7±0.29	2.88-4.49	219	4.02±0.025	3.22-5.32
p2	199	7.41±0.44	6.4-8.46	241	8.42±0.04	6.78-10.10
p3	199	8.22±0.36	7.32-9.08	243	9.17±0.04	7.74-10.98
p4	200	8.95±0.42	7.95-10.05	252	9.67±0.04	8.05-11.39
m1	201	13.81±0.61	12.18-15.39	246	15.51±0.06	13.42-18.22
m2	200	6.02±0.42	4.82-8.9	238	7.18±0.03	6.02-8.91

Таблица 2. Изменчивость ширины щечных зубов песца и лисицы, мм

Ширина	Песец			Лисица		
	n	M±m	lim	n	M±m	lim
P1	172	2.93±0.19	2.52-3.51	217	2.86±0.02	2.3-3.57
P2	196	3.28±0.23	2.75-4.14	236	3.26±0.02	2.58-4.44
P3	196	3.46±0.22	2.94-4.21	241	3.48±0.02	2.43-4.82
P4	198	6.62±0.38	5.64-7.69	265	6.89±0.04	5.1-8.62
M1	200	9.81±0.46	8.56-11.02	270	11.4±0.04	9.38-13.13
M2	196	6.23±0.46	4.95-7.47	267	7.6±0.03	6.14-9.17
p1	180	2.69±0.17	2.25-3.08	219	2.64±0.015	2.2-3.38
p2	199	3.26±0.21	2.66-3.85	241	3.28±0.02	2.6-4.09
p3	199	3.35±0.18	2.91-3.9	243	3.4±0.02	2.66-4.29
p4	200	4.09±0.23	3.42-4.81	252	4.16±0.02	3.28-5.12
m1	201	5.25±0.25	4.45-6.07	246	6.05±0.03	4.76-7.2
m2	200	4.2±0.3	2.13-5.49	238	5.4±0.03	4.44-6.87
m3	143	2.35±0.21	1.82-3.05	185	3.09±0.02	2.39-3.85

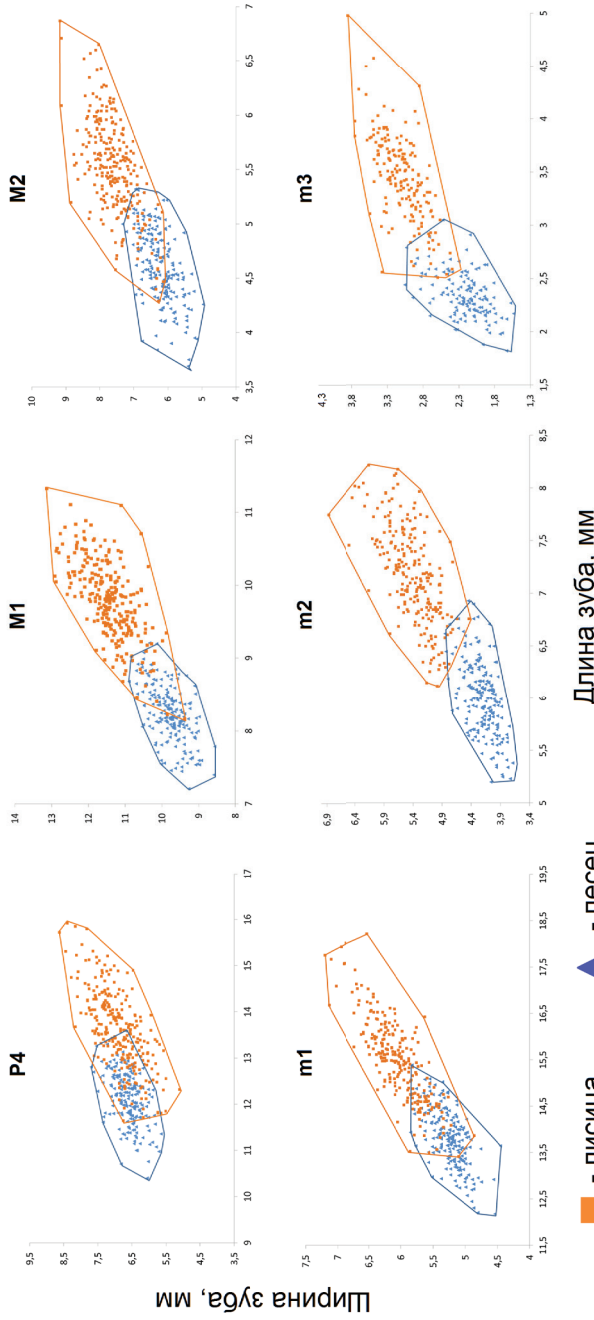


Рисунок. Размерные характеристики щечных зубов песца и лисицы.

Таблица 3. Изменчивость длины альвеол щечных зубов песца и лисицы, мм

Альвеола зуба	Песец			Лисица		
	n	M±m	lim	n	M±m	lim
P1	201	4.48±0.38	3.58-5.43	268	4.95±0.51	3.14-6.44
P2	201	7.44±0.5	6.16-8.84	271	8.820.85	6.25-10.95
P3	201	7.95±0.46	6.75-9.46	268	8.94±0.05	6.65-11.34
P4	201	11.11±0.59	9.66-12.67	272	12.75±1.15	12.03-15.14
M1	201	6.7±0.43	4.45-8	266	8.02±0.04	6.26-9.75
M2	201	3.66±0.32	2.62-4.58	266	4.4±0.03	3.13-6.4
p1	199	3.51±0.34	2.69-4.41	249	3.75±0.03	2.5-5.08
p2	199	7.23±0.47	6.42-8.63	256	8.2±0.05	6.23-10.12
p3	200	8.02±0.43	6.86-9.25	257	8.86±0.05	6.6-10.78
p4	200	8.26±0.43	7.15-9.27	259	8.97±0.05	7-10.65
m1	200	13.03±0.67	11.25-14.79	260	14.92±0.06	12.79-17.41
m2	200	5.64±0.38	4.4-6.43	252	6.73±0.03	5.38-8.04
m3	191	2.21±0.31	1.53-3.24	254	2.8±0.02	2.03-3.78

песцов и наиболее крупных лисиц. Для альвеол премоляров (кроме P4) приведены (табл. 4) минимальные значения длины, начиная с которого можно относить фрагмент кости к лисице, исключая песца. Для альвеол P4 и моляров указаны максимальные значения длины, до которых можно дифференцировать песца, и минимальные значения длины, после которых можно дифференцировать лисиц (табл. 4).

Таблица 4. Предельные значения длины альвеол щечных зубов, позволяющие диагностировать песца и лисицу, мм

Верхняя челюсть			Нижняя челюсть		
Зуб	Песец	Лисица	Зуб	Песец	Лисица
P1	-	> 5.43	p1	-	> 4.41
P2	-	> 8.84	p2	-	> 8.63
P3	-	> 9.46	p3	-	> 9.25
P4	< 12.03	>12.67	p4	-	> 9.27
M1	< 6.26	> 8	m1	< 12.79	>14.79
M2	<3.13	> 4.58	m2	<5.38	> 6.43
			m3	< 2.03	> 3.24

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследования показали, что по размерам отдельных щечных зубов и их альвеол возможно различать песца и лисицу. По всем зубам и альвеолам можно выделять крупных особей лисиц. Для определения песца следует использовать размеры P4, M1–2, m1–3, а так же длины альвеол этих зубов.

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.

Гасилин В.В., Нанова О.Г., Косинцев П.А., Гимранов Д.О. Диагностика песца (*Vulpes lagopus*), обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*) и корсака (*Vulpes corsac*, Carnivora, Canidae) Северной Евразии по метрическим признакам нижней челюсти // Зоологический журнал. 2017. Т. 96. № 6. С. 698–710.

Гимранов Д.О. Видовая диагностика корсака (*Vulpes corsac*), обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*) и песца (*Vulpes lagopus*, Carnivora, Canidae) по верхним зубам //Зоологический журнал. 2017. Т. 96. №. 6. С. 684–697.

Гимранов Д.О., Косинцев П.А., Гасилин В.В. Видовая диагностика корсака (*Vulpes corsac*), обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*) и песца (*Vulpes lagopus*) по одонтологическим признакам зубов нижней челюсти // Зоологический журнал. 2015. Т. 94. № 11. С. 1338–1350.

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

Altuna J. Estudio biométrico de *Vulpes vulpes* L y *Alopex lagopus* L. Contribución a su diferenciación en los yacimientos paleolíticos cantábricos Biometrical study of *Vulpes vulpes* L. and *Alopex lagopus* L. // Munibe Antropol. — Arkeol. 2004. № 56. P. 45–59.

Argant A. Carnivores (Canidae, Felidae et Ursidae) de Romain-la-Roche (Doubs, France) // Rev. Paleobiol. 2010. T. 29. № 2. P. 495–601.

Monchot H., Gendron D. Disentangling long bones of foxes (*Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*) from arctic archaeological sites // J. Archaeol. Sci. 2010. T. 37. № April. P. 799–806.

Питание бородатых неясытей в зависимости от биотопических особенностей охотничьего участка и численности жертв в период гнездования

Ю.Э. Кропачева, Н.О. Садыкова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: бородатая неясыть, гнездовой период, основные и альтернативные жертвы, питание.

Орнитогенные скопления костей животных — важный источник информации о составе фаун и структуре населения мелких млекопитающих. Соотношение между населением мелких млекопитающих определенной территории и составом жертв сов, обитающих на ней, находится в сложной связи (Andrews, 1990 и др.). Добычей сов чаще становятся обитатели открытых пространств, что отражается в элементарных и локальных тафоценозах (Бородин, 1997; Садыкова, 2006; Andrews, 1990). Для многих видов сов показаны региональные и локальные вариации состава основных жертв, которые определяются, в частности, биотопическими особенностями охотничьей территории птиц (Шепель, 1992; Садыкова, 2006; Zarybnicka, 2009). В условиях сокращения численности популяции доминирующей добычи возможен отказ от размножения и/или переход на альтернативные виды корма (цит. по: Zarybnicka, 2009). Цель работы — изучение рациона бородатых неясытей (*Strix nebulosa,* Forster, 1772), как модели формирования орнитогенного тафоценоза. В задачи входило сравнение состава и соотношения остатков мелких млекопитающих в погадках неясытей, накапливавшихся: в один год в период гнездования в разных биотопических условиях; в один год в осенне-зимний период и весной во время гнездования; в разные годы, отличающиеся по численности мелких млекопитающих.

Работа проводится на ключевой орнитологической территории КОТР СВ-001 «Лесной массив близ пос. Зайково», Ирбитский р-н Свердловской области на базе экологического научно-просветительского центра «Скородум» на территории около 5 км^2. Там Г.Н. и В.Н. Бачуриными было установлено 60 искусственных гнезд для привлечения бородатой неясыти. Работы начаты в 1978 г., подробное описание территории и результаты сравнения состава погадок 1978 и 2015 гг. опубликованы (Смирнов и др., 2015). Проанализирован состав погадок, накопившихся за осенне-зимний период 2014–

2015 и 2015–2016 гг., собранных под присадами вокруг территории «Скородума» и в период гнездования 2015 и 2016 гг., собранных в середине мая вокруг заселенных гнезд. Гнезда 1 и 2 и 4 располагаются на опушке леса, примыкающей к обширным луговым территориям, гнездо 3 находится в лесном массиве. При сравнении выборок использован критерий сходства Животовского и критерий идентичности (Животовский, 1979). Отловы мелких млекопитающих проведены 4–6 июня 2016 г. В пределах охотничьих территорий вокруг гнезд 1 (участок 1) и 3 (участок 2) установлены линии ловушек, каждая по 100 шт. Отмечена низкая численность грызунов: на 200 ловушко-суток на участке 1 отловлено 2, а на участке 2 — 21 зверек. К моменту проведения отловов совы покинули гнезда, не завершив выкармливания птенцов.

В содержимом погадок 2015–2016 гг. отражен почти полный видовой состав грызунов, отмеченных для данной территории (табл. 1). Не отмечены среди жертв сов большой суслик, летяга, бурундук, мышь-малютка, обыкновенный хомяк –повсеместно редкие в Свердловской области (Большаков и др., 2000). Эффективность оценки фауны мелких млекопитающих по составу погадок птиц отмечена многими авторами (Громов, 1957; Heisler et al., 2015 и др.). В осенне-зимних погадках 2014–2015 и 2015–2016 гг. выявлено по 9 видов. В погадках, собранных в 2016 году под тремя гнездами, отмечено по 7 видов (табл. 1).

В весенних погадках 2015 года отмечено 6 видов. Соотношение жертв в погадках, накопленных за осенне-зимние периоды, были сходными с таковыми в весенних погадках тех же лет у сов, гнездившихся на опушке леса (гнезда 1, 2, 4) (табл. 1, 2). Основными жертвами были серые полевки: доминировала узкочерепная полевка (37–52%), содоминанты — полевка-экономка (31–11%) и обыкновенная полевка (11–16%). В год с низкой численностью грызунов (2016) как в зимнем, так и весеннем питании появилась альтернативная добыча — землеройки, которые в предыдущие годы исследований не были зафиксированы в погадках (Смирнов и др., 2015) (табл. 1). У сов, гнездившихся в глубине лесного массива (гнездо 3), они составили основу рациона (58%). При сравнении выборок наибольшие различия наблюдаются между питанием сов, гнездившихся в один год в разных биотопических условиях, что подтверждают индексы сходства (табл. 2).

В составе погадок неясытей за весь изученный период отражен практически полный список грызунов, отмеченных для данной территории. Основными жертвами сов, гнездившихся на опушке леса, и зимующих неясытей были серые полевки, среди которых преоблада-

Таблица 1. Состав и соотношение долей видов мелких млекопитающих (%) в погадках бородатых неясытей и отловах живоловушками

Вид	«Скородум» осень–зима		Гнезда, весна				Отловы, весна 2016	
	2014–2015	2015–2016	1, 2016	2, 2016	3, 2016	4, 2015	Участок 1	Участок 2
Microtus gregalis	50.6	48.0	53.2	52.2	1.9	37.3		
M. oeconomus	15.7	9.8	31.5	10.9	18.9	31.3		
M. arvaliss.l.	11.0	12.7	7.2	10.9		16.4		
M. s *agrestis*	8.1	6.9	4.5	10.9	15.1	10.4		
Arvicla terrestris				2.2	1.9			
Clethrionomys rutilus	4.1	5.9		4.3	1.9	3.0		4.8
Cl. glareolus	3.5		0.9			1.5		4.8
Ondatra zibethicus		1.0						
Myopus schisticolor	3.5							
Sylvaemus uralensis	2.9	2.0			1.9		100	85.7
Apodemus agrarius		1.0						
Sicista betulina			0.9					
Sciurus vulgaris	0.6							
Sorex sp.		11.8	1.8	8.7	58.5			4.8
Число особей (N)	172	102	111	46	53	67	2	21
Число погадок/ловушко-суток	36	18	30	8	15	14	200	200

Примечание: доля вида (%), вычисленная по максимальному количеству одноименных остатков

ла узкочерепная полевка. В год низкой численности грызунов среди жертв неясытей появились бурозубки. Наибольшие различия наблюдаются между питанием сов, гнездившихся в один год в разных биотопических условиях: в глубине лесного массива и на опушке.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 16–04–01017) и УрО РАН (проект № 15–12–4–8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большаков В.Н., Бердюгин К.И., Васильева И.А., Кузнецова И.А. Млекопитающие Свердловской области. Справочник-определитель. Екатеринбург: «Екатеринбург», 2000. 240 с.

Таблица 2. Критерий сходства Животовского (r) и критерий идентичности (i)

	Гнездо 4, весна 2015	Гнездо 1, весна 2016	Гнездо 2, весна 2016	Гнездо 3, весна 2016	Скородум, осень-зима 2015-2016
Гнездо 1, весна 2016	**r = 0.95**, **i=17.15**, p=0.05, df =7				
Гнездо 2, весна 2016	**r = 0.90**, **i=21.39**, p=0.01, df =7	r = 0.96, i= 10.78, df = 8			
Гнездо 3, весна 2016	**r = 0.48**, **i= 123.95**, p=0.001, df =8	**r = 0.56**, **i=126.98**, p=0.001, df = 9	**r = 0.65**, **i=69.95**, p=0.001, df = 7		
Скородум, осень-зима 2015-16	**r = 0.87**, **i= 42.14**, p=0.001, df =9	**r = 0.88**, **i=51.70**, p=0.001, df =10	r = 0.96, i=10.22, df =9	**r = 0.64**, **i= 98.02**, p=0.001, df =9	
Скородум, осень-зима 2014-15	**r = 0.94**, **i= 22.83**, p=0.01, df =8	**r = 0.91**, **i= 49.38**, p=0.001, df =10	**r = 0.89**, **i= 31.91**, p=0.001, df =10	**r = 0.43**, **i= 184.18**, p=0.001, df =10	**r = 0.88**, **i=59.79**, p=0.001, df =11

Примечание: r — критерий сходства; i — критерий идентичности; df — количество степеней свободы (количество таксонов обеих сравниваемых выборок минус 1). Значимые отличия выделены жирным шрифтом.

Бородин А.В. Соотношение численности видов мелких млекопитающих в различных биотопах долины реки Хадытаяха (Южный Ямал) по результатам отловов давилками и в пищевом рационе хищных птиц и песца // Материалы по истории и современному состоянию фауны севера Западной Сибири: сб. науч. тр. Челябинск: Рифей, 1997. С. 91–105.

Громов И.М. Верхнечетвертичные грызуны Самарской Луки и условия захоронения и накопления их остатков // Тр. ЗИН АН СССР. 1957. Т. 22. С. 112–150.

Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общей биологии. 1979. № 4. С. 587–602.

Садыкова Н.О. Неонтологические подходы к изучению механизмов формирования ископаемых локальных фаун грызунов // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. М.: ПИН РАН, 2006. С. 109–120.

Смирнов Н.Г., Кропачева Ю.Э., Бачурин Г.Н. Динамика современной фауны грызунов предлесостепных лесов Зауралья // Фауна Урала и Сибири. 2015. № 1. С. 167–175.

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

Andrews P. Owls, Caves and Fossils. Chicago: University of Chicago Press, 1990. 239 p.

Heisler L.M., Somers C.M., Poulin R.G. Owl pellets: a more effective alternative to conventional trapping for broad-scale studies of small mammal communities // Methods in Ecology and Evolution. 2015. V. 7. P. 96–103.

Zarybnicka M., Sedlacek O., Korpimaki E. Do Tengmalm's owls alter parental feeding effort under varying conditions of main prey availability? // Journal of Ornithology. 2009. V. 150. P. 231–237.

Динамика древесной растительности в экотоне полярной границы леса в долине реки Хадыта за последние 100 лет

А.А. Лапшина

Уральский федеральный университет им. Первого президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург

Ключевые слова: полярная граница леса, полуостров Ямал, Larix sibirica, Picea obovata.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время изучению глобальных и региональных изменений климата и связанных с ними перемен в природных экосистемах уделяется большое внимание. Исследования динамики древесной растительности на полярной границе леса проводятся довольно редко. Такие работы выполнены в основном на территории России (Хантемиров и др., 2008; Wilmking et al., 2012) и Северной Америки (на севере Канады: Caccianiga, Payette, 2006; Payette, 2007 и др., и на Аляске: Lloyd, 2005). Древесная растительность на полярной границе своего распространения, как известно, чувствительна к изменениям температуры и поэтому может достаточно быстро меняться. Интенсивность перемен, происходящих на границе леса, можно проследить, наблюдая за такими характеристиками, как положение границы леса, густота древостоев, продолжительность жизни деревьев, возникновение новых деревьев.

Цель работы — выяснить особенности динамики древесной растительности на северном пределе ее распространения в Западной Сибири (на полуострове Ямал) в течение последних 100 лет в связи с изменениями климата.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран научным сотрудником ИЭРиЖ УрО РАН, к.б.н. В.В. Кукарских и ст. инж. А.Ю. Сурковым летом 2014 года в экотоне полярной границы леса в южной части полуострова Ямал в долине реки Хадыта. Границу леса здесь формирует лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.).

В пределах экотона полярной границы леса были выбраны ключевые участки. Первый из них заложен на северной границе произрастания отдельных деревьев лиственницы (участок А, 67°31’ с.ш. 70°02’ в.д.), следующий участок — на северной границе лиственничных редколесий (участок В, 67°26’ с.ш. 69°57’ в.д.) и третий — на границе елово-лиственничных редколесий (участок С, 67°17’ с.ш. 69°48’ в.д.). Участки в речной долине охватывали первые надпойменные террасы высотой 4–6 м, что обеспечивало отсутствие влияния на динамику возобновления изучаемых древостоев такого важного фактора в долинах рек, как появление свежих речных наносов. На северной границе произрастания отдельных деревьев лиственницы (участок А) пробные площади не закладывались, образцы взяты на площади около одного гектара с нескольких десятков самых северных живых деревьев лиственницы. На участках В и С были заложены пробные площади размером 25 на 25 м. На пробных площадях со всех живых и усохших деревьев лиственницы сибирской и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) высотой от 2 м, для определения интервалов их жизни, взяты образцы древесины (керны с живых деревьев, спилы — с усохших) на высоте 5–10 см от шейки корня. Всего заложено 6 пробных площадей, образцы взяты с 517 деревьев.

У всех взятых образцов с помощью установки LINTAB V измеряли ширину годичных колец с точностью 0.01 мм. Методом перекрестной датировки определяли календарные даты появления и смерти (для усохших) деревьев.

С помощью электронного цифрового штангенциркуля (Skrab 40360) измерили радиус от центра к периферии (без учета коры) и определили годы, в которые деревья достигали радиуса 25 мм, что соответствует дереву диаметром 4 см на высоте груди и высоте дерева примерно 3.5 м.

Для оценки влияния климатических факторов на динамику древесной растительности использовали данные инструментальных наблюдений с 1883 года за температурой воздуха и за количеством осадков на метеостанции Салехард, расположенной примерно в 150 км к юго-западу от района исследований.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Первое, что можно выяснить исходя из дат жизни деревьев, это периоды, когда они появились (рис. 1). На участке самых северных лиственниц, первые из них появились в середине XIX века. Это означает, что за прошедшие 150 лет граница самых северных деревьев не

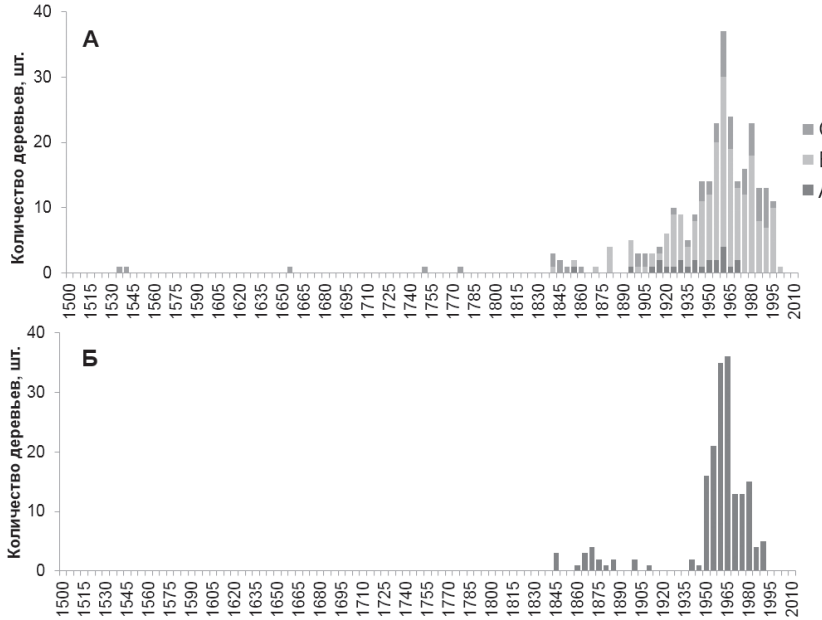


Рисунок 1. Годы появления лиственниц (а) на участках А, В и С и елей (б) на участке С.

продвинулась на север. То же самое можно сказать и о границе распространения отдельных деревьев ели.

Основу современных древостоев в экотоне границы леса составляют деревья, которые появились в середине XX века, а именно с 1955 по 1965 годы. Еще можно выделить меньшие по численности возрастные поколения начала XX века. Если сравнить данные о периодах массового возобновления деревьев с климатическими данными, то можно предположить, что в начале XX века и в 50–60-х годах на выживаемость подроста благоприятно воздействовали высокие летние температуры, а массовость поколения 50–60-х годов является следствием сочетания высоких летних температур и обильности зимних осадков, которые защищали подрост от вымерзания. Тем самым подтверждаются данные предыдущих исследований, которые сообщают о важности влияния летних температур и количества осадков выживаемость подроста деревьев (Хантемиров и др., 2008, Hagedorn et al., 2014). Были предположения (Хантемиров и др., 2008), что в долинах рек снег не будет иметь столь сильного влияния, как вне речных долин. Тем не менее, и в речных долинах высота снежного по-

крова является фактором, оказывающим значительное влияние на выживаемость подроста.

На основе данных об изменениях во времени числа деревьев высотой более 3.5 м можно заключить, что в последнее столетие наблюдается рост плотности древостоев в долинах рек (рис. 2). Так на участке В на северной границе лиственничных редколесий, плотность древостоя в начале XX века достигала нескольких десятков деревьев на гектар. В 1974 году она достигла 100 деревьев на гектар, начала стремительно расти и к 2000 году плотность увеличилась до 500 деревьев на гектар.

Значительное увеличение плотности древостоев наблюдается и на границе елово-лиственничных редколесий. Кроме того, на данном участке происходит изменение соотношения видов. В начале XX века соотношение ели и лиственницы было примерно равным, но в последние десятилетия доля ели стала быстро расти.

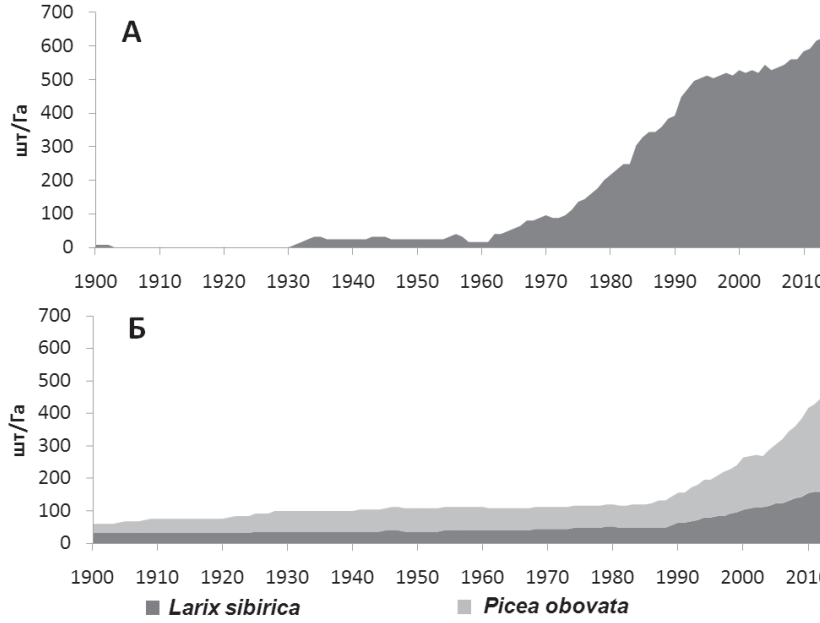


Рисунок 2. Изменение плотности древостоев на изучаемой территории: а — участок В, северная граница лиственничных редколесий, б — участок С, северная граница елово-лиственничных редколесий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Современные древостои в экотоне полярной границы леса на полуострове Ямал сформированы возрастными поколениями лиственницы и ели середины XX века и, в меньшей степени, начала XX века.

Полярная граница распространения отдельных деревьев ели и лиственницы не сдвигалась на север в течение последних 150 лет. Несмотря на это, плотность древостоев в экотоне полярной границы леса в XX веке увеличилась в десятки раз.

В настоящее время в елово-лиственничных древостоях уменьшается доля лиственницы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 13–04–02058).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Хантемиров Р.М., Сурков А.Ю., Горланова Л.А. Изменения климата и формирование возрастных поколений лиственницы на полярной границе леса на Ямале // Экология. 2008. № 5. С. 323–328

Caccianiga M., Payette S. Recent advance of white spruce (*Picea glauca*) in the coastal tundra of the eastern shore of Hudson Bay (Quebec, Canada) // Journal of Biogeography. 2006. V. 33, № 12. P. 2120–2135.

Hagedorn, F., Shiyatov, S. G., Mazepa, V. S. et al. Treeline advances along the Urals mountain range — driven by improved winter conditions? // Global Change Biology.- 2014. V. 20, № 11. P. 3530–3543.

Lloyd A.H Ecological histories from Alaskan tree lines provide insight into future change // Ecology. 2005. V. 86, №.7. P. 1687–1695.

Payette S. Contrasted dynamics of northern Labrador tree lines caused by climate change and migrational lag // Ecology. 2007. V. 88, № 3. P. 770–780.

Wilmking M., Sanders T., Zhang Y.et al. Effects of climate, site conditions, and seed quality on recent treeline dynamics in NW Russia: permafrost and lack of reproductive success hamper treeline advance? // Ecosystems. 2012. V. 15, № 7. P. 1053–1064.

Краевой эффект для видового богатства травяно-кустарничкового яруса городских лесов Екатеринбурга

А.А. Коржиневская (Мельникова)

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: лесопарки, растительные сообщества, травянистые растения, урбанизация, фрагментация.

ВВЕДЕНИЕ

Краевые или опушечные эффекты для разных компонентов экосистем активно исследуются в связи с проблемами фрагментации местообитаний в результате человеческой деятельности (Young, Mitchell, 1994; Murcia, 1995) и инвазий чужеродных видов растений (Spellerberg, 1998; Trombulak, Frissell, 2000).

Обычно считается, что фрагментация — это существенный фактор состояния лесных экосистем. Однако даже на нарушенных территориях краевой эффект проявляется не всегда. Так, в обзоре (Ibanez et al., 2014) показано, что случаи значимых краевых эффектов для видового богатства растений встречаются почти так же часто, как и случаи, когда краевые эффекты подтвердить не удается. В городских лесах, массивы которых обычно небольшие, дальнейшее уменьшение площадей насаждений может приводить к гомогенизации растительных сообществ (Lobo et al., 2011). В то же время из-за краевого эффекта видовое богатство сообществ, прилегающих к дорогам и тропам, может повышаться (Suarez-Esteban et al., 2016). Такая неоднозначность накопленных сведений обуславливает высокий интерес к изучению краевого эффекта как фактора разнообразия растительности в антропогенно нарушенных районах.

Настоящая работа — часть комплексного проекта по изучению краевых эффектов в лесопарках г. Екатеринбурга (Шавнин и др., 2015; Веселкин и др., 2016; Мельникова, 2016). В отношении кустарников и деревьев подлеска на границах лесопарков г. Екатеринбурга сильных закономерностей трансформации видового богатства не обнаружено (Мельникова, 2016). Поэтому интересно исследовать вопрос о наличии краевого эффекта в отношении травяно-кустарничкового яруса — компонента лесных сообществ, вероятно, более чувствительного к изменению условий среды на границах городских лесов.

Цель работы — оценить краевой эффект для параметров видового богатства травяно-кустарничкового яруса городских лесов Екатеринбурга. Нами были сформулированы две гипотезы: 1) Общее видовое богатство травяно-кустарничкового яруса на границах насаждений выше, чем во внутренних частях лесных массивов. 2) Богатство синантропных видов на границах насаждений выше, чем во внутренних частях лесных массивов. Юго-Западный лесопарк Екатеринбурга, где проведены работы, ранее был исследован в отношении некоторых показателей состояния растительности; было установлено, что в городских лесах уменьшается проективное покрытие и фитомасса травяно-кустарничкового яруса (Золотарева и др., 2012), но растительность на границах насаждений специально не изучалась.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Екатеринбург — крупный промышленный центр Среднего Урала, расположен в южнотаежной подзоне бореально-лесной зоны. Исследования проведены в лесопарке «Юго-Западный», состоящем из четырех пространственно разделенных автодорогами или пустырями лесных массивов. Сосновые древостои лесопарка имеют естественное происхождение. В июне–августе 2016 г. на 14 трансектах обследовано 129 площадок площадью 400 м^2 (на одной площадке одно описание). Каждая трансекта — это серия из (6)8–10 учетных площадок радиусом 11.3 м, заложенных в различных частях лесопарка от границ насаждений вглубь лесных массивов. На первых площадках каждой трансекты описания выполнены на прямоугольных участках площадью 400 м^2. Анализируемые оценки видового богатства — число видов на 400 м^2. Анализ данных выполнен в Statistica 8.0 (StatSoft, Inc., 2007) с использованием кусочно-линейной регрессии.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На 129 обследованных площадках (общая площадь учета — 5.16 га) выявлено 185 видов растений травяно-кустарничкового яруса. Восемь видов относятся к группе адвентивных; 177 — к группе аборигенных, из которых 99 — индигенные и 78 — апофитные.

Наличие и форму проявления краевого эффекта оценили путем сравнения качества линейной и кусочно-линейной аппроксимаций зависимостей между расстоянием от границ насаждений и богатством групп видов травяно-кустарничкового яруса, по-разному реагирующих на антропогенное влияние (таблица). Поскольку кусочно-линейная аппроксимация лучше объясняет изменчивость параметров видового богатства с удалением от границ, эта модель использована на иллюстрациях.

Общее видовое богатство травяно-кустарничкового яруса выше на границах, чем во внутренних частях городских лесов Екатеринбурга (рис. 1). Диапазон изменения количества видов на площадках значительный — от 10 до 60 видов. При удалении от границ насаждений на 30 м число видов на 400 м^2 снижается, в среднем от 50 до 35 видов. После 30 м происходит стабилизация показателя, описываемая горизонтальным участком графика видового богатства.

Таблица. Параметры линейной и кусочно-линейной аппроксимаций зависимостей между расстоянием от границ насаждений и богатством разных групп видов травяно-кустарничкового яруса

Группа видов	Линейная модель, R^2	Кусочно-линейная модель		
		R^2	Точка разрыва	
			Абсцисса	*p*
Все	0.08	0.22	30.0	<0.001
Индигенные	0.01	0.01	40.1	0.249
Адвентивные	0.09	0.21	22.7	0.007
Синантропные	0.13	0.36	35.0	<0.001

Богатство индигенных растений варьирует от 5 до 35 видов на 400 м^2, в среднем составляет примерно 20 видов и не меняется с удалением от границ насаждений (рис. 2а). Для группы индигенных видов точка разрыва в кусочно-линейной модели не значима.

Для богатства апофитных и адвентивных видов, составляющих группу синантропных, результаты аналогичны изменению общего видового богатства (рис. 2б). Это означает, что краевой эффект проявляется для разнообразия не только адвентивных растений, но и тех местных видов, которые положительно реагируют на антропогенные воздействия. Таким образом, краевой эффект, наблюдаемый в отношении общего богатства травяно-кустарничкового яруса, закономерно обусловлен реакцией именно синантропных видов.

Таким образом, обе проверявшиеся рабочие гипотезы справедливы. Краевой эффект в городских лесах Екатеринбурга проявляется, во-первых, в отношении общего богатства травяно-кустарничкового яруса, во-вторых, в отношении богатства синантропных видов.

Внимание исследователей городских лесов часто привлекают чужеродные растения, для которых краевой эффект обычно выражен (Pauchard, Alaback, 2006; Meng et al., 2015). При этом на городских,

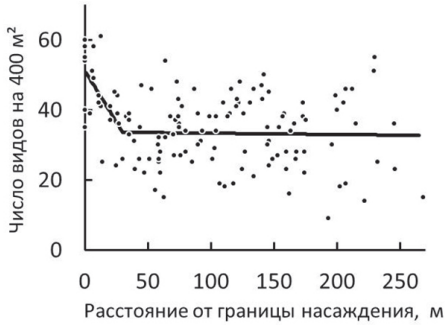


Рисунок 1. Зависимость между расстоянием от границ насаждений и общим видовым богатством травяно-кустарничкового яруса.

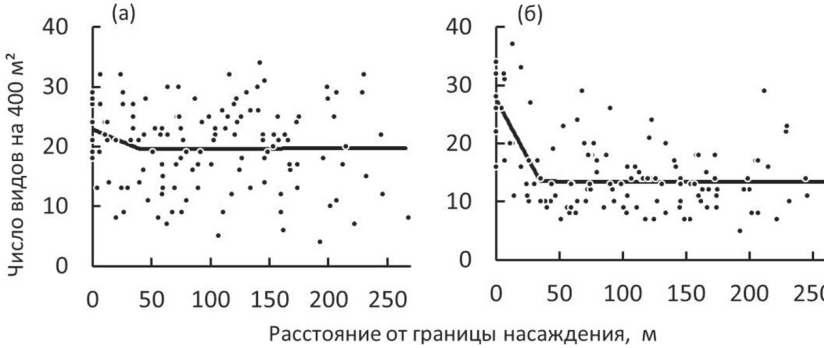


Рисунок 2. Зависимость между расстоянием от границ насаждений и богатством индигенных (а) и синантропных (б) видов травяно-кустарничкового яруса.

пригородных и загородных территориях краевые эффекты могут наблюдаться в отношении разных по происхождению групп видов — местных или чужеродных (Meng et al., 2015). В Юго-Западном лесопарке Екатеринбурга богатство адвентивных видов незначительно — всего 8 видов. Это делает оценки краевого эффекта для них не очень надежными. Тем не менее, чужеродные виды выражено приурочены к краевым, а не центральным зонам городских лесов.

Ранее показано (Золотарева и др., 2012), что проективное покрытие и фитомасса синантропных видов в городских лесах Екатеринбурга выше, чем за городом. Представленные в сообщении данные свидетельствуют, что показатели участия синантропных видов удачно индицируют не только общий уровень урбанизации местообитаний, но и локальные последствия фрагментации местообитаний.

В целом, удаления учетных площадей от краев насаждений, выбираемые для исследования краевых эффектов для разных компонентов сообществ, сильно варьируют. Для изучения травяно-кустарничкового яруса длина трансект обычно составляет около 50 м (Pauchard, Alaback, 2006; Meng et al., 2015), и такое расстояние позволяет обнаружить краевые эффекты при их наличии. По нашим оценкам, глубина проявления краевых эффектов для разных показателей — первые десятки метров (20–40 м). Это близко к другим опубликованным оценкам глубины краевых эффектов для растительности, которые обычно лежат в диапазоне 10–45 м и различаются в зависимости от групп видов, типов местообитаний, региона и других факторов (Young, Mitchell, 1994; Pauchard, Alaback, 2004; LaPaix et al., 2012).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В городских лесах Екатеринбурга выражен краевой эффект в отношении богатства растений травяно-кустарничкового яруса. Общее видовое богатство выше в краевых зонах урбанизированных лесов, по сравнению с внутренними. Краевой эффект установлен также в отношении богатства синантропных растений, распространение которых обусловлено антропогенно. Видовое богатство индигенных растений постоянно от границ насаждений до удалений 200–250 м, а общее богатство и богатство синантропных видов качественно повышено на удалениях до 30–35 м от границ насаждений.

Автор признателен к.б.н. Н.В. Золотаревой и к.б.н. Е.Н. Подгаевской за участие в выполнении описаний и определении растений и д.б.н. Д.В. Веселкину за всестороннюю помощь. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 16–54–00105) и УрО РАН (проект № 15–12–4–32).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Веселкин Д.В., Шавнин С.А., Воробейчик Е.Л. и др. Краевые эффекты в лесопарках г. Екатеринбурга: состояние деревьев и древостоев сосны // Научные основы устойчивого управления лесами: Мат-лы II Всероссийской научной конф. М.: ЦЭПЛ РАН, 2016. С. 24–25.

Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н., Шавнин С.А. Изменение структуры напочвенного покрова сосновых лесов в условиях крупного промышленного города // Изв. Оренбург. гос. аграрн. ун-та. 2012. № 5 (37). С. 218–221.

Мельникова А.А. Видовое богатство кустарников и деревьев подлеска на границах Юго-Западного лесопарка города Екатеринбурга // Экология: факты, гипотезы, модели. Мат-лы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Гощицкий, 2016. С. 58–62.

Шавнин С.А., Веселкин Д.В., Воробейчик Е.Л. и др. Факторы трансформации сосновых насаждений в районе города Екатеринбурга // Лесоведение. 2015. № 5. С. 346–355.

Ibanez I., Katz D.S.W., Peltier D. et al. Assessing the integrated effects of landscape fragmentation on plants and plant communities: the challenge of multiprocess — multiresponse dinamics // J. Ecol. 2014. V. 102. № 4. P. 882–895.

LaPaix R., Harper K., Freedman B. Patterns of exotic plants in relation to anthropogenic edges within urban forest remnants // Appl. Veg. Sci. 2012. V. 15. № 4. P. 525–535.

Lobo D., Leao T., Melo F.P.L. et al. Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization // Divers. Distrib. 2011. V. 17. № 2. P. 287–296.

Meng X.F., Zhang Z.W., Li Z. et al. The effects of city–suburb–exurb landscape context and distance to the edge on plant diversity of forests in Wuhan, China // Plant Biosyst. 2015. V. 149. № 5. P. 903–913.

Murcia C. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation // Trends Ecol. Evol. 1995. V. 10. № 2. P. 58–62.

Pauchard A., Alaback P.B. Edge type defines alien plant species invasions along *Pinus contorta* burned, highway and clearcut forest edges // For. Ecol. Manage. 2006. V. 223. № 1–3. P. 327–335.

Pauchard A., Alaback P.B. Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of south-central Chile // Conserv. Biol. 2004. V. 18. № 1. P. 238–248.

Spellerberg I.F. Ecological effects of roads and traffic: a literature review // Global Ecol. Biogeogr. Lett. 1998. V. 7. № 5. P. 317–333.

Suarez-Esteban A., Fahrig L., Delibes M., Fedriani J.M. Can anthropogenic linear gaps increase plant abundance and diversity? // Landsc. Ecol. 2016. V. 31. № 4. P. 721–729.

Trombulak S.C., Frissell C.A. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities // Conserv. Biol. 2000. V. 14. № 1. P. 18–30.

Young A., Mitchell N. Microclimate and vegetation edge effects in a fragmented podocarp-broadleaf forest in New Zealand // Biol. Conserv. 1994. V. 67. № 1. P. 63–72.

Население мелких млекопитающих в некоторых биотопах Тигирекского заповедника в 2016 году

А.Н. Мешкова

Государственный природный заповедник «Тигирекский», г. Барнаул

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, Северо-Западный Алтай, Тигирекский заповедник, черневая тайга, методы учета микромаммалий.

ВВЕДЕНИЕ

Многолетние популяционные исследования мелких млекопитающих имеют фундаментальный характер — способствуют познанию закономерностей функционирования различных экосистем (Катаев, 2015). За время существования Тигирекского заповедника количественные учеты мелких млекопитающих проводились здесь неоднократно в период с 2003 по 2010 год. За это время учетами были охвачены 12 местообитаний, расположенных в диапазоне высот от 400 до 1400 н.у.м. Наиболее регулярно обследовались черневая тайга и кустарниковые заросли. С 2003 по 2006 сбор проводила Л.В. Пожидаева (Пожидаева, 2009), в 2008–2010 — Е.Н. Бочкарева (Бочкарева, Люлинкова, 2010). Сроки исследования в разные годы были различны и варьировали от 10 дней до 1.5 месяцев. Возобновились количественные учеты в 2016 году. Работа продолжалась 52 дня. Таким образом, срок работы был приближен к максимальному из числа рекомендованных в литературе (Ильяшенко и др., 2015). Это дает шанс выяснить, какая продолжительность учетов достаточна для выявления основных характеристик сообщества. Таким образом, цель исследования — проследить, как меняется облик населения мелких млекопитающих по мере увеличения срока исследования.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили с 4 июля по 25 августа 2016 г. в Тигирекском заповеднике и его охранной зоне, в Краснощековском районе Алтайского края (Северо-Западный Алтай). Ловушко-линии (Карасева, Телицына, 1996) располагали в 4 точках, представляющих 3 биотопа: черневая тайга, склоновая степь (по 1 точке), кустарник (2 точки). Ловушки стояли непрерывно весь срок учета во всех 4 точках. В одной точке находилось по две линии длинной по 50 метров. В качестве ловушек в каждой линии использовались по 5 бутылок

объемом 2 литра, на 1/3 наполненных водой. Расстояние между линиями было не менее 30 метров. Всего отловлено около 550 экземпляров мелких млекопитающих. На основании результатов отловов рассчитывали обилие (динамическую плотность) (Гашев, 2013) — число особей на 100 л.-с. Анализировали состав количественных лидеров, накопление видовоге богатство и структуру населения (сходство между населением разных местообитаний). Для обработки данных использовалась программа *Statistica* — метод неметрического шкалирования (сходство между вариантами населения оценивали через эвклидово расстояние). Рассчитывали индекс видового разнообразия Шеннона и показатель выровненности сообщества. Для анализа накопления данных по мере увеличения срока работы период исследования был разбит на отрезки, приближенные по протяженности к декадам — настолько, насколько это позволили даты осмотра ловушек: осмотр проводился с интервалом 3–6 дней в зависимости от погодных условий.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристики населения

По данным всего периода работы, на исследуемой территории найдено 18 видов мелких млекопитающих (таблица).

Таблица. Состав и динамическая плотность мелких млекопитающих в изученных биотопах (экз./100 л.-с.)

Виды	Черневая тайга	Кустарник в точке А	Кустарник в точке Б	Степь
Обыкновенная бурозубка *Sorex araneus*	5.2	9.4	6.7	3.7
Плоскочерепная бурозубка *Sorex roboratus*	0.8	0	0.8	0
Бурозубка малая *Sorex minutus*	2.3	6.2	6.0	5.2
Равнозубая бурозубка *Sorex isodon*	7.1	1.7	2.3	2.5
Средняя бурозубка *Sorex caecutiens*	2.5	1.2	0.8	0
Тундровая бурозубка *Sorex tundrensis*	0.4	0	0	0
Кутора *Neomys*	0.4	0.4	0.4	0

Окончание таблицы.

Виды	Черневая тайга	Кустарник в точке А	Кустарник в точке Б	Степь
Восточноазиатская мышь *Apodemus peninsulae*	0.6	1.9	2.3	0
Полевая мышль *Apodemus agrarius*	0	1.3	2.5	0.4
Малая лесная мышь *Apodemus uralensis*	0.0	1.7	0.6	0
Красная полевка *Myodes rutilus*	5.8	1.9	1.9	0.4
Красно-серая полевка *Myodes rufocanus*	3.1	1.9	2.9	0.2
Рыжая полевка *Myodes glareolus*	1.7	2.3	1.7	0.2
Полевка-экономка *Microtus oeconomus*	1.7	0.4	0.6	0.2
Обыкновенная полёвка *Microtus arvalis*	0.2	0	0	0
Мышевка Алтайская *Sicista napaea*	0.6	1.0	1.3	1.0
Белозубка сибирская *Crocidura sibirica*	0	0.4	0.4	0
Хомяк обыкновенный *Cricetus cricetus*	0	0.4	0	0
Динамическая плотность	32.3	32.1	31.2	13.7
Выровненность (индекс Evenness)	0.66	0.64	0.71	0.55
Видовое разнообразие (индекс Шеннона)	2.23	2.25	2.36	1.61

Больше всего видов обнаружилось в кустарниках (по 15 видов в обеих точках) и черневой тайге (14 видов). Заметно меньше видовое богатство в склоновой степи (9 видов). Наибольшая динамическая плотность отмечена в черневой тайге (32.3 экз./100 л.-с) и в кустарниках (32.1 и 31.2 экз./100 л.-с. в точках А и Б, соответственно). Степь отличается от прочих биотопов самым низким обилием, видовым разнообразием (индекс Шеннона) и наибольшей выровненностью. Во всех биотопах многочисленны такие виды, как бурозубка обыкновенная *Sorex araneus* и бурозубка малая *Sorex minutus*. Черневая тайга характеризуется более

высоким, по сравнению с другими биотопами, обилием красной полевки *Myodes rutilus* и равнозубой бурозубки *Sorex isodon*.

Накопление данных по мере увеличения срока работы

Для описания процесса накопления данных о структуре населения микромаммалий по мере увеличения срока работы имеющийся массив данных был усреднен 6 раз для разных промежутков времени, которые приблизительно соответствовали декадам, как описано в разделе «материалы и методы»: для 9 суток, 20 суток, 26 суток, 38 суток, 47 суток и 52 суток (последний вариант включил все полученные данные).

Все виды, которые в итоге вошли в состав доминантов, преобладали по обилию уже в первую декаду (рис. 1).

В большинстве точек эти виды преобладали на протяжении всего периода учетов, только в черневой тайге они доминировали не всегда. При рассмотрении данных, полученных в более короткие промежутки времени, в числе доминантов оказывались и другие виды. В большинстве точек они входили в состав доминантов в начале периода исследований, а позже утрачивали это положение.

В первую декаду в черневой тайге и кустарниках было выявлено не менее 60% от общего видового богатства, зарегистрированного за весь период исследований. Затем в каждую декаду происходило незначительное увеличение числа видов (на 1–2 вида в каждой точке). В склоновой степи в первую декаду было собрано только 33% от общего числа видов. После четвертой декады было выявлено не менее 80% всех видов (рис. 2).

При сравнении населения мелких млекопитающих всех биотопов за весь период исследования, наименьшее сходство выявлено между степью и остальными биотопами (рис. 3). Однако за первые 4 декады наиболее своеобразным выглядело население черневой тайги, а население склоновой степи в целом было сходно с населением кустарников.

ВЫВОДЫ

1. Среди исследованных местообитаний наиболее своеобразно население склоновой степи — оно отличается низким видовым богатством, динамической плотностью, низкими значениями показателей разнообразия и высокими — выровненности. Население остальных местообитаний сходно между собой.

2. Структура населения, выявленная в результате всего срока работы, отличается от структуры, которую можно было получить за одну, две, три или четыре декады учетов.

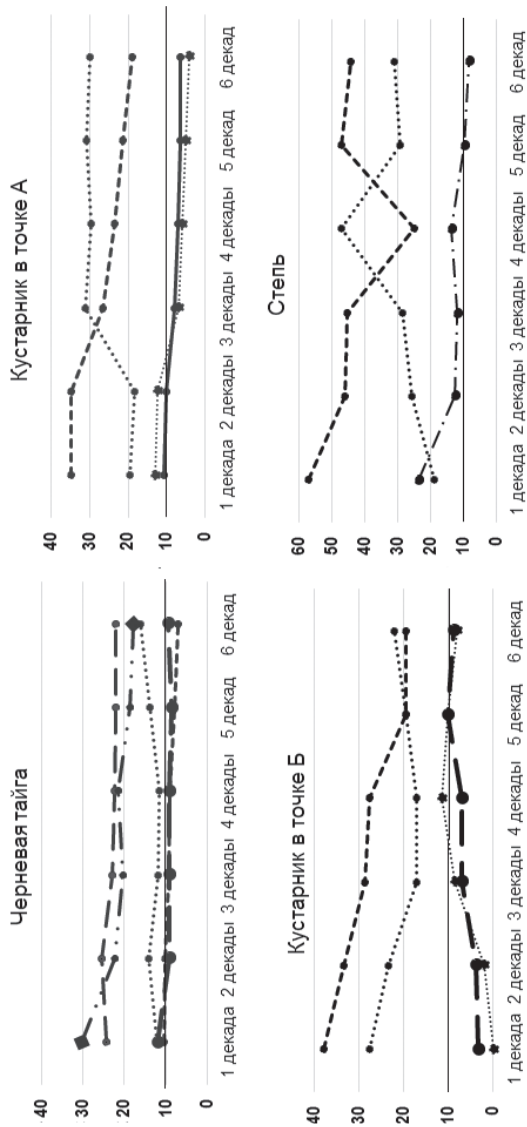


Рисунок 1. Изменение состава и обилия доминантов по мере увеличения срока работы

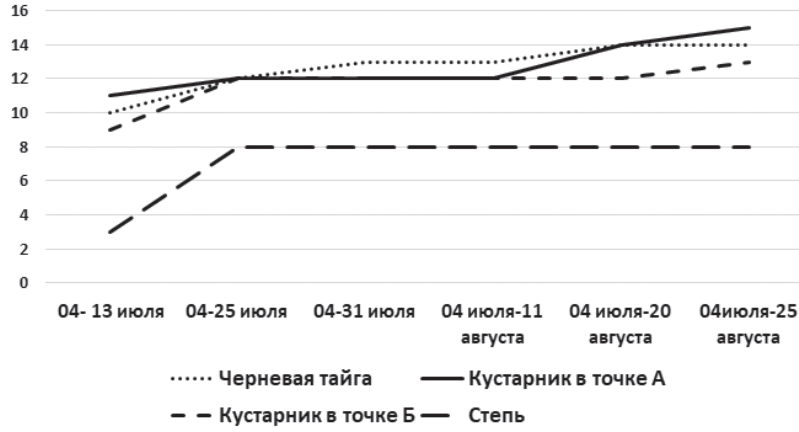


Рисунок 2. Число видов, выявленных в изученных биотопах за разные периоды исследований

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бочкарева Е.Н., Люлинкова А.А. К населению мелких млекопитающих некоторых биотопов Северо-Западного Алтая // Горные экосистемы Южной Сибири: изучение, охрана и рациональное природопользование. / Тр. Тигирекского заповедника. Вып. 3. 2010. С. 269–271.

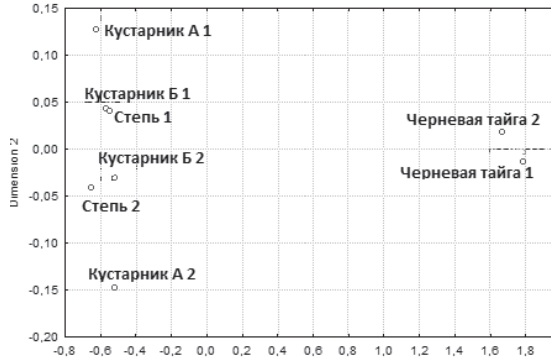
Гашев С.Н. Динамика численности мелких млекопитающих и особенности ее прогнозирования в экологическом мониторинге // Вестник Тюменского государственного университета. 2013. № 12. С.140–150.

Ильяшенко В.Б., Лучникова Е.М., Скалон Н.В. Мелкие млекопитающие как объект биомониторинговых исследований на территории Кемеровской области // Вестник Кемеровского Государственного университета, 2015. Т. 3. № 4 (64). С. 25–30.

Карасева Е.В., Телицына А.Ю. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Наука, 1996. С. 227.

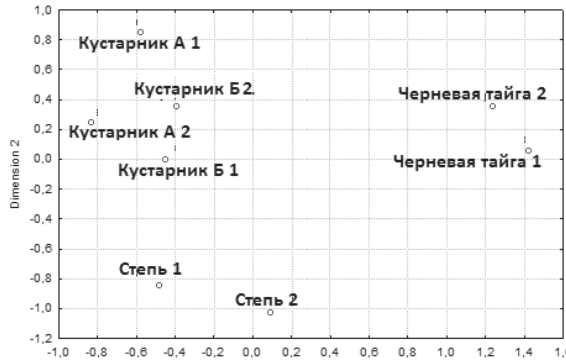
Катаев Г.Д. Мониторинг населения мелких млекопитающих северной тайги Фенноскандии // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. Биол. 2015. Т. 120. Вып. 3. С. 3–13.

Пожидаева Л.В. Эколого-фаунистический анализ сообществ мелких млекопитающих гор Западного Алтая. Автореф. ... канд. дис. Новосибирск, 2009. 21 с.



А – по данным 1 декады (9 суток)

Б – по данным 4 декад (38 суток)



В – по данным 6 декад (52 суток).

Рисунок 3. Структура населения мелких млекопитающих в основных биотопах в низкогорьях Тигирекского хребта в 2016 году.

Расы *Cuculus optatus* Gould на территории России: особенности связей с видами-хозяевами

С.Г. Мещерягина

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: гнездовой паразитизм, расы глухой кукушки, расообразующие виды-хозяева, дополнительные виды-хозяева, случайные виды-хозяева.

ВВЕДЕНИЕ

Глухая кукушка (*Cuculus optatus* (Gould, 1845)) — облигатный гнездовой паразит птиц, в основном эксплуатирующий отдельных представителей рода *Phylloscopus* (Нумеров, 1993, 2003; Cramp, 1985; Johnsgard, 1997; Payne, 1997, 2005; Erritzøe J. et al., 2012). Предполагается, что по аналогии с обыкновенной кукушкой изучаемый вид дифференцирован на расы по виду-хозяину (Кисленко, Наумов, 1967; Балацкий, 1991а, 1991б, 1998; Балацкий, Бачурин, 1999). Для обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus* (Linnaeus, 1758)) имеются генетические доказательства (Gibbs et al., 2000; Fossøy et al., 2011) разделения вида на расы (gentes). Известно, что самки каждой расы откладывают характерный тип яйца, который имеет тенденцию соответствовать яйцам хозяина. Поэтому, ооморфологические характеристики зачастую используются для идентификации рас кукушки.

Список птиц, в гнездах которых находили яйца или птенцов глухой кукушки, в пределах Восточной Европы и Северной Азии содержит более 20 видов (Нумеров, 2003). Однако на основе окраски скорлупы яиц глухой кукушки можно выделить 4 фенотипа, соответствующие яйцам: пеночки-таловки (*Ph. borealis* (J.H. Blasius, 1858)), сибирской теньковки (*Ph. collybita tristis* (Vieillot, 1817)), зарнички (*Ph. inornatus* (Blyth, 1842)) и корольковой пеночки (*Ph. proregulus* (Pallas, 1811)) (Чунихин, 1964; Кисленко, Наумов, 1967; Балацкий, 1991a, 1991b, 1998; Балацкий, Бачурин, 1999; Бачурин, Капитонова, 2014; личные наблюдения). К тому же нами была доказана внутривидовая дифференциация глухой кукушки по указанным видам-хозяевам на основе различий метрических характеристик яиц (Meshcheryagina et al., в печати).

В репродуктивный период ареал изучаемого вида практически целиком расположен на территории России. Первые регистрации яиц глухой кукушки осуществлены Л.А. Портенко в 1930-х годах

(Судиловская, 1951; Кисленко, Наумов, 1967). Однако уровень изученности репродуктивной биологии этого вида до сих пор остается недостаточным. В данной работе обобщены сведения о случаях гнездового паразитизма глухой кукушки из литературных источников, российских оологических коллекций и собственных полевых исследований. Впервые рассмотрены для отдельных рас глухой кукушки особенности связей с разными видами-хозяевами. Показано, что количественная оценка значимости отдельных видов-хозяев в воспитании гнездового паразита зависит от вероятности обнаружения их гнезд и, следовательно, не всегда может использоваться для идентификации рас глухой кукушки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Всего в анализ вошли 261 зарегистрированный случай гнездового паразитизма глухой кукушки на территории России и сопредельной территории Казахстана. Случаи находок кукушат использовали выборочно, ориентируясь на сведения о яйцах из той же местности (n=54). В зависимости от способа обнаружения гнезд, используемые данные разделили на 2 выборки — результаты специализированных исследований и случайные находки.

Результатами специализированных исследований считали материалы (n=126), полученные в процессе поиска на участках активности самок гнездового паразита максимально возможного числа гнезд разных видов птиц (исследования Г.Н. Бачурина, Н.Н. Балацкого, И.Ф. Вурдовой и С.Г. Мещерягиной). Большая часть этих материалов входит в состав научной коллекции «Ообанк кукушек Г.Н. Бачурина» (Бачурин, Мещерягина, 2015, 2017).

К случайным находкам отнесли, во-первых, материалы (n=20), регулярно поступающие в «Ообанк», найденные случайно другими исследователями или любителями-орнитологами (табл. 1). Во-вторых, в эту же выборку вошли оологические материалы из нескольких музейных фондов России: Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (n=7), Зоологический музей Уральского Федерального университета (n=2), Музей природы и окружающей среды г. Нижний Тагил (n=1).

В-третьих, к случайным находкам включили сведения из дневниковых записей: С.П. Чунихина (за исключением яиц, осмотренных в коллекции Зоомузея МГУ) по Кемеровской области за 1961–1965 г. (Москва, Государственный Дарвинский музей, n=11), А.В. Федорова и А.А. Ананина по Бурятии за 1980–2004 гг. (Улан-Удэ, Баргузинский государственный природный биосферный заповедник, n=3), Dr. Wolfgang Forstmeier по Магаданской области за 1997–1999 гг.

Таблица 1. Случайные находки яиц глухой кукушки, поступившие в «Ообанк кукушек Г.Н. Бачурина»

Регион		N находок	Коллектор / автор публикации
Урал	Пермский край	1	Казаков, 2000
	Свердловская область	1	Бойко Г.В.
		1	Галишева М.С.
		1	Коровин В.А., Суслова Т.А.
		2	Мотылёв К.В.
Сибирь	Красноярский край	1	Бойко Г.В.
	Республика Саха (Якутия)	3	Егоров, 2013
Дальний Восток	Приморский край	1	Вялков А.В.
		4	Шибнев Ю.Б.
	Сахалинская область	1	Акулинкин С.Ф., Сотников В.Н., Погиба М.В.
		1	Атрохова Т.А., Вальчук О.П.
		1	Глущенко Ю.Н., Кальницкая И.Н.
		1	Глущенко Ю.Н., Коробов Д.В.
		1	Сотников В.Н.

(Germany, Max Planck Institute for Ornithology, n=11) и И.Ф. Вурдовой по Свердловской области за 2016–2017 гг. (Асбест, Станция юных натуралистов, n=2); а также сведения из Интернет-сообщений: П.В. Квартальнова (n=2), Е.А. Бельского (n=2), В.В. Сыжко (n=1), К.С. Масловского (n=1) и А. Безрукова (n=1). В-четвертых, к случайным находкам отнесли сообщения в научной литературе (табл. 2) о случаях гнездового паразитизма глухой кукушки (n=71).

В обобщении литературных данных не использовали статьи Н.Н. Балацкого, Г.Н. Бачурина и описания находок А.М. Вигилева, Ю.Б. Шибнева, так как найденные ими яйца были осмотрены в коллекционных материалах. К тому же исключили из анализа данные, приведенные в монографии «Die Eier der Vögel Europas» (Makatsch, 1976), так как указанная кладка собрана С.П. Чунихиным и описана в его дневниках. По этой же причине не использовали публикацию С.П. Чунихина (1964) и авторов, цитирующих ее (Балацкий, 1991; Cramp, 1985 и др.). Статьи без описания характеристик яиц (окраски скорлупы или размеров), необходимых для идентификации рас глухой кукушки, не применяли (Лиллелехт, 1971; Рогачева и др., 1978; Кудашова 1989). Также исключили литературные данные о нахождении кукушат (Кищинский, 1968; Дурнев и др., 1984; Arkhipov et al., 2003) в локалитетах симпатричного распространения нескольких рас гнез-

Таблица 2. Находки яиц и птенцов глухой кукушки (по данным литературы)

Регион		N	Источник
Урал	Пермский край	4	Казаков, 2000; Кузиков, 2005, 2008; Шепель, Матвеева, 2014
	Свердловская область	4	Балацкий, 1991 (наблюдения А.А. Тагильцева); Коровин, 2001; Бойко и др., 2003
	Республика Башкортостан	3	Марова и др., 2008; Квартальнов, 2017
	Челябинская область	2	Захаров, 2006
Сибирь	Тюменская область	1	Примак, 1998
	Казахстан, Восточно-Казахстанская область	6	Березовиков, 1989; Корелов, 1970, Ковшарь, Левин, 1982 и Балацкий, 1991 (наблюдения Э.И. Гаврилова); Щербаков, 2012
	Республика Алтай	1	Ирисов, 1967
	Кемеровская область	2	Балацкий, 1991 (наблюдения С.П. Гуреева)
	Томская область	7	Москвитин, 1974; Гынгазов, Миловидов, 1977; Москвитин и др., 1977; Балацкий, 1991 (наблюдения С.П. Гуреева)
	Красноярский край	7	Кречмар, 1966; Кисленко, Наумов, 1967
	Забайкальский край	2	Шкатулова, 1970; Соколов, Соколов, 1986
Дальний Восток	Чукотский АО	2	Кисленко, Наумов, 1967 и Судиловская, 1951 (наблюдения Л.А. Портенко)
	Камчатский край	3	Лобков, 1986; Артюхин, 1997
	Приморский край	22	Кисленко, Наумов, 1967 (наблюдения Е.В. Надточий); Литвиненко, Шибаев, 1971; Пукинский, 1978, 2003; Горбанев, 1979; Мальчевский, 1987 (наблюдения И.В. Ильинского); Шохрин, 2017
	Сахалинская область	5	Нечаев, 1991

дового паразита. Кроме того, не использовали данные по яйцу, найденному П.П. Второвым в окрестностях с. Аян Хабаровского края, так как в Зоомузее МГУ сохранилась только гнездовая карточка без описания окраски или размеров яйца кукушки. Данные о чисто-белых яйцах глухой кукушки в анализ не включали из-за отсутствия достоверных материалов в оологических коллекциях или подробных описаний характеристик яиц в имеющихся публикациях. Например, кладка с белым яйцом, хранящаяся в Зоологическом музее Института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск), является находкой С.П. Чунихина в западных отрогах Салаирского кряжа (4 июля 1963 года). По описаниям в полевом дневнике и статье, опубликованной в 1964 г., это яйцо глухой кукушки по окраске скорлупы соответствовало окраске яиц сибирской теньковки. Находка Е.П. Спангенберга в июне 1958 г. на Хунгари (Кисленко, Наумов, 1967), может являться яйцом обыкновенной кукушки расы бурой суторы (белая морфа яиц, см. Yang C. et al., 2015); из-за отсутствия указания размеров этого яйца достоверное определение принадлежности к виду не возможно. Также в данной работе не использовали данные о яйцах, отложенных на землю (Ообанк кукушек, n=5) и изъятых из яйцевода самок кукушек (дневник С.П. Чунихина за 1964 г.; Гынгазов, Миловидов, 1977; Кисленко, Леонович, Николаевский, 1990; Щербаков, 2012; n=4). В двух статьях, посвященных обыкновенной кукушке, по описаниям окраски скорлупы и размерным характеристикам переопределили видовую принадлежность указанных яиц (Шкатулова, 1970; Соколов, Соколов, 1986).

Используемые сведения о зарегистрированных случаях гнездового паразитизма дифференцировали по расам глухой кукушки. Определение расовой принадлежности осуществляли по окраске (Балацкий 1998; Балацкий, Бачурин 1999) и размерам яиц (Meshcheryagina et al., в печати). При работе с литературными и дневниковыми данными, по возможности, изучали имеющиеся фотоматериалы.

Исходя из информации о местонахождении гнезд с яйцом или птенцом глухой кукушки, данные группировали в соответствии с административным районированием. Специализированные исследования были осуществлены в 6 регионах, а случайные находки зарегистрированы из 19 регионов (табл. 3).

Ориентируясь на сведения о дате обнаружения гнезд, данные разделили по 5-летним периодам (рис. 1). Специализированные исследования наиболее интенсивно осуществлялись на протяжении последних 16 лет, хотя начаты были в 1984 году. Число случайных находок редко превышало 20, первые регистрации относятся к 1930-м годам, для 18 случаев сведения о дате обнаружения отсутствовали.

Таблица 3. Распределение объема материала по регионам

Регион		случайные находки, n = 135	специализированные исследования, n = 126
Урал	1. Пермский край	5	-
	2. Свердловская область	16	58
	3. Республика Башкортостан	5	-
	4. Челябинская область	2	-
Сибирь	5. Тюменская область	2	-
	6. Казахстан, Восточно-Казахстанская область	6	-
	7. Республика Алтай	1	-
	8. Новосибирская область	-	8
	9. Кемеровская область	16	-
	10. Томская область	7	-
	11. Красноярский край	10	10
	12. Республика Бурятия	3	30
	13. Забайкальский край	2	-
	14. Республика Саха (Якутия)	3	-
Дальний Восток	15. Чукотский АО	2	-
	16. Камчатский край	3	-
	17. Магаданская область	12	-
	18. Амурская область	1	-
	19. Приморский край	27	13
	20. Сахалинская область	12	7

Общепринято разделение видов-хозяев гнездовых паразитов на 2 категории. Основной (доминирующий) хозяин — вид, успешно воспитывающий птенцов нескольких поколений гнездового паразита на определенной территории. Случайный хозяин — вид, гнездящийся в тех же местообитаниях, что и основной; выбор кукушкой такого вида случаен, обычно единичен (не более 1–3% от общего числа случаев паразитизма) и, как правило, связан с недостатком гнезд с яйцами основного хозяина (Нумеров, 2003). Кроме того, А. Д. Нумеров среди основных хозяев выделяет локальных и глобальных. Эти дополнительные категории уточняют размер территории, на которой наблюдается паразитизм, в сравнении с ареалом вида — гнездового паразита. Употреблявшееся ранее другими исследователями понятие «второстепенные» воспитатели он считает не очень удачным, в связи с чем, включает эту группу видов к основным воспитателям.

Рис. 1. Распределение объема материала по временным периодам.

Существующий подход категоризации видов-хозяев основан на числе известных находок у отдельных видов на определенной территории. Мы же исходим из сходства внешней ооморфологии рас кукушек с отдельными видами-хозяевами. Поэтому предлагаем использовать ранжирование, основанное на особенностях связей видов-хозяев с кукушкой. При этом выделяем 3 категории. Расообразующий хозяин (Р) — это широко распространенный многочисленный вид, коэволюционно связанный с гнездовым паразитом, характеризующимся комплексом адаптивных с этим хозяином признаков, включая миметическую окраску скорлупы яиц; вид, способствовавший образованию расы гнездового паразита. Дополнительный хозяин (Д) — вид, способный успешно насиживать яйца кукушки не соответствующей окраски или близкородственный вид, гнездящийся в симпатрии с расообразующим видом в тех же местообитаниях. Обе указанные категории хозяев способны успешно вырастить полноценного кукушонка. В категорию случайных хозяев относим виды, имеющие не доступные для подкладки яиц гнезда, не способные принимать или успешно насиживать яйцо кукушки, выкармливающие птенцов не насекомыми, но гнездящиеся в тех же местообитаниях, что и расообразующие хозяева.

Предложенный подход позволяет, изучив морфологию яйца гнездового паразита, без учета количественного соотношения находок, определять категорию вида-хозяина. При этом рассматривая значение отдельных видов как хозяев в разных частях ареала гнездового паразита или на небольших (локальных) участках, одни и те же виды

могут быть отнесены к разным категориям. Так, например, нами выявлено, что корольковая пеночка в Приморском крае является расообразующим видом, в Кемеровской области — дополнительным хозяином, а в Бурятии — и тем и другим, так как на этой территории размножаются в симпатрии 2 расы глухой кукушки. В случае подкладывания яйца глухой кукушкой расы *'inornatus'* корольковая пеночка выступает в качестве дополнительного хозяина, а в случае подкладывания яйца расы *'proregulus'* — в качестве расообразующего хозяина. Два вида — пеночка-зарничка (*Ph. inornatus*) и тусклая зарничка (*Ph. humei* (W.E. Brooks, 1878)) — сравнительно недавно разделены систематиками на отдельные таксоны и имеют сходную ооморфологию. В связи с этим, в данной работе рассматриваем эти виды совместно в качестве одного расообразующего хозяина.

Названия птиц приведены в соответствие со списком видов «Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР» (Коблик, Архипов, 2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенного исследования выявили 27 видов птиц, гнезда которых когда-либо эксплуатировались глухой кукушкой. Среди них подавляющее большинство находок (n=241) приходится на долю 12 видов пеночек (*Phylloscopus*) — 92% от общего числа случаев зарегистрированного паразитизма. Среди пеночек, в 67% случаев (n=161) эксплуатировались расообразующие виды. Среди дополнительных хозяев, большинство случаев паразитизма (65%) зарегистрировано у видов, имеющих чисто-белые яйца: зеленая пеночка (*Ph. trochiloides* (Sundevall, 1837)) (n=9), бледноногая пеночка (*Ph. tenellipes* (Swinhoe, 1860)) (n=10), светлоголовая пеночка (*Ph. coronatus* (Temminck et Schlegel, 1847)) (n=16) и бурая пеночка (*Ph. fuscatus* (Blyth, 1842)) (n=17).

На долю случайных хозяев приходится 8% от общего числа находок. Паразитирование глухой кукушки зарегистрировано в гнездах 5 видов овсянок (n=6): желтогорлой (*Cristemberiza elegans* (Temminck, 1836)), рыжей (*Ocyris rutilus* (Pallas, 1776)), седоголовой (*O. spodocephalus* (Pallas, 1776)), маскированной (*O. personatus* (Temminck, 1836)) и таежной (*O. tristrami* (Swinhoe, 1870)); в гнездах 2 видов чечевиц: обыкновенной (*Carpodacus erythrinus* (Pallas, 1770)) и сибирской *(C. roseus* (Pallas, 1776)) (n=3); синей мухоловки (*Cyanoptila cyanomelana* (Temminck, 1829)) (n=3), сибирского жулана (*Lanius cristatus* (Linnaeus, 1758)) (n=2) и в единичном случае у остальных: черногорлая завирушка (*Prunella atrogularis* (J.F. Brandt, 1843)), чернобровая камышевка (*Acrocephalus bistrigiceps* (Swinhoe,

1860)), пятнистый сверчок (*Locustella lanceolata* (Temminck, 1840)), славка-мельничек (*Sylvia curruca* (Linnaeus, 1758)), синехвостка (*Tarsiger cyanurus* (Pallas, 1773)) и белогорлый дрозд (*Monticola gularis* (Swinhoe, 1863)).

В целом, представленное соотношение (рис. 2), на наш взгляд, не совсем точно отражает действительную ситуацию. Из-за малой вероятности обнаружения гнезд отдельных расообразующих видов (таких как, таловка и корольковая пеночка) представление о доле их вклада в воспитании гнездового паразита явно занижено. Одним из факторов, влияющих на вероятность обнаружения гнезд исследователем, является высота их размещения. На рис. 2 для каждой расы глухой кукушки виды-хозяева выстроены в вертикальном направлении от птиц, гнездящихся в нишах или на земле (снизу), до видов, устраивающих гнезда высоко в кронах деревьев (сверху).

Случаи паразитирования глухой кукушки расы '*inornatus*' (n=39) зарегистрированы в гнездах 7 видов; из них 3 вида — случайные хозяева, 1 вид среди дополнительных хозяев имеет чисто белые яйца. Подавляющее большинство находок (82%) обнаружено в гнездах расообразующих видов — пеночки-зарнички и тусклой зарнички. Оба вида устраивают свои гнезда в надпочвенном слое, часто сильно углубляя их в субстрат, поэтому обнаружение их случайным образом маловероятно. Хотя усилиями специализированных исследований удалось выявить существенное количество гнезд зарничек, эксплуатируемых соответствующей расой глухой кукушки (n=26). Используя точный критерий Фишера (односторонний), выявили, что в системе 'зарничка — глухая кукушка' вероятность обнаружения случаев гнездового паразитизма у расообразующих видов зависела от способа поиска гнезд (значительно выше при специализированных исследованиях, p= 0.0017).

Подобная ситуация наблюдается для глухой кукушки расы '*collybita*'. Находки (n=129) зарегистрированы в гнездах 10 видов, из которых 2 вида являются случайными хозяевами и 2 вида среди дополнительных хозяев имеют чисто белые яйца. Наибольшее число случаев (84%) паразитизма этой расы выявлено в гнездах расообразующего вида — сибирской теньковки. Эти пеночки часто располагают свои гнезда в среднем или нижнем ярусе, и поэтому они более легко обнаружимы с точки зрения исследователя. По нашему мнению, именно по этой причине у теньковки чаще регистрируют гнездовой паразитизм глухой кукушки (67% от числа находок у всех расообразующих видов). Тем не менее, в системе 'теньковка — глухая кукушка' число регистраций паразитированных гнезд расообразующего хозяина по отношению к паразитированным гнездам других видов было значительно выше при специализированных исследованиях —

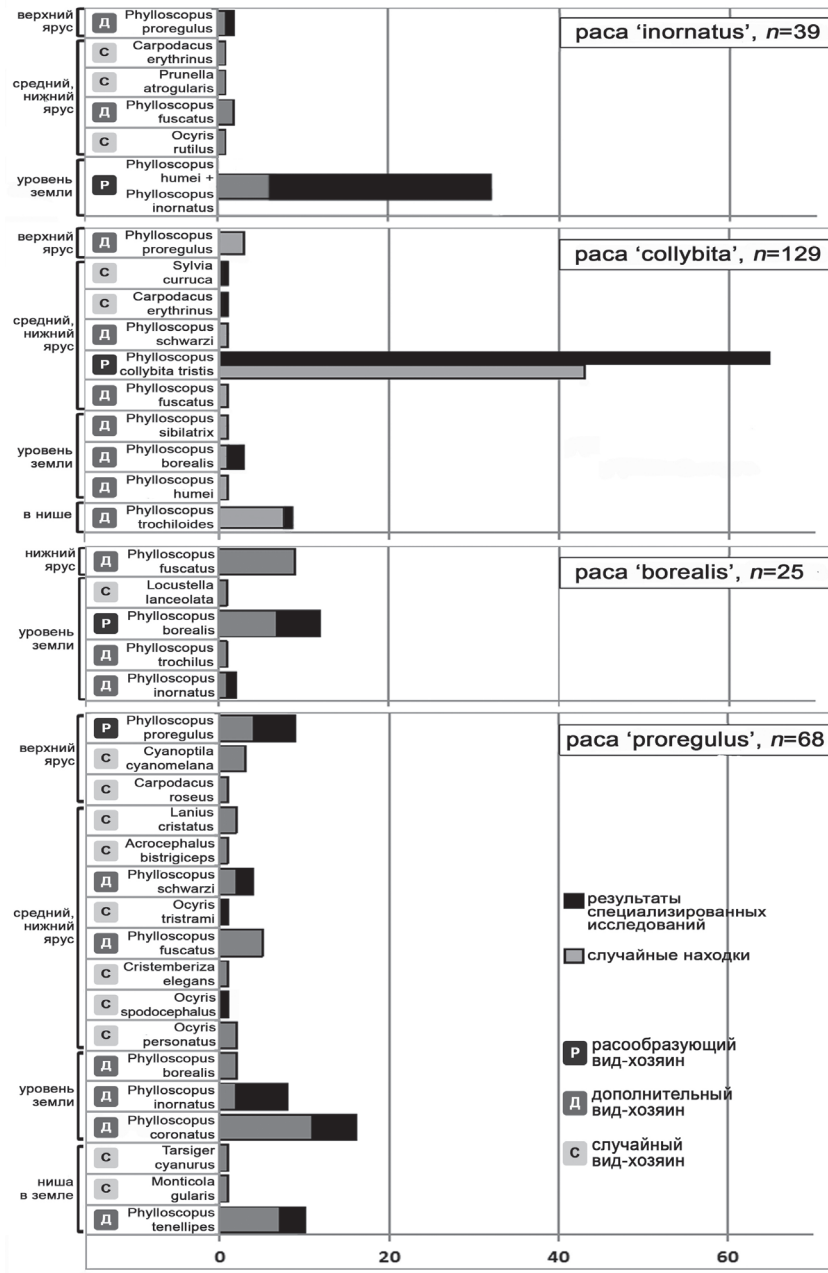


Рис. 2. Количественное соотношение случаев паразитирования гнезд разных видов-хозяев отдельными расами глухой кукушки.

65:5, чем при случайных находках — 43:16 (односторонний точный критерий Фишера, p= 0.0022).

Паразитизм глухой кукушки расы '*borealis*' (n=25) выявлен в гнездах 5 видов; из них 1 вид является случайным хозяином, 1 вид среди дополнительных хозяев имеет чисто белые яйца. Число регистраций паразитизма гнезд расообразующего хозяина — таловки, составляет 48% от общего числа находок этой расы. Эти пеночки строят гнезда в надпочвенном слое, часто под прикрытием или в нишах, и при этом скрытны у гнезда в период инкубации. Все это способствует малой вероятности обнаружения гнезд таловки (7% от паразитированных гнезд всех расообразующих видов) как при случайных находках, так и при специализированных исследованиях.

Случаи паразитирования глухой кукушки расы '*proregulus*' (n=68) отмечены в гнездах 17 видов, из которых 10 видов являются случайными хозяевами и 3 вида среди дополнительных хозяев имеют чисто белые яйца. Регистрации паразитирования гнезд расообразующего хозяина — корольковой пеночки — происходят крайне редко (13% от общего числа находок этой расы), даже при специализированных исследованиях. Гнезда этих птиц размером с небольшой кулак, тщательно замаскированы лишайниками и размещаются в кроне деревьев на высоте до 10 м. Естественно, обнаружение их при любом способе поиска маловероятно (6% от паразитированных гнезд всех расообразующих видов).

В результате как для расы '*borealis*', так и для расы '*proregulus*' выявили, что отсутствует связь между вероятностью обнаружения случаев гнездового паразитизма у расообразующего хозяина и способом поиска гнезд, что вполне объяснимо сложностью обнаружения гнезд таловки и корольковой пеночки (точный критерий Фишера, p=0.0634 и p=0.1362 соответственно). В целом за всю историю орнитологических исследований в России найденные гнезда теньковок исчисляются тысячами, таловок и зарничек — сотнями, а корольковых пеночек — десятками.

ВЫВОДЫ

Для глухой кукушки (*C. optatus*) на территории России выявлено 27 видов-хозяев. Наибольшее число случаев паразитирования относится к расообразующим хозяевам — 62% от числа регистраций. На долю случайных хозяев приходится 8%. Каждая раса глухой кукушки эксплуатировала представителей рода *Phylloscopus*, характеризующихся чисто белыми яйцами (без пятен).

Количественная оценка значимости отдельных видов-хозяев в воспитании гнездового паразита зависит от вероятности обнаруже-

ния их гнезд и, следовательно, не может являться основой для выявления рас глухой кукушки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюхин Ю.Б. Пятнистый сверчок *Locustella lanceolata* — новый вид-воспитатель глухой кукушки *Cuculus saturatus* // Рус. орнитол. журн. 1997. Экспресс-выпуск 13. С. 19–20.

Балацкий Н.Н. Глухая кукушка и её воспитатели в заповеднике Кедровая Падь и его окрестностях // Сиб. орнитол. журн. «Uragus». 1991а. № 1. С. 4–11.

Балацкий Н.Н. Глухая кукушка и теньковка в Новосибирской области // Биол. науки. 1991б. № 5. С. 56–62.

Балацкий Н.Н. Ооморфологические характеристики глухой кукушки *Cuculus saturatus* в Северной Азии // Актуальные проблемы оологии. Липецк. 1998. С. 21–22.

Балацкий Н.Н., Бачурин Г.Н. Кукушки Западной Сибири и сопредельных территорий // Беркут. 1999. Т. 8. № 2. С. 172–182.

Бачурин Г.Н., Капитонова Л.В. Аспекты биологической совместимости глухой кукушки *Cuculus* (*saturatus*) *optatus* и ее видов-воспитателей на о. Сахалин // ДВ Орн. Журнал. 2014. № 4. С. 42–56.

Бачурин Г.Н., Мещерягина С.Г. Оологический банк кукушек как современная научная коллекция // Тезисы IX Международной конференции хранителей орнитологических коллекций «Орнитологические коллекции: из прошлого в будущее». М.: ГДМ. 2015. С. 22–23.

Бачурин Г.Н., Мещерягина С.Г. Об актуальности пополнения оологических коллекций на примере Оологического банка кукушек Г.Н. Бачурина // Материалы II Международной конференции «Пространственно-временная динамика биоты и экосистем Арало-Каспийского бассейна», посвященной памяти выдающегося натуралиста и путешественника Николая Алексеевича Зарудного. Оренбург: ИПК «Университет». 2017. С. 122–126.

Березовиков Н.Н. Птицы Маркакольской котловины (Южный Алтай). Алма-Ата. 1989. 200 с.

Бойко Г.В., Кузнецова И.А., Сысоев В.А. Фауна и биология птиц заповедника «Денежкин Камень» и прилегающих территорий // Труды Гос. заповедника «Денежкин Камень». Екатеринбург. 2003. С. 18–50.

Горбанев А.Ф. Бледноногая пеночка — *Phylloscopus tenellipes* хозяин глухой кукушки *Cuculus saturatus* в Приморье // Биология птиц юга Дальнего Востока СССР. Владивосток. 1979. С. 92–93.

Гынгазов А.М., Миловидов С.П. Орнитофауна Западно-Сибирской равнины. Томск: Изд-во Томск. ун-та. 1977. 350 с.

Дурнев Ю.А., Сонин В.Д., Сирохин И.Н. Орнитологический находки в северо-западной части Хамар-Дабана (южное Прибайкалье) // Орнитология. 1984. № 19. С. 177–178.

Егоров Н.Н. О гнездовом паразитировании глухой кукушки (*Cuculus optatus* Gould, 1845) в Якутии // Амурский зоологический журнал. 2013. Т. 5. № 4. С. 471–472.

Захаров В.Д. Птицы Южного Урала (видовой состав, распространение, численность). Екатеринбург; Миасс: ИГЗ УрО РАН. 2006. 228 с.

Ирисов Э.А. Глухая кукушка в юго-восточном Алтае // Орнитология. 1967. № 8. С. 355–356.

Казаков В.П. Птицы окрестностей Перми // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Вып. 5. 2000. С. 78–88.

Квартальнов П.В. Заражение птенцов теньковки (*Phylloscopus collybita*) личинками мухи *Trypocalliphora braueri* (Diptera, Calliphoridae) на Южном Урале // Фауна Урала и Сибири. 2017. Вып. 1. С. 84–89.

Кисленко Г.С., Леонович В.В., Николаевский Л.А. Материалы по изучению птиц Амурской области // Экология и распространение птиц юга Дальнего Востока. Владивосток. 1990. С. 90–105.

Кисленко Г.С., Наумов Р.Л. Паразитизм и экологические расы обыкновенной и глухой кукушек в азиатской части СССР // Орнитология. 1967. № 8. С. 79–97.

Кищинский А.А. Птицы Колымского нагорья. М.: Наука. 1968. 186 с.

Коблик Е.А., Архипов В.Ю. Фауна птиц стран Северной Евразии в границах бывшего СССР: Списки видов // Зоологические исследования. 2014. № 14. С. 1–171.

Ковшарь А.Ф., Левин А.С. Каталог оологической коллекции института зоологии АН КазССР. Алма-Ата. 1982. 104 с.

Корелов М.Н. Отряд кукушки — Cuculi // Птицы Казахстана. Алма-Ата: Наука КазССР. 1970. Т. 3. С. 9–21.

Коровин В.А. Птицы Биологической станции Уральского университета // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Вып. 6. 2001. С. 92–120.

Кречмар А.В. Птицы Западного Таймыра // Биология птиц. Труды ЗИН АН СССР. М.-Л.: Наука. 1966. Т. 39. С. 185–312.

Кудашова Н.Н. Показатели размножения некоторых видов воробьиных в лесных пойменных биоценозах // Биопродуктивность и биоценотические связи наземных позвоночных юго-востока Западной Сибири. Томск: ТГУ. 1989. С. 42–55.

Кузиков И.В. К фауне птиц окрестностей поселка Мыс // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Вып. 10. 2005. С. 155–161.

Кузиков И.В. Авифаунистические наблюдения летом 2008 г. в окрестностях посёлка Мыс (Пермский край) // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Вып. 13. 2008. С. 53–56.

Лиллелехт В. Некоторые данные о птицах Станового хребта // Живая природа Дальнего Востока. Таллин: Валгус. 1971. С. 224–228.

Литвиненко Н.М., Шибаев Ю.В. К орнитофауне Судзухинского заповедника и долины реки Судзухэ // Экология и фауна птиц Дальнего Востока / Труды заповедника «Кедровая падь». 1971. Вып. 2. С. 127–186.

Лобков Е.Г. Гнездящиеся птицы Камчатки. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1986. 292 с.

Мальчевский А.С. Кукушка и её воспитатели. Л.: Изд-во ЛГУ. 1987. 264 с.

Марова И.М., Иваницкий В.В., Федоров В.А. и др. К фауне птиц западного макросклона горно-лесной части Южного Урала // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Вып. 13. 2008. С. 62–69.

Москвитин С.С. Кукушки *Cuculus canorus* и *C. saturatus* и их хозяева на Западно-Сибирской равнине // Материалы 6-й Всесоюз. орнитол. конф. М. 1974. Т. 2. С. 88–90.

Москвитин С.С., Дубовик А.Д., Горд Б.Я. Птицы долины р. Кеть // Фауна и систематика позвоночных Сибири. Тр. биол. ин-та. Вып. 31. Новосибирск: Наука. 1977. С. 245–279.

Нечаев В.А. Птицы острова Сахалин. Владивосток: ДВО АН СССР. 1991. 748 с.

Нумеров А.Д. Глухая кукушка // Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные, Голубеобразные, Кукушкообразные, Совообразные. М.: Наука, 1993. С. 225–236.

Нумеров А.Д. Межвидовой и внутривидовой гнездовой паразитизм у птиц. Воронеж: ФГУП ИПФ Воронеж, 2003. 517 с.

Примак И.В. Интересные гнездовые находки в окрестностях г. Ишима // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Вып. 3. 1998. С. 136–137.

Пукинский Ю.Б. О редких и малоизученных птицах бассейна Бикин // Природа. 1978. № 1. С. 56–76.

Пукинский Ю.Б. Гнездовая жизнь птиц бассейна реки Бикин / Под ред. В.М. Лоскота. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та. 2003. 316 с. (Труды С.-Петерб. о-ва естествоисп.; Сер. 4. Т. 86)

Рогачева Э.В., Сыроечковский Е.Е., Бурский О.В. и др. Птицы среднетаежного бассейна Енисея: Фауна ее охрана и рациональное использование // Охрана фауны Крайнего Севера и ее рациональное использование. М.: ВНИИ Природа. 1978. С. 30–168.

Соколов Е. П., Соколов А. М. Новые виды птиц-воспитателей кукушки *Cuculus canorus* // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1986. Т. 147. С. 145–146.

Судиловская А.М. Отряд кукушки Cuculi или Cuculiformes // Птицы Советского Союза. Том 1 / Г. Дементьев, Н. Гладков. М.: Советская наука. 1951. С. 430–465.

Чунихин С.П. Об особенностях гнездового паразитизма глухой кукушки *Cuculus saturatus* // Зоол. журн. 1964. Т. 43. № 8. С. 1249–1250.

Шепель А.И., Матвеева Г.К. Кукушкообразные // Птицы города Перми. Пермь. 2014. С. 148–151.

Шкатулова А.П. О размножении, росте и развитии обыкновенной кукушки в Читинской области // Вопросы географии и биологии. Чита. 1970. С. 138–147.

Шохрин В.П. Птицы Лазовского заповедника и сопредельных территорий. Лазо. 2017. 648 с.

Щербаков Б.В. Глухая кукушка *Cuculus saturatus* на Западном Алтае // Рус. орнитол. журн. 2012. Т. 21. Экспресс-выпуск 757. С. 1112–1114.

Arkhipov V.Y., Forstmeier W., Kuijper D. P. J. et al. Notes on the avifauna of Malkachan area, the Sea of Okhotsk coast, Magadan region // Орнитология. 2003. Т. 30. С. 172–174.

Cramp S. (ed.) Cuculus saturates Oriental Cuckoo // Handbook or the Birds of Europe, the Middle East and North Africa: the Birds of the Western Palearctic. Vol. 4: Terns to Woodpeckers. Oxford — New York: Oxford University Press, 1985. P. 41–422.

Erritzøe J., Mann C.F., Brammer F., Fuller R.A. Cuckoos of the World (Helm Identification Guide). London, 2012. 544 pp.

Fossøy F., Antonov A., Moksnes A. et al. Genetic differentiation among sympatric cuckoo host races: males matter // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. 2011. V. 278. № 1712. P. 1639–1645.

Gibbs H.L., Sorenson M.D., Marchetti K. et al. Genetic evidence for female host-specific races of the common cuckoo // Nature. 2000. V. 407. № 6801. P. 183–186.

Johnsgard P.A. The avian brood parasites: Deception at the nest. New York: Oxford University Press, 1997. 409 pp.

Makatsch W. Cuculus saturatus Bluth // Die Eier der Vögel Europas. Leipzig: Neumann Verlag. 1976. Band. 2. P. 29–30.

Payne R.B. Family Cuculidae (cuckoos) // Handbook of the Birds of the World. Edited by J. Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal. Barcelona: Lynx Edicions, 1997. V. 4. P. 508–607.

Payne R.B. The Cuckoos. Oxford: Oxford University Press, 2005. 644 pp.

Yang C., Wang L., Cheng S.J. et al. Deficiency in egg rejection in a host species as a response to the absence of brood parasitism // Behavioral Ecology. 2015. V. 26. P. 406–415.

Построение модели распространения серых полёвок рода *Alexandromys* в бассейне оз. Байкал с использованием биоклиматических переменных

И.В. Моролдоев

Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск

Ключевые слова: ареал, биоклиматическое моделирование, серые полевки, Microtus, Alexandromys.

ВВЕДЕНИЕ

Ареал как сочетание видовых требований с определённой суммой экологических условий на обширной территории является одной из важнейших характеристик биологического вида. При этом эколого-географическая сопряжённость видов осложняется изменениями физико-географических характеристик среды в прошлом, потому ареал является суммированным эффектом современных и предшествовавших условий (Гиляров, 1954).

В настоящее время экологи на основе набора данных, которые характеризуют абиотические факторы (в основном, климатические), и географических точек отловов или находок изучаемого вида широко используют моделирование его ареала. Данный подход чаще всего реализуется через программу MaxEnt, которая предназначена для моделирования географического распространения биологических видов методом максимальной энтропии (Phillips et al., 2006; Phillips, Dudík, 2008; Merow et al., 2013). Его использование позволяет создать модель распределения популяции на основании данных о встречах вида, а также проанализировать влияние ряда факторов окружающей среды на это распределение (Тупиков, Украинский, 2016). При использовании этого метода предполагается, что в наборе точек находок вида свойства распределений абиотических факторов, влияющих на его распространение, должны быть максимально близки свойствам распределений этих факторов на всей изучаемой территории (Elith et al., 2011).

Биоклиматическое моделирование ареалов при помощи метода максимальной энтропии широко используется для анализа современного, прошлого или будущего ареалов позвоночных животных (Ананьева, Голынский, 2013; Щепина и др., 2013; Борисова, Старков, 2015; Литвинчук, 2017; Radosavljevic, Anderson, 2014), оценки степени влияния абиотических факторов на географическое распро-

странение видов (Лисовский, Оболенская, 2014) или их инвазивных способностей (Ward, 2007; Giovanelli et al., 2008; Rödder et al., 2009), для уточнения границ распространения редких и исчезающих видов (Войта, Фалейчик, 2014; Волошина И.В. и др., 2014; Morueta-Holme et al., 2010).

Цель работы — анализ зависимостей распространения от биоклиматических переменных трех видов восточноазиатского рода серых полевок *Alexandromys*: большой полевки (*Alexandromys fortis*), полевки Максимовича (*A. maximowiczii*) и муйской полевки (*A. mujanensis*). У этих видов по территории Бурятии проходит граница ареала, к западу от оз. Байкал они не обнаружены.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для построения модели распространения исследуемых видов выбраны лишь те географические пункты в бассейне оз. Байкал, где местонахождение подтверждено молекулярно-генетическими и цитогенетическими методами. Точки отлова включают в себя собственные данные, а также литературные источники (Орлов и др., 1974; Ковальская и др., 1980; Лямкин и др., 1983; Ковальская и др., 1988; Мейер и др., 1996; Kartavtseva et al., 2008; Bannikova et al., 2010). При моделировании мы использовали климатические параметры, полученные с глобального сервиса WorldClim (http://www.worldclim.org/bioclim). Для анализа выбраны следующие показатели: среднегодовая температура, среднесуточная амплитуда температур, изотермичность, сезонность температуры, максимальная температура самого теплого месяца, минимальная температура самого холодного месяца, среднегодовая амплитуда температур, средние температуры самого влажного, самого сухого, самого теплого и самого холодного кварталов, годовое количество осадков, количество осадков за самый влажный и за самый сухой месяц, сезонность осадков, количество осадков в самый влажный, самый сухой, самый теплый и самый холодный кварталы, высота над уровнем моря.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Большая полевка (*Alexandromys fortis*) — вид, у которого по оз. Байкал проходит западная и северо-западная граница ареала. На основании анализа 32 точек находок на исследуемой территории построена биоклиматическая модель ареала вида. Оптимум ареала большой полевки охватывает обширную территорию Селенгинского среднегорья, включая долину р. Селенги, а также ее основных притоков: Ерее-Гол, Джиды, Чикоя, Хилка, Уды (рис. 1). Оптимальные биоклиматические условия также имеются в долине правого притока

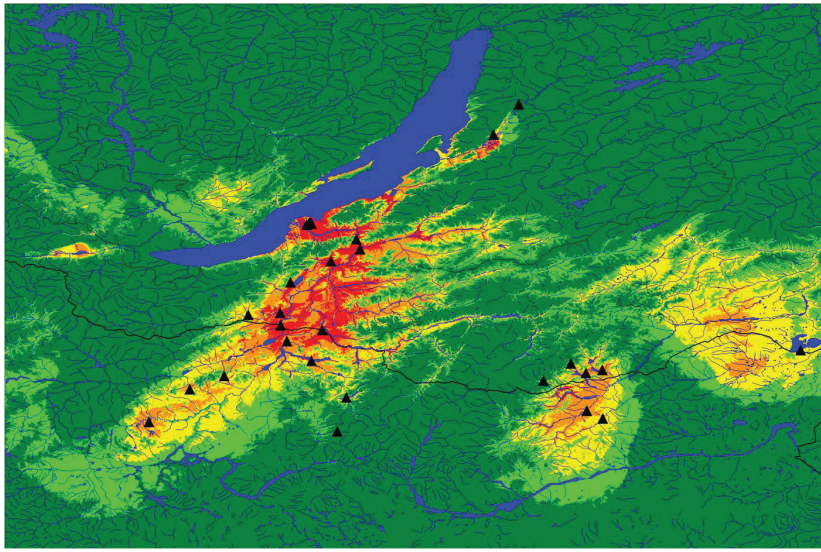


Рисунок 1. Биоклиматическая модель ареала большой полевки в бассейне оз. Байкал. Красным цветом обозначен биоклиматический оптимум ареала, треугольниками – места отловов.

Селенги — р. Кика и в окрестностях оз. Котокель, однако на этой территории большая полевка не обнаружена. Изолированная популяция этого вида также обитает в среднем течении р. Баргузин. Кроме Селенгинского среднегорья, более или менее оптимальные биоклиматические условия для большой полевки складываются в бассейнах рек Онон и Кыра. Оптимальные микроклиматические условия для обитания складываются также к западу от Байкала, в системе межгорных понижений Восточного Саяна (Тункинская котловина) и в Тулуно-Иркутской степи, хотя этот вид здесь не обнаружен.

Для оценки влияния на построение модели той или иной переменной мы использовали характеристики расчетного вклада на коэффициент пермутации, а в качестве проверочного метода — '*jack-knife*' тест, при котором на каждую переменную генерируются три модели: первая — без переменной, вторая — только с ней, а третья модель создается со всеми переменными. Результаты такого теста представлены в виде столбчатых диаграмм (рис. 2). Из диаграмм видно, что наибольшее значение при построении модели ареала большой полевки имеет переменная BIO1 — среднегодовая температура воздуха. Это прослеживается и при анализе тренировочных и тестовых данных, и при построении AUC кривой.

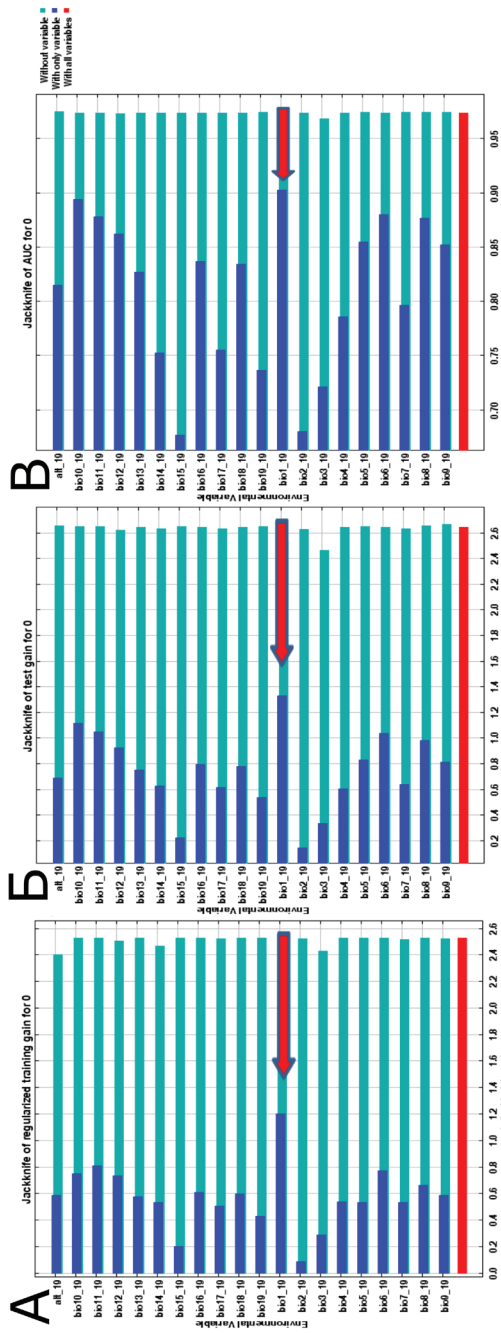


Рисунок 2. Вклад биоклиматических переменных в построение модели распространения большой полевки в бассейне оз. Байкал – результаты "jack-knife" теста по тестовым данным (А), тренировочным данным (Б) и кросс-валидированной кривой (В).

Однако если мы рассмотрим численные вклады каждой переменной в построение модели, то увидим, что показатель среднегодовой температуры имеет значительный коэффициент пермутации, и влияние этой переменной не настолько значительно, как представлялось на первый взгляд (табл. 1). Наиболее значимыми биоклиматическими переменными становятся сезонность температуры и осадков, а также количество осадков в самый влажный месяц.

Таблица 1. Вклады биоклиматических переменных в построение модели распространения большой полевки в бассейне оз. Байкал

Биоклиматическая переменная		Процент вклада	Коэф-т пермутации
BIO1	Среднегодовая температура	32.9	34.4
BIO4	Сезонность температуры	14.1	0.0
BIO13	Кол-во осадков за самый влажный месяц	13.8	0.0
BIO15	Сезонность осадков	11.3	0.0
BIO3	Изотермичность	7.9	2.1
ALT	Высота над уровнем моря	6.2	29.1
BIO12	Годовое количество осадков	2.7	10.2
BIO7	Среднегодовая амплитуда температур	2.3	0.5
BIO10	Сред. темп-ра самого теплого квартала	2.2	0.0
BIO19	Кол-во осадков в самый холодный квартал	1.1	1.8

Полевка Максимовича (*A. maximowiczii*) — восточноазиатский вид серых полевок, у которого по территории Байкальского региона проходит западная граница ареала. Интересным фактом при построении биоклиматической модели ареала полевки Максимовича является то, что несмотря на частые находки этого вида на территории Бурятии (дельта Селенги, район г. Кяхта, южная и центральная часть Витимского плоскогорья), биоклиматический оптимум ареала находится в Восточном Забайкалье, в районе Ивано-Арахлейских озер и далее к востоку по долинам рр. Ингода, Онон, Шилка, Унда, Ага, Нерча, Куэнга вплоть до рр. Газимур и Аргунь (рис. 3).

Как и в предыдущей модели, построенной для большой полевки, наибольшее значение в определении оптимальных местообитаний полевки Максимовича имеют сезонность температуры, сезонность осадков и количество осадков в самый влажный месяц (табл. 2).

В результате проведения '*jack-knife*' теста выявлено, что сезонность температуры и осадков имеют большое значение, но в построение модели большой вклад вносят также показатели годового количества осадков и температура самого холодного квартала (рис. 4).

Таблица 2. Вклады биоклиматических переменных в построение модели распространения полевки Максимовича в бассейне оз. Байкал

	Биоклиматическая переменная	Процент вклада	Коэф-т пермутации
BIO4	Сезонность температуры	26.1	1.4
BIO13	Кол-во осадков за самый влажный месяц	23.0	5.6
BIO15	Сезонность осадков	17.8	0.1
BIO1	Среднегодовая температура	11.8	31.7
BIO11	Сред. темп-ра самого холодного квартала	7.9	5.9
ALT	Высота над уровнем моря	6.4	20.0
BIO14	Кол-во осадков за самый сухой месяц	3.7	15.2
BIO9	Сред. темп-ра самого сухого квартала	1.1	4.7
BIO17	Кол-во осадков в самый сухой квартал	0.8	6.6
BIO12	Годовое количество осадков	0.7	5.4

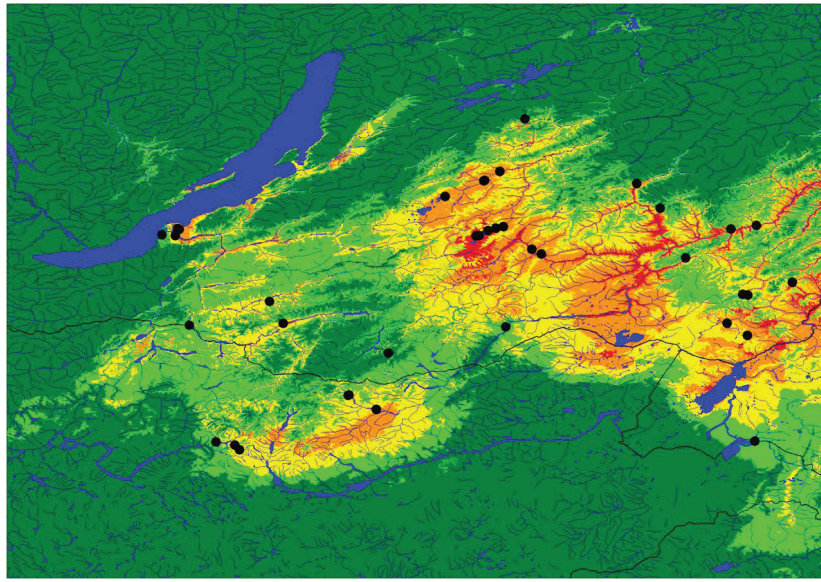


Рисунок 3. Биоклиматическая модель ареала полевки Максимовича в бассейне оз. Байкал. Красным цветом обозначен биоклиматический оптимум ареала, кружками – места отловов.

Муйская полевка (*A. mujanensis*) — узкоареальный вид, считавшийся до недавнего времени эндемиком Муйской котловины в Северном Забайкалье. В течение 2014–2015 гг. были обнаружены новые места находок этого вида в Баргузинской и Баунтовской котловинах (Голенищев и др., 2015). Так, в 2014 году муйская полевка была отловлена на самом севере Баргузинской котловины на территории Джергинского заповедника, в 150 км к юго-западу от Муйской котловины. В 2015 году муйская полевка была отловлена нами на севере Витимского плоскогорья, на правобережье р. Верхняя Ципа, у места ее впадения в оз. Баунт. Таким образом, в настоящее время известно три места обитания муйской полевки (типовое место — Муйская котловина, а также северная часть долины р. Баргузин и север Витимского плоскогорья). Между собой они изолированы Икатским и Южно-Муйским хребтами.

Распространение муйской полевки связано в большей мере с фактором среднегодовой амплитуды температур (табл. 3). Также значительное влияние на биоклиматическую модель этого вида оказывает высота над уровнем моря, но при этом высок коэффициент пермутации, а также сезонность температуры.

На основании корреляций климатических данных с собственными и литературными данными рассчитан потенциальный ареал вида (рис. 5).

Оптимум ареала находится в Муйско-Куандинской впадине, в среднем течении р. Витим, а также его притоков: Ципы, Бамбуйки,

Таблица 3. Вклады биоклиматических переменных в построение модели распространения муйской полевки в бассейне оз. Байкал

	Биоклиматическая переменная	Процент вклада	Коэф-т пермутации
BIO7	Среднегодовая амплитуда температур	41	0
ALT	Высота над уровнем моря	19.1	24.1
BIO4	Сезонность температуры	18.3	0
BIO14	Количество осадков в наиболее влажный месяц	11.3	7.3
BIO1	Среднегодовая температура	8	49.2
BIO17	Количество осадков в наиболее сухой квартал	0.8	3.6
BIO9	Средняя температура наиболее сухого квартала	0.5	0
BIO15	Сезонность осадков	0.4	0.8
BIO12	Годовое количество осадков	0.1	0.6

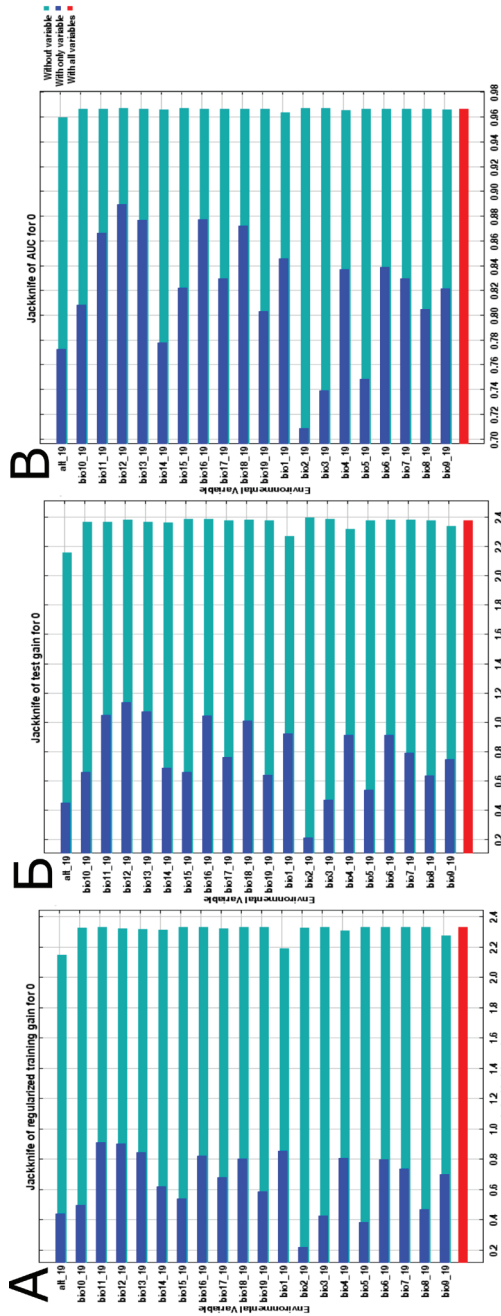


Рисунок 4. Вклад биоклиматических переменных в построение модели распространения полевки Максимовича в бассейне оз. Байкал - результаты "jack-knife" теста по тестовым данным (А), тренировочным данным (Б) и кросс-валидированной кривой (В).

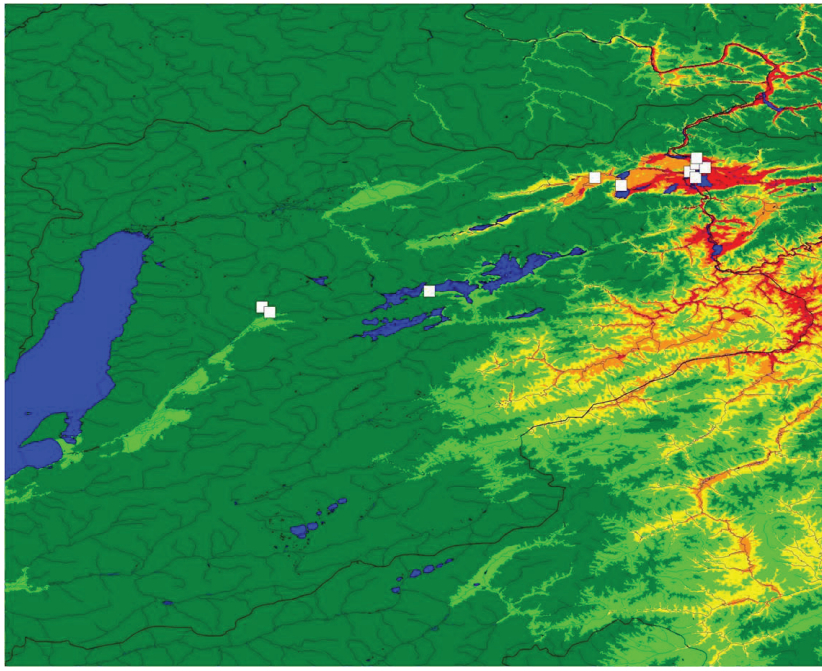


Рисунок 5. Биоклиматическая модель ареала муйской полевки в бассейне оз. Байкал. Красным цветом обозначен биоклиматический оптимум ареала, белыми квадратами – места отловов.

Муи, Куанда, Бахтарнак. Точки в Баргузинской и Баунтовской котловине не находятся в оптимальных климатических условиях для данного вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Распространение изученных трех видов серых полевок связано в большей мере с факторами сезонности температур и количества осадков. Для всех трех видов очень важным является фактор количества осадков в самый влажный месяц года. Для муйской полевки, которая обитает в условиях наибольшей континентальности климата, большое значение приобретает среднегодовая амплитуда температур.

В целом, несмотря на небольшое количество использованных точек для построения биоклиматической модели ареалов трех видов восточноазиатских полевок, модели выглядят вполне приемлемыми и логичными. Следует большее внимание обратить на исследования населения мышевидных грызунов в Тункинской долине, где может быть

обнаружена большая полевка; полевка Максимовича может быть обнаружена по правому берегу р. Селенги вплоть до Баргузинской долины, а для уточнения биоклиматической модели ареала муйской полевки необходимы дальнейшие исследования, в том числе и вне Муйско-Куандинской котловины, в среднем течении р. Витим и его притоков.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 17–04–00269).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ананьева Н.Б., Голынский Е.А. Анализ распространения горной кольцехвостой туркестанской агамы *Paralaudakia lehmanni* (Nikolsky, 1896): использование программы Максент // Труды Зоологического института РАН. 2013. Т. 317. № 4. С. 426–437.

Борисова Н.Г., Старков А.И. Распространение даурской пищухи: климатические факторы // Вестник Бурятского госуниверситета. 2015. № 4. С. 130–136.

Войта Л.Л., Фалейчик Л.М. Опыт использования биоклиматического моделирования ареалов млекопитающих (на примере Южного Забайкалья) // Вестник Забайкальского госуниверситета. 2014. № 1 (104). С. 9–20.

Волошина И.В., Мысленков А.И., Зибер А., Раделофф В.К. Моделирование местоообитаний тигра (*Panthera tigris*) и волка (*Canis lupus*) в Южном Сихотэ-Алине // Ареалы, миграции и другие перемещения диких животных. Владивосток, 2014. С. 40–52.

Гиляров М.С. Вид, популяция и биоценоз // Зоологический журнал. 1954. Т. 33. № 4. С. 769–778.

Голенищев Ф.Н., Войта Л.Л., Моролдоев И.В. и др. Новые находки серых полевок рода *Alexandromys* в Забайкалье // Структура вида у млекопитающих. Москва, 2015. С. 25.

Ковальская Ю.М., Малыгин В.М., Картавцева И.В. О стабильности кариотипа и распространении восточной полевки — *Microtus fortis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. 1988. Т. 67. № 8. С. 1255–1259.

Ковальская Ю.М., Хотолху Н., Орлов В.Н. Географическое распространение хромосомных мутаций и структура вида *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. 1980. Т. 59. № 12. С. 1862–1869.

Лисовский А.А., Оболенская Е.В. Исследование ареалов мелких млекопитающих Юго-Восточного Забайкалья методом моделирования экологической ниши // Журнал общей биологии. 2014. Т. 75. № 5. С. 353–371.

Литвинчук С.Н. Распространение и природоохранный статус малоазиатского тритона, *Ommatotriton ophryticus* (Amphibia: Caudata) // Nat. Conserv. Res. Заповедная наука. 2017. № 2 (1). С. 33–39.

Лямкин В.Ф., Пузанов Б.М., Малышев Ю.С. Муйская полевка (*Microtus mujanensis* Orl. et Kov.): особенности ареала и некоторые вопросы экологии популяции // Экология позвоночных животных Восточной Сибири. Иркутск: Изд-во Иркутского госуниверситета, 1983. С. 167–186.

Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И., Саблина О.В. Серые полевки фауны России и сопредельных территорий. СПб.: ЗИН РАН, 1996. 319 с.

Орлов В.Н., Швецов Ю.Г., Ковальская Ю.М. и др. Диагноз и распространение в Забайкалье полевок *Microtus maximowiczii* и *M. fortis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. 1974. Т. 53. № 9. С. 1391–1396.

Тупиков А.И., Украинский П.А. Сравнительный анализ различных подходов к моделированию видового ареала в программе Maxent (на примере узорчатого полоза и степной гадюки) // Научные ведомости Белгородского госуниверситета. Серия Естественные науки. 2016. Т. 4 (225). № 34. С. 71–84.

Щепина Н.А., Борисова Н.Г., Старков А.И. Ареал монгольской жабы в Байкальском регионе: настоящее и прошлое // Вестник Бурятского госуниверситета. 2013. № 4. С. 147–149.

Bannikova A.A., Lebedev V.S., Lissovsky A.A. et al. Molecular phylogeny and evolution of the Asian lineage of vole genus *Microtus* (Rodentia: Arvicolinae) inferred from mitochondrial cytochrome b sequence // Biol. J. Linn. Soc. 2010. V. 99. P. 595–613.

Elith J., Phillips S.J., Hastie T. et al. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists // Divers. Distrib. 2011. V. 17. № 1. P. 43–57.

Giovanelli J.G.R., Haddad C.F.B., Alexandrino J. Predicting the potential distribution of the alien invasive American bullfrog (*Lithobates catesbeianus*) in Brazil // Biol. Invasions. 2008. V. 10. № 5. P. 585–590.

Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N., Korobitsina K.V. et al. Chromosomal forms of *Microtus maximowiczii* (Schrenck, 1859) (Rodentia, Cricetidae): variability in 2n and NF in different geographic regions // Russ. J. Theriol. 2008. V. 7. № 2. P. 89–97.

Merow C., Smith M.J., Silander J.A. A practical guide to MaxEnt for modeling species' distributions: what it does, and why inputs and settings matter // Ecography (Cop.). 2013. V. 36. № 10. P. 1058–1069.

Morueta-Holme N., Flöjgaard C., Svenning J.C. Climate change risks and conservation implications for a threatened small-range mammal species // PLoS One. 2010. V. 5. № 4. P. 1–12.

Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // Ecol. Modell. 2006. V. 190. № 3. P. 231–259.

Phillips S.J., Dudík M. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation // Ecography (Cop.). 2008. V. 31. № 2. P. 161–175.

Radosavljevic A., Anderson R.P. Making better Maxent models of species distributions: complexity, overfitting and evaluation // J. Biogeogr. 2014. V. 41. № 4. P. 629–643.

Rödder D., Schmidtlein S., Veith M., Lötters S. Alien invasive slider turtle in unpredicted habitat: a matter of niche shift or of predictors studied? // PLoS One. 2009. V. 4. № 11. P. e7843.

Ward D.F. Modelling the potential geographic distribution of invasive ant species in New Zealand // Biol. Invasions. 2007. V. 9. № 6. P. 723–735.

Пространственные и экологические характеристики поселений большого суслика (*Spermophilus major* Pallas, 1779) в северо-восточной и центральной частях ареала (Свердловская область, Республика Башкортостан, Республика Татарстан)

А.С. Новгородцева[1], А.Р. Тухбатуллин[2]

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

[2]*Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН, г. Москва*

Ключевые слова: биотопические предпочтения, пространственная структура, Spermophilus major.

Большой суслик (*Spermophilus major* Pallas,1779) имеет обширный ареал, охватывающий несколько климатических поясов с различными условиями среды обитания. Он является важным звеном в пищевой цепи луговых и степных сообществ, составляя основу кормовой базы ряда хищных птиц и млекопитающих. В настоящее время повсеместно наблюдается спад численности этого вида. Большой суслик был включён в Красную книгу Республики Марий Эл (2002) и в Приложение 2 Красной книги Свердловской области (2008) как животное, нуждающееся «в особом внимании к их состоянию в природной среде» на территории области. При этом большой суслик до сих пор считается вредителем сельского хозяйства. Вместе с тем экология *S. major* изучена недостаточно.

Нами исследованы пространственные и экологические характеристики поселений большого суслика в северо-восточной и центральной частях его ареала. Были изучены10 поселений *S. major* на территории трех регионов: Свердловская область — 4 поселения (с. Скородумское, д. Речкалова, д. Ретнева — данные 2010 г., с. Харловское –2012 г.); Республика Татарстан — 1 поселение (д. Урсаево –2016 г.); Республика Башкортостан — 5 поселений (д. Охлебинино, с. Куяново, д. Стуколкино, с. Маядыково, с. Микяшево –2016 г.). Для обследованных колоний были определены площадь, плотность нор, проведена оценка растительного сообщества.

Все изученные поселения большого суслика располагались на пастбищах недалеко от водоёмов — реки или пруда. Преобладающим биотопами в этих местах являются мелко-злаково-разнотравные луга различного видового состава. В модельных поселениях у с. Скородомское и у д. Речкалово большой суслик предпочитает места с низкой

растительностью (до 15 см): индекс избирательности Сэвиджа (w_i) для таких участков составил 1.26 в Скородумском и 1.29 в Речкалово, в то время как на участках с более высокой растительностью (выше 15 см) значения индекса 0.25 и 0.28, соответственно. Подобные предпочтения объясняются тем, что большой суслик нуждается в хорошем обзоре для защиты от естественных врагов. Коэффициент корреляции Пирсона (r) не выявил зависимости расположения нор от общего проективного покрытия в модельных поселениях: r = -0.06.

При сравнении значений плотности нор в поселениях *S. major* из центральной и северо-восточной частей ареала с помощью критерия Манна — Уитни (U) значимых различий обнаружено не было: U =12, p <0.05. При этом наибольшее значениеплотности нор зафиксировано в северо-восточной части ареала в поселении у с. Скородумское — 10.19 ± 1.44 нор/100 м^2. Значения плотности нор большого суслика на всей обследованной территории находятся в интервале 0.45 — 10.19 нор/100 м^2.

Анализ полученных данных показал статистически значимые различия поселений в центральной и северо-восточной частях ареала по занимаемой площади. Данный показатель в Свердловской области оказался значимо выше, чем в Башкирии и Татарстане: U = 0.02, p <0.05. Для объяснения причин подобных различий требуются дополнительные исследования.

Таким образом, в результате работы выделены некоторые особенности местообитаний *Spermophilus major* и в северо-восточной и в центральной частях его ареала: суслики тяготеют к местам, где есть выпас скота, также к местам с низкой растительностью. Отмечены виды растений, наиболее часто встречающиеся на территории поселений: подорожник, одуванчик, клевер, злаки, полынь, горец. Все изученные поселения сусликов в северо-восточной части ареала имеют большую площадь. Статистической разницы между плотностями нор в изученных частях ареала нет. Не отмечено зависимости плотности нор от количества доминирующих видов растений, но зафиксирована тенденция зависимости плотности нор от площади проективного покрытия.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 16–04–01826).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Красная книга Республики Марий Эл. Редкие и исчезающие виды животных/ Автор-составитель Х.Ф. Балдаев Йошкар-Ола: Изд-во Марийского полиграфкомбината, 2002. 164 с

Красная книга Свердловской области. Животные, растения, грибы / отв. ред. Н.С. Корытин Екатеринбург: Баско, 2008. 256 с.

Фауна млекопитающих из местонахождения Малый грот у Омута (Южный Урал)

Е.С. Паластрова

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

Ключевые слова: поздний голоцен, фауна, Южный Урал.

Малый грот у Омута расположен в Челябинской области около города Сим, в горно-лесной зоне. Местонахождение представляет собой карстовый грот в скальном обнажении, отложения в котором были полностью раскопаны В.И. Юриным в 2001–2003 годах. Все рыхлые отложения промыты на сите с размером ячеек 0.9 мм. Результаты определения таксономической принадлежности костных остатков приведены в таблице. Из основания слоя 2а по кости косули получена радиоуглеродная дата — 2270±60 лет назад (ЛУ-5126). Слои 2 и 2а содержат большое количество керамики раннего железного века, местонахождение является археологическим памятником.

Для выявления сходства структуры изученной фауны с другими местонахождениями, взяты данные о фаунах из местонахождений (археологических памятников) позднего голоцена, расположенных в горно-лесной зоне Южного Урала (Сикияз-Тамак 1, Идрисово, Подпорная, Грот Археологов, Байслан-Таш, Культметовский грот, Серпиевская 1, Игнатьевская) (Смирнов и др., 1990; Косинцев, Юрин, 2003).

Цель работы — изучить фаунистический комплекс млекопитающих из местонахождения Малый грот у Омута. Задачи: 1) определить таксономическую принадлежность костных остатков из грота; 2) описать сохранность костных остатков косули; 3) провести фаунистический и тафономический анализы изученной фауны; 4) сравнить изученную фауну с синхронными фаунистическими комплексами Южного Урала.

ВЫВОДЫ

1. Доминирующим видом в местонахождении является косуля (см. таблицу), костные остатки которой сильно раздроблены. 2. Изученный фаунистический комплекс показывает сходство по структуре фауны с местонахождениями Сикияз-Тамак 1 и Идрисово. 3. По результатам анализа костных остатков косули изученный грот и жертвенный комплекс Сикияз-Тамак-1 имеют одинаковую структуру. 4. Местонахождение Малый грот у омута, представляет собой святилище.

Таблица. Таксономический состав и количество остатков в гроте Малый у Омута

Таксон	Количество остатков			
	Слой 2	Слой 2а	Слой 3	Слой 4
Моллюски – Mollusca	4	171	-	-
Рыбы – Pisces	-	43	-	-
Амфибии, Рептилии – Amphibia, Reptilia	-	138	-	-
Птицы – Aves	28	145	-	-
Белка – *Sciurus vulgaris*	9	3	-	-
Летяга – *Pteromys volans*	1	5	-	-
Бурундук – *Eutamias sibiricus*	-	1	-	-
Хомяк – *Cricetus cricetus*	22	78	-	-
Грызуны – Rodentia gen. indet.	87	776	-	-
Заяц-беляк – *Lepus timidus*	22	37	-	2
Бурозубки – *Sorex* sp.	-	1	-	-
Крот – *Talpa europaea*	1	14	-	-
Рукокрылые – Chiroptera gen. indet.	1	4	-	-
Куница – *Martes* sp.	-	2	-	-
Барсук – *Meles* sp.	-	1	-	-
Горностай – *Mustela erminea*	1	6	-	-
Лось – *Alces alces*	1	2	-	-
Косуля – *Capreolus pygargus*	97	2064	1	-
Олень северный – *Rangifer tarandus*	-	6	-	-
Бизон – *Bison priscus*	-	-	-	1
Собака – *Canis familiaris*	-	1	-	-
Лошадь – *Equus caballus*	1	2	-	-
Мелкий рогатый скот – *Capra/Ovis*	-	4	-	-
Неопределимые (размер крупнее косули)	-	12	-	-
Неопределимые (размер с косулю)	748	7992	-	-
Общее количество костных остатков	1023	11510	1	3

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

Косинцев П.А., Юрин В.И. Жертвенный комплекс из пещеры Сикияз-Тамак 1 // Человек в пространстве древних культур. Челябинск, 2003. С. 69–72.

Смирнов Н.Г., Большаков В.Н., Косинцев П.А. и др. Историческая экология животных гор Южного Урала. Свердловск: Изд-во УрО АН СССР, 1990. 245 с.

Развитие *Festuca rubra* L. при выращивании на почве из куртин инвазивного *Acer negundo* L.

О.С. Рафикова, Е.Д. Екшибаров

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

Ключевые слова: аллелопатия, биологические инвазии, всхожесть семян, инвазивные растения, Acer negundo.

ВВЕДЕНИЕ

Инвазии чужеродных видов, их внедрение в новые регионы негативно влияют на местные виды, нарушают связи между популяциями автохтонных видов (Call, Nilsen, 2005; Orr et al., 2005; Yang et al., 2007; Rudgers, Orr, 2009; Weidenhamer, Callaway, 2010). Для прогноза хода инвазий и разработки способов управления ими важен вопрос о механизмах и специальных приспособлениях (физиологических, репродуктивных или экологических), которые позволяют инвазивным видам быть успешными в новых сообществах. Одна из гипотез успешности инвазивных видов основывается на предположении об аллелопатическом и других биохимических взаимодействиях между растениями (Виноградова и др., 2010; Call, Nilsen, 2005; Thelen et al., 2005; Cipollini et al., 2012; Nielsen et al., 2015; Gruntman et al., 2017). Изучение аллелопатических свойств инвазивных видов проводится, в основном, с использованием водных вытяжек листового опада, прижизненных смывов с листьев (Еременко, 2012), т.е. изучаются прямые аллелопатические эффекты.

Возможные алеллопатические и средопреобразующие эффекты активного чужеродного вида *Acer negundo* L. изучены недостаточно. Цель работы — проверка предположения о непрямом аллелопатическом влиянии инвазивного *A. negundo* на развитие аборигенного вида *Festuca rubra* L. Проверяемая гипотеза: при развитии *F. rubra* на почве из зарослей *A. negundo* всхожесть семян и масса особей местного вида снижаются.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объект исследования — занесенный в Чёрную книгу флоры Средней России (Виноградова и др., 2010) агрессивный вид-вселенец — *A. negundo*, клен американский или ясенелистный. Это листопадное

дерево с первичным ареалом в Северной Америке. Считается, что во вторичном ареале он представляет угрозу биологическому разнообразию вплоть до полного вытеснения местных видов из трансформированных сообществ. Модельный вид, на котором изучали отклики — овсяница красная (*F. rubra*) — типичный травянистый местный рудерально-луговой вид, произрастающий на природных лугах и в антропогенно нарушенных местообитаниях.

В вегетационном эксперименте *F. rubra* выращивали на почве, отобранной с трех участков на территории г. Екатеринбурга. На каждом участке было два экспериментальных варианта. В экспериментальном варианте почву (верхние 20 см минеральной части профиля) отбирали из куртин, т.е. густых зарослей инвазивного *A. negundo*. В контрольном варианте почву отбирали вне куртин *A. negundo*. Геоморфологически и эдафически опытный и контрольный варианты на каждом участке были сравнимы. Все городские участки были приурочены к средним частям и подошвам склонов; почвы на них — агро- и урбаноземы с разной степенью нарушенности верхних горизонтов. Дополнительно использован отрицательный контроль — дерново-подзолистая почва с загородного вторичного, ранее распахивавшегося суходольного луга, расположенного в нижней части склона. Повторность каждого варианта — три вегетационных сосуда 40×25×12 см. Всего 21 сосуд (7 вариантов × 3 сосуда).

В нестерилизованную почву в каждый сосуд высевали по 100 семян *F. rubra*. Продолжительность выращивания — 50 сут. Всхожесть семян регистрировали на 6-е и 10-е сут. В конце эксперимента у 10 случайно отобранных загербаризированных особей в каждой повторности определяли воздушно-сухую массу надземной и подземной частей. На этапе анализа данных использовали ANOVA (STATISTICA 6.0; StatSoft, USA). Значения массы предварительно логарифмировали; учетная единица — среднее значение признака в повторности (вегетационном сосуде).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Всхожесть семян. Семена *F. rubra* хуже прорастали на почве из куртин инвазивного клена (рис. 1). И на 6-е, и на 10-е сутки наибольшая всхожесть была в вариантах без инвазивного клена (3.8±1.6% и 55.2±6.4%, соответственно). Значимость различий для фактора «вариант опыта» в трехфакторном ANOVA (только городские участки; факторы: участок, вариант опыта, тур учета) была $F_{(1;\,24)} = 5.23$; $p = 0.0313$. На почве из городских участков семена *F. rubra* прорастали так же, как и на загородном участке. Значимость различий для главного эффекта «урбанизация» в двухфакторном ANOVA (все

участки; факторы: урбанизация — городские или загородные участки, тур учета) была $F_{(1; 38)} = 1.36$; $p = 0.2504$.

Масса особей. Общая масса особей *F. rubra* в конце эксперимента не различалась в зависимости от того, выращивались ли они на почве из-под клёна или без него (рис. 2). Наибольший размах массы — 0.015–0.067 г — был в вариантах на почве из куртин клена. Значимость различий для фактора «вариант опыта» в двухфакторном ANOVA (факторы: участок, вариант опыта) была $F_{(1, 12)} = 1.96$; $p = 0.1867$.

Не выявлено связи массы со степенью нарушенности местообитания, поскольку различия между городскими участками и загородным лугом также незначимы: для фактора «урбанизация» в однофакторном ANOVA $F_{(1, 19)} = 0.79$; $p = 0.3859$.

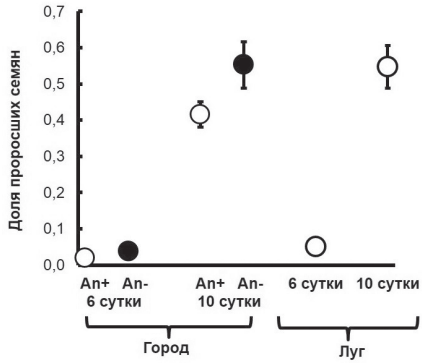


Рисунок 1. Всхожесть семян F. rubra в разные туры учета. Здесь и на рис. 2 и 3: An+ и An– – варианты с A. negundou без него; точка – среднее арифметическое, интервалы – SE.

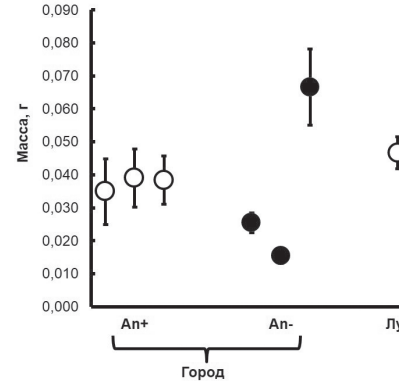


Рисунок 2. Общая масса особей F. rubra.

Соотношение между подземной и надземной массой особей (root-shoot ratio) также не различалось между вариантами с кленом и без него. Наибольший размах средних значений отмечен в варианте без инвазивного клена (0.103–0.334). Для фактора «вариант опыта» в двухфакторном ANOVA $F_{(1, 12)} = 0.01$; p=0.9298. Но соотношение подземной массы к надземной было выше у особей, выращенных на почве загородного луга (рис. 3; $F_{(1, 19)} = 6.70$; $p = 0.0180$).

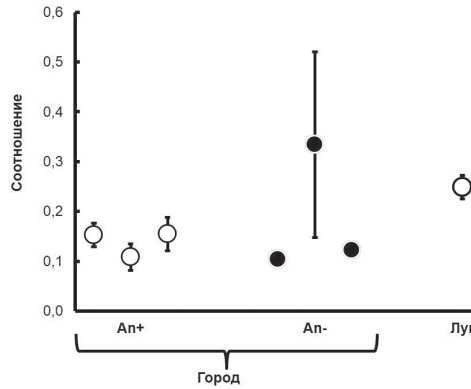


Рисунок 3. Соотношение подземной и надземной масс особей F. rubra.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При экспериментальной проверке гипотезы о влиянии инвазивного *A. negundo* на развитие *F. rubra* значимые отклики установлены не для всех характеристик развития местного вида. Масса особей *F. rubra* не изменялась в зависимости от присутствия или отсутствия инвазивного клена в месте отбора почвы. Установлено небольшое снижение всхожести семян на почве под куртинами клена. Результаты свидетельствуют о возможности слабого непрямого аллелопатического или средообразующего влияния инвазивного *A. negundo* на местные растения, опосредованного трансформацией свойств почвы. Полученный результат в целом согласуется с опубликованными данными о биохимическом влиянии инвазивных растений на автохтонные экосистемы через изменения свойств почвы, в т.ч. через изменения сообществ почвенных микроорганизмов.

Авторы признательны к.б.н. О.А. Киселевой (БС УрО РАН) и М.А. Конопленко Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 16–54–00105).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России // М.: ГЕОС. 2010. Т. 2. 512 с.

Еременко Ю.А. Аллелопатические свойства адвентивных видов древесно-кустарниковых растений // Промышл. ботаника. 2012. № 12. С. 188–193.

Call L.J., Nilsen E.T. Analysis of interactions between the invasive tree-of-heaven (*Ailanthus altissima*) and the native black locust (*Robinia pseudoacacia*) // Plant Ecol. 2005. V. 176. № 2. P. 275–285.

Cipollini D., Rigsby C.M., Barto E.K. Microbes as targets and mediators of allelopathy in plants // J. Chem. Ecol. 2012. V. 38. № 6. P. 714–727.

Gruntman M., Segev U., Glauser G., Tielbörger K. Evolution of plant defences along an invasion chronosequence: defence is lost due to enemy release–but not forever // J. Ecol. 2017. V. 105. № 1. P. 255–264.

Nielsen J.A., Frew R.D., Whigam P.A et al. Germination and growth responses of co-occurring grass species to soil from under invasive *Thymus vulgaris* // Allelopathy Journal. 2015. V. 35. № 1. P. 139–152.

Orr S.P., Rudgers J.A., Clay K. Invasive plants can inhibit native tree seedlings: testing potential allelopathic mechanisms // Plant Ecol. 2005. T. 181. №. 2. C. 153–165.

Rudgers J.A., Orr S. Non-native grass alters growth of native tree species via leaf and soil microbes // J. Ecol. 2009. V. 97. № 2. P. 247–255.

Thelen G.C., Vivanco J.M., Newingham B., Good W., Bais H.P., Landres P., Caesar A., Callaway R.M. Insect herbivory stimulates allelopathic exudation by an invasive plant and the suppression of natives // Ecol. Lett. 2005. V. 8. № 2. P. 209–217.

Weidenhamer J.D., Callaway R.M. Direct and indirect effects of invasive plants on soil chemistry and ecosystem function // J. Chem. Ecol. 2010. V. 36. № 1. P. 59–69.

Yang R.Y., Mei L.X., Tang J.J., Allelopathic effects of invasive *Solidago canadensis* L. on germination and growth of native Chinese plant species // Allelopathy J. 2007. V. 19. № 1. P. 241–248.

Особенности распределения мышевидных грызунов относительно гнезд сапсана *Falco peregrinus* Tunstall на территории южных кустарниковых тундр Ямала

Д.Н. Рожкова[1], И.А. Фуфачев[2]

[1] *Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь*

[2] *Арктический научно-исследовательский стационар ИЭРиЖ УрО РАН, г. Лабытнанги*

Ключевые слова: umbrella effect, мышевидные грызуны, сапсан, численность грызунов.

Гнезда сапсана располагаются на возвышенностях и обрывах. На этих участках с хищниками создают ассоциации (Quinn, Ueta, 2008) некоторые виды, например, краснозобая казарка (*Branta ruficollis* Pallas) (Рябицев, 2010), для которой сапсан служит покровителем. Территория вокруг гнезда сапсана находится под защитой гнездящейся пары птиц, что создает «umbrella effect» и для мелких грызунов. Можно предполагать, что мохноногий канюк (*Buteo lagopus* Pontoppidan) в годы депрессии численности грызунов способен пользоваться повышенной их плотностью близ гнезд сапсана.

Цель работы — проверить гипотезу о положительной прямой связи численности грызунов и расстояния от гнезда хищной птицы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работы проведели на стационаре Еркута (68°13´ с.ш., 69°09´ в.д.) летом 2016 года.Материал собирали «трапиковыми» ловушками Геро (Кучерук, 1952) методом ловушко-линий. Отловы проводили около двух гнезд сапсана и на расстоянии от них (500, 1000 и 1 500 м). Выбор точек обусловлен тем, что защита гнездовой территории сапсаном заканчивается примерно на отрезке в 500 м, на расстоянии 1 000 м находится территория, подверженная минимальному влиянию птиц; точку на расстоянии 1500 от гнезда мы считали контрольной (рис. 1). В качестве приманки использовали изюм и россыпь овсяных хлопьев. За весь период было отработано 2 000 ловушко/суток и поймано 108 зверьков (500 ловушек у каждого гнезда на две ночи).

Ловушки располагали вдоль линии обрыва, чтобы облавливаемая площадь была однородна по рельефу. Пойманных грызунов в дальнейшем определили по строению зубов.

Статистическую обработку (расчет среднего и ошибки, регрессионный анализ (GLMM)) проводили ПО R v.3.2.5 (R Core Team, 2016).

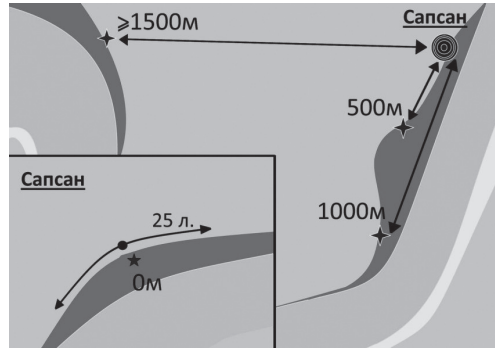


Рисунок 1. Схема проведения отловов (м-метры, л-ловушки).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Соотношение самцов и самок грызунов значимо различается на разном удалении от гнезда (рис. 2). Соотношение числа взрослых и ювенильных особей также меняется при увеличении расстояния от гнезда): вероятность поймать молодую особь на удалении от гнезда значимо снижается. При этом увеличение числа самок на расстоянии от нулевой точки не значимо, что было проверено с помощью построения линейной модели.

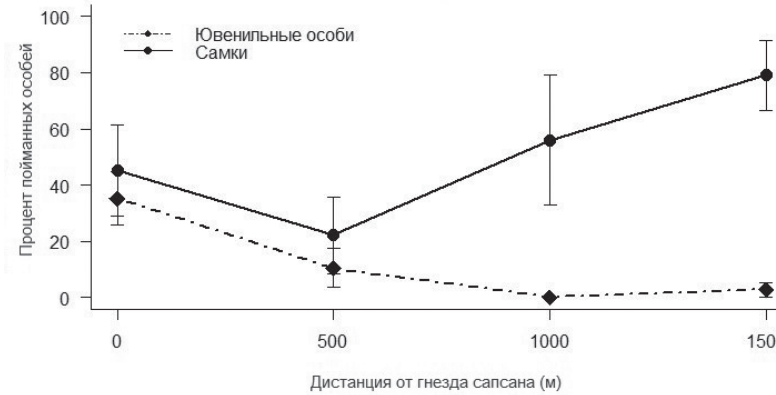


Рисунок 2. Половозрастная структура пойманных грызунов. Указаны средние значения±ошибка среднего.

В результате регрессионного анализа обнаружено снижение численности при удалении от гнезда (рис. 3). Отметим, что на обрывах около одного из гнезд не было возможности ставить ловушки на расстоянии 500 м, там давилки установили на расстоянии 200 м. Во всех графиках и вычислениях это учтено.

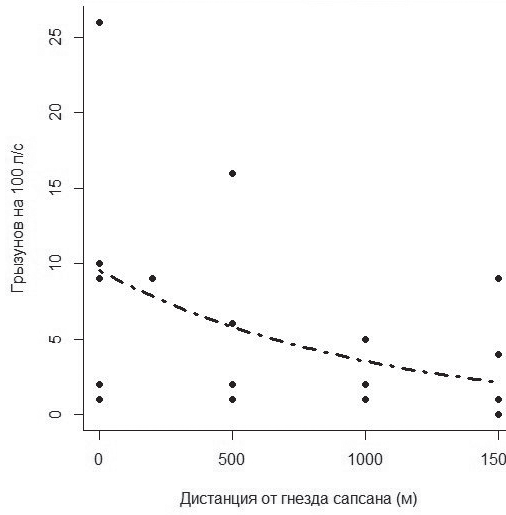


Рисунок 3. Численность грызунов на точках отлова грызунов.

Почти все пойманные грызуны — узкочерепные полёвки (*Microtus gregalis* Pallas), кроме двух копытных леммингов (*Dicrostonyx torquatus* Pallas). Это может быть связано приуроченностью полевок к таким биотопам (Соколова и др., 2011; Sokolova et al., 2014). Возможно, этот факт связан с тем, что птицы выбирают высокие берега и обрывы, которые раньше и на большую глубину оттаивают, а для полевок это хорошие места для норения (Дунаева и др., 1948).

Кроме того, стоит отметить, что более трети численности полевок у гнезда составляют ювенильные особи. Однако мы полагаем, что после отлета птиц, их число уменьшается.

ВЫВОДЫ

Численность грызунов значимо уменьшается при увеличении расстояния от гнезда сапсана.

Повышенная численность грызунов у гнезда сапсана обусловлена в большей степени высокой численностью молодых особей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дунаева Т. Н., Кучерук В. В., Осмоловская В. И. Экология наземных позвоночных полуострова Ямала // Тр. Ин-та географии. Вып. 41. М., Л., 1948. 164 с.

Кучерук В. В. Количественный учет важнейших видов вредных грызунов и землероек // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М., 1952. С. 9–46.

Рябицев В. К. Птицы Ямало-Ненецкого автономного округа: справочник-определитель / В.К. Рябицев, А.В. Рябицев. — Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2010. С. 27

Соколова Н. А., Соколов А. А., Штро В. Г. Динамика численности и биотопическое распределение мелких млекопитающих в районе р. Еркута (Ямал) // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (IX Съезд Териологического общества при РАН). М., 2011. С. 452

Quinn, J. L., Ueta M. Protective nesting associations in birds. // Ibis. 2008. V. 150. P. 146–167.

Sokolova N. A., Sokolov A. A., Ims R. A., et al. Small rodents in the shrub tundra of Yamal (Russia): Density dependence in habitat use? // Mammalian Biology. 2014. V. 79. N 5. P. 306–312.

Поверхностные грязевые отложения на территории города Екатеринбурга

А.А. Селезнев

Институт промышленной экологии УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: поверхностные грязевые отложения, поллютанты, миграция, накопление, гранулометрический состав.

ВВЕДЕНИЕ

В урбанизированной среде постоянно происходит образование пыли и других частиц в результате процессов эрозии почв и грунтов, разрушения, износа поверхностей, конструкций и материалов (Apeagyei et al., 2011; Selbig et al., 2013). Осадок из пыли и частиц постоянно перераспределяется, накапливается на поверхностях, неровностях микрорельефа, формируя, таким образом, один из типов современных антропогенных отложений — поверхностные грязевые отложения в урбанизированной среде. Осадок может содержать минеральные включения и поллютанты.В ряде документов Агентства по охране окружающей среды США (USEPA) осадок с урбанизированных территорий фигурирует как вторичный и неточечный источник загрязнения, который должен удаляться с поверхностей(USEPA 833-B-09–002, USEPA-833-F-08–009).

Осадок в урбанизированной среде характеризует территорию, на которой он был образован, интегрирует загрязнение в пространстве и времени — от начала формирования урбанизированного ландшафта. Исследования осадочного материала в урбанизированной среде позволяют получить дополнительную информацию об эколого-геохимическом состоянии территорий (Duzgoren-Aydin, 2007; Nolde, 2007; Kose et al., 2008; Apeagyei et al., 2011; Selbig et al., 2013).

В настоящей работе представлено обобщение результатов исследования поверхностных грязевых отложений в урбанизированной среде (на примере г. Екатеринбурга).

ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объект исследования — поверхностные грязевые отложения, отложения в локальных понижениях микрорельефа (осадок или грязь из луж) в жилых районах города в кварталах с многоэтажной застройкой.

На территории г. Екатеринбурга был проведен отбор проб отложений локальных понижений микрорельефа на 210 пробных площадках. В образцах определялись концентрации металлов Pb, Zn, Cu,Ni, Mn, Fe, Co и Al, уровень кислотности.

Гранулометрический состав отложений определен в 30 пробах с 6 площадок (жилых кварталов). Обследование проводилось по следующей схеме: отложения отбирались внутри и снаружи квартала на асфальте и тротуаре, газоне, организованной и неорганизованной парковке, детской площадке. Была разработана процедура гранулометрического анализа отложений на основе существующих представлений (Вадюнина, Корчагина, 1986).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ распределения концентраций металлов в отложениях позволяет ранжировать селитебные территории города по степени их загрязнения (Seleznev, Yarmoshenko, 2014). Дисперсионный анализ связей металлов и литогенного субстрата выявил две генетические ассоциации в отложениях. Типоморфную ассоциацию составляют Mn, Fe и Co. Их происхождение связано с выходами коренных пород и комплексов на территории города. Техногенную ассоциацию составляют Ni, Cu, Zn и Pb. Накопление этих элементов не связано с материнскими породами, а связано с антропогенными источниками.

Коэффициент корреляции Спирмена между концентрациями металлов в отложениях не является статистически значимым при $p<0.05$.

По результатам корреляционного анализа обнаружена слабая статистически значимая связь между концентрациями металлов и pH отложений. Однако pH не вносит определяющего вклада в вариабельность концентраций металлов в отложениях в городе.

Концентрации металлов Pb, Zn и Ni в изученных отложениях в несколько раз выше концентраций металлов в грунтах города. Анализ вертикальных профилей концентраций металлов в грунтах в г. Екатеринбурге показывает уменьшение концентраций Pb, Zn и Ni с увеличением глубины горизонта. В искусственных грунтах в городе наблюдается тенденция к защелачиванию с увеличением глубины горизонта (pH в поверхностном слое 0–20 см составляет 6.5, в горизонте >4 м — близок к 8).Такая тенденция к защелачиванию грунтов вызвана наличием в литогенной основе городских территорий выходов основных и ультраосновных пород.

Результаты гранулометрического анализа представлены на рисунке. Поверхности сгруппированы по расположению внутри и снаружи

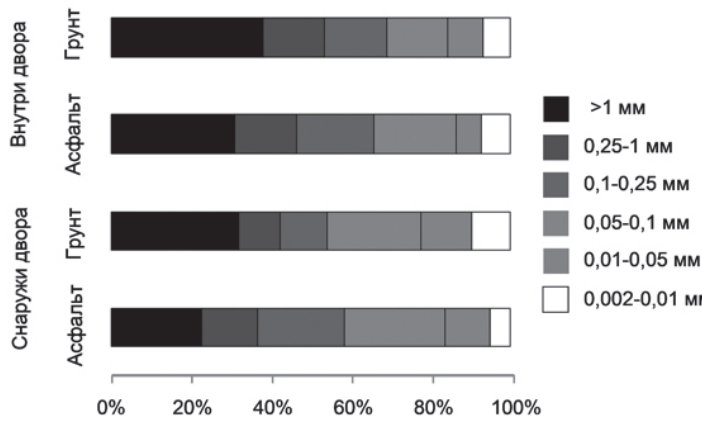


Рисунок. Результаты гранулометрического анализа образцов отложений.

двора и разделены на грунтовые и асфальтированные. Содержание пылевых частиц в отложениях достигает 20%. Предварительно, основной механизм формирования отложений можно охарактеризовать как перенос пыли и мелкопесчаного материала с различных поверхностей на территории квартала в локальные понижения микрорельефа.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Поверхностные грязевые отложения представляют компонент окружающей среды, интегрирующий поверхностные миграционные потоки поллютантов вовремени и пространстве. Изучение отложений как геоиндикатора позволяет проводить оценку экологического состояния территорий города и идентифицировать источники тяжелых металлов. Результаты настоящего исследования могут быть использованы для разработки методологии интегрального мониторинга урбанизированных территорий на основе изучения современных антропогенных отложений.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научных проектов № 16–35–60044 мол_а_дк и № 16–35–00129 мол_а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вадюнина А.Ф., Корчагина З.А. Методы исследования физических свойств почв. М.: Агропромиздат, 1986. 416 с.

Apeagyei E., Bank M.S., Spengler J.D. Distribution of heavy metals in road dust along an urban-rural gradient in Massachusetts // Atmospheric Environment. 2011. № 45 (13). P. 2310–2323.

Duzgoren-Aydin N.S. Sources and characteristics of lead pollution in the urban environment of Guangzhou // Science of the Total Environment. 2007. № 385 (1–3). P. 182–195.

Kose T., Yamamoto T., Anegawa A., et al. Source analysis for polycyclic aromatic hydrocarbon in road dust and urban runoff using marker compounds // Desalination. 2008. № 226 (1–3). P. 151–159.

Nolde E. Possibilities of rainwater utilisation in densely populated areas including precipitation runoffs from traffic surfaces // Desalination. 2007. № 215 (1–3). P. 1–11.

Selbig W.R., Bannerman R., Corsi S.R. From streets to streams: Assessing the toxicity potential of urban sediment by particle size // Sci. of the Tot. Env. 2013. № 444. P. 381–391.

Seleznev A.A., Yarmoshenko I.V. Study of urban puddle sediments for understanding heavy metal pollution in an urban environment // Environmental Technology & Innovation. 2014. V. 1–2. P. 1–7.

US EPA 833-B-09–002. Developing Your Stormwater Pollution Prevention Plan: A Guide for Industrial Operators. Washington, DC: United States Environmental Protection Agency. 2009.

US EPA-833-F-08–009. Managing Wet Weather with Green Infrastructure. Municipal Handbook. Green Streets. Washington, DC: United States Environmental Protection Agency. 2008.

Сезонная изменчивость тонких корней как стратегия эффективного поглощения ресурсов *Heracleum sosnowskyi* Manden.

А.О. Сергиенко

Уральский Федеральный Университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург

Ключевые слова: инвазивные растения, поглощающие корни, тонкие корни, фенология, Heracleum sosnowskyi.

ВВЕДЕНИЕ

Инвазия агрессивных чужеродных видов является в настоящее время значительной частью глобальных природных изменений (Виноградова и др., 2010).

Отдельным разделом в ботанике рассматриваются растения, которые благодаря своим особым приспособлениям вторгаются в различные фитоценозы и становятся доминирующими видами. Такие виды называются инвазивными. Один из важных инвазивных видов Европы и России — *Heracleum sosnowskyi* Manden.

Ранее было показано, что инвазивные преимущества *H. sosnowskyi* реализуются за счет особенностей строения подземной сферы: больше порядков ветвления корней; чаще встречались эфемерные корни; больше диаметр живых корней последнего порядка (Веселкин и др., 2017). Однако неясно, типичны ли данные особенности строения корневой системы для всех возрастных состояний и для всех сезонов. Таким образом, цель работы — сравнение сезонной изменчивости поглощающих корней у инвазивного для Среднего Урала вида *Heracleum sosnowskyi*, в сравнении с совместно произрастающим местным *Heracleum sibiricum* L.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собирали в июне, июле и сентябре 2015 г. на Среднем Урале в г. Екатеринбурге. Район относится к южной части бореальной зоны Среднего Урала с умеренно континентальным климатом. На каждом из трех участков (1 — территория Ботанического сада УрО РАН; 2 — территория Ботанического сада УрФУ; 3 — обочина шоссейной дороги у г. Березовский), на которых *H. sosnowskyi* и *H. sibiricum* произрастали совместно, было изъято по 4–5 генеративных

и вегетативных особей каждого вида с целыми корневыми системами. Корневые системы очищали от почвы, фотографировали, описывали, часть корней фиксировали в 70%-ном этаноле.

Для анатомического анализа у каждой особи случайным образом отбирали по 15–20 корней последнего порядка. Отдельно отмечали эфемерные корни — ризогенные поглощающие корни, располагающиеся пучками на главном и боковых корнях вторичного строения (Петрова, 2012). С каждого корня делали несколько поперечных срезов толщиной 20–25 мкм, из которых анализировали только один. Срезы просматривали и фотографировали с помощью микроскопа Leica DM 5000 («Leica», Германия) при 200–400-кратном увеличении. На фотографиях срезов корней первичного строения с использованием программы Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия) фиксировали: 1) степень деградации первичной коры и тканей стелы (выражена / не выражена); 2) общий диаметр (мкм); 3) диаметр стелы (мкм); 4) диаметр самого крупного сосуда ксилемы (мкм); 5) длину лучей ксилемы — расстояние от самого мелкого сосуда протоксилемы одного луча до самого мелкого сосуда протоксилемы противоположного луча (мкм); 6) число сосудов первичной ксилемы (шт.); 7) число слоев клеток первичной коры (шт.). В коре фиксировали наличие аэренхимы.

Статистический анализ выполнен с использованием пакета Statistica 8.0. Для оценки различия долей использовали критерий χ^2. Для статистической оценки результатов использовали двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA). В качестве меры изменчивости данных использовали стандартную ошибку среднего.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

У обоих видов нами было зафиксировано два типа поглощающих корней: неэфемерные и эфемерные. Неэфемерные корни — тонкие корни V-го,VI-го порядков (по центробежной классификации). Эфемерные корни располагались пучками по 2–3 на месте рубцов от отмерших корней на корнях II-го и III-го порядков. Обычная длина эфемерных корней — 1–3 см. Эфемерные корни не ветвились и не имели признаков вторичного строения, как типичные поглощающие корни. По полному комплексу количественных признаков внутреннего строения эфемерные корни значимо отличались от неэфемерных.

По совокупности количественных признаков живые неэфемерные корни последнего порядка в вегетативном и генеративном возрастном состоянии у *H. sosnowskyi* и *H. sibiricum* имели одинаковое строение. У генеративных особей обоих видов была выражена сезонная изменчивость толщины корней: максимальная толщина корней

наблюдалась в середине вегетационного сезона, а в конце снижалась более, чем в два раза. Эфемерные корни встречались у особей всех возрастных состояний и во все сезоны, за исключением генеративных особей *H. sosnowskyi* собранных в сентябре. У местного вида активное формирование эфемерных корней мы наблюдали в июне и в сентябре, при этом статистические различия с инвазивным видом не были выражены (таблица). У обоих видов нами зафиксирована высокая онтогенетическая изменчивость поглощающих корней, которая выражалась в накоплении в них с возрастом тканей с признаками деградации. Корни с круглыми на срезе стелой и корой и тургором клеток всех тканей — живые, или функциональные (Bagniewska-Zadworna et al., 2014). Деградация корней идентифицировалась по изменениям в коре и в центральном цилиндре. При этом, клеточные стенки становились извилистыми; клетки приобретали звездчатые очертания, аномально увеличивались или радиально сжимались. У обоих видов в генеративном возрастном состоянии соотношение функциональных и деградированных корней сходно и зависит от сезона. В начале и середине вегетационного сезона на долю функциональных корней в среднем приходится около 50%. В конце вегетационного сезона преобладают деградированные корни: на их долю приходится от 90% у *H. sibiricum* до 100% у *H. sosnowskyi*.

Таблица. Сезонная изменчивость признаков корневых систем у вегетативных и генеративных особей *Heracleum sibiricum* и *H. sosnowskyi*

Возрастное состояние	Вид	Июнь	Июль	Сентябрь
	Доля особей с эфемерными корнями, %			
Вегетативное	*H. sib*	54	17	67
	H. sos	67	88	33
	p-уровень	0.7249	0.0052	0.4142
Генеративное	*H. sib*	83	33	50
	H. sos	50	83	0
	p-уровень	0.2207	0.0062	0.2568
	Встречаемость деградированных корней, % у особей			
Вегетативное	*H. sib*	76	53	93
	H. sos	42	78	100
	p-уровень	0.0000	0.9609	0.0648
Генеративное	*H. sib*	47	55	90
	H. sos	49	56	93
	p-уровень	0.6323	0.6625	0.6687

Значимые различия между видами выражены лишь у вегетативных особей собранных в июне: у местного вида живых корней на 34% больше, чем у инвазивного вида.

Полученные данные могут свидетельствовать о том, что у инвазивного и местного вида разные стратегии поглощения ресурсов в разные вегетационные периоды. Так, для *H. sosnowskyi, возможно,* характерна стратегия максимизации использования ресурсов в начале и в середине вегетационного сезона, что типично для малолетних растений с высокой относительной скоростью роста (Раменский, 1935). Высокая активность формирования эфемерных корней — свидетельство общей высокой интенсивности физиологических процессов, декларируемой для инвазивных растений (van Kleunen et al., 2010).

Выражаем благодарность за идею работы д.б.н., профессору Д.В. Веселкину. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 15–04–07770).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Веселкин Д.В., Иванова Л.А., Иванов Л.А., и др. Способность к быстрому использованию ресурсов как основа инвазивного синдрома *Heracleum sosnowskyi* // Доклады Академии Наук. 2017. Т. 473. № 1. С. 1–4.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.

Петрова С.Е. Особенности структурной адаптации *Chamaesciadium acaule (Apiaceae)* к условиям высокогорья // Бот. журн. 2012. Т. 97. № 7. С. 884–901.

Раменский Л. Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Сов. бот. 1935. № 4. С. 25–42.

Bagniewska-Zadworna A., Arasimowicz-Jelonek M., Smoliński D.J., et al. New insights into pioneer root xylem development: evidence obtained from *Populus trichocarpa* plants grown under field conditions // Annals of Botany. 2014. V. 113. № 7. P. 1325–1247.

Kleunen van M., Weber E., Fischer M. A metaanalysis of trait differences between invasive and noninvasive plant species // Ecol. Lett. 2010. V. 13. № 2. P. 235–245.

Качественная оценка морфологии сперматозоидов рыжей полевки *Myodes glareolus* Schreber в условиях промышленного загрязнения

Г.Ю. Смирнов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: морфология, промышленное загрязнение, рыжая полевка, сперматозоиды.

Исследование параметров воспроизводства популяций животных в условиях промышленного загрязнения — одно из актуальных направлений экотоксикологии. К дискуссионным вопросам относят устойчивость репродуктивных признаков самцов мелких млекопитающих под действием различных загрязнителей. В отличие от лабораторных животных (Corpas, 2002) у диких грызунов (например, рыжей полевки) обнаруживают устойчивость морфологических признаков семенников к химическому воздействию (Мухачева, Давыдова, 2006; Damek-Poprawa, Sawicka-Kapusta, 2004). Однако комплексная оценка фертильности самцов предполагает также изучение качества спермы, в том числе, морфологии сперматозоидов.

Качественная оценка морфологии сперматозоидов — наличия и спектра патологических изменений — обязательный элемент в диагностике мужской фертильности (ВОЗ, 2012). Основные ее принципы и методы широко используются в различных областях: генетике (Осадчук, Осадчук, 2010), экологии (Мамина, 2012; Мальцев и др., 2016; Kruczek, Styrna 2009; Kruczek, 2013;), токсикологии (Rafique et al., 2009). В экотоксикологии известны работы Miska-Schramm и соавторов (2014, 2017) — при затравке рыжей полевки медью и алюминием авторы обнаружили изменения параметров спермы и интерпретировали их как токсические эффекты.

Цель работы — оценить морфологические признаки сперматозоидов рыжей полевки, обитающей в условиях промышленного (химического) загрязнения с учетом возраста животных, массы семенника и года отлова.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве объекта исследования выбрана рыжая полевка (*Myodes glareolus* Schreber, 1780), широко распространенная в лесных экосистемах Среднего Урала. Отловы половозрелых самцов проводили в

районе Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ) летом в 2014 и 2016 гг. на фоновых (20–30 км от завода) и загрязненных (1.5–5 км от завода) участках. По комплексу морфологических признаков животных разделили на 2 возрастные группы: сеголетки (С) и перезимовавшие особи (ПЗ). В анализ включали самцов с массой семенника не менее 250 мг, семенных пузырьков не менее 125 мг, рассчитывали среднее значение массы обоих семенников. Исследовали 40 самцов с фоновых (9 сеголеток, 31 перезимовавших особей) и 12 самцов с загрязненных участков (7 и 5 особей, соответственно).

Для исследования морфологии сперматозоидов готовили мазковые препараты из содержимого хвостовой части эпидидимиса. После высушивания и фиксации в 96% этиловом спирте мазки окрашивали азур-эозином по Романовскому-Гимзе. Клетки фотографировали с помощью микроскопа Leica DM1000 LED и цифровой камеры Leica DFC 295 (Leica Microsystems, Германия) при увеличении ×400. Для качественной оценки выделяли 2 «класса» сперматозоидов: нормальные (без деформаций структурных элементов клеток) и с патологиями хвоста (различные виды петель и шпилек). У каждого животного исследовали 200 клеток, определяли долю нормальных клеток и клеток с петлеобразным хвостом. Влияние факторов риска для развития патологий — возраста, массы семенника, года отлова и уровня загрязнения (при учете остальных) на морфологические признаки сперматозоидов оценивали с помощью логит-регрессии для дихотомизированных признаков (нормальные / с патологией хвоста). Отношения шансов и их доверительные интервалы (95% ДИ) приведены после обратного преобразования (1/exp). Статистический анализ проводили с помощью пакета программ Statistica 8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Петлеобразный (шпилькообразный) хвост — легко диагностируемый и однозначно интерпретируемый морфологический признак, свидетельствующий о снижении подвижности сперматозоида, и, как следствие, его конкурентоспособности при оплодотворении яйцеклетки. На долю сперматозоидов рыжей полевки с патологией хвоста влияют все рассмотренные факторы, за исключением массы семенника (таблица, рис. 1, 2). Но, несмотря на выявленную значимость эффектов, вероятность обнаружить патологии сперматозоида в связи с тем или иным фактором невысока: так, доля сперматозоидов с петлеобразным хвостом в 2016 г. ниже, чем в 2014 г. в 1.3 раза; у перезимовавших особей ниже, чем у сеголеток в 1.1 раза; на загрязненных участках ниже, чем на фоновых в 1.3 раза. Медиана исследуемого признака для всей выборки составляет 0.18 (min–max: 0.05–0.40).

Таблица. Оценка эффектов влияния возраста, массы семенника, года отлова и уровня загрязнения на долю сперматозоидов рыжей полевки с петлеобразным хвостом, результаты логит-регрессии

Фактор	*b*	SE	$X^2(1)$ Вальда	*p*≤	Отношения шансов [95% ДИ]
b_0	–1.21	0.140	74.30	0.001	
Год отлова (2016)	–0.25	0.056	20.16	0.001	1.28^{-1} [1.43 – 1.15]$^{-1}$
Уровень загрязнения	–0.21	0.066	9.64	0.002	1.25^{-1} [1.34 – 1.08]$^{-1}$
Возраст (ПЗ)	–0.14	0.071	3.87	0.049	1.1^{-1} [1.32 – 1.01]$^{-1}$
Масса семенника	≈0	4E-4	≈0	0.959	

Примечание: b_0 — референтная группа: сеголетки, 2014 г. фоновые участки, b — коэффициент регрессии, SE — стандартная ошибка, p — уровень значимости, ДИ — доверительные интервалы.

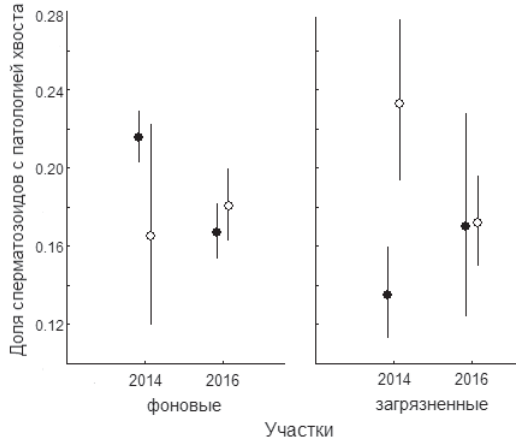


Рисунок 1. Доля сперматозоидов (среднее, доверительные интервалы) с петлеобразным хвостом у рыжей полевки, отловленной в 2014, 2016 гг. в окрестностях СУМЗ. Белые точки — сеголетки, черные — перезимовавшие особи.

Наши результаты сложно сопоставить с литературными данными. Несмотря на широкое использование морфологических признаков сперматозоидов животных, до сих пор нет унифицированной классификации встречающихся патологий — разные авторы исследуют «свой» набор признаков. Кроме того, единообразию морфологического анализа препятствует видоспецифичность морфологии сперматозоидов.

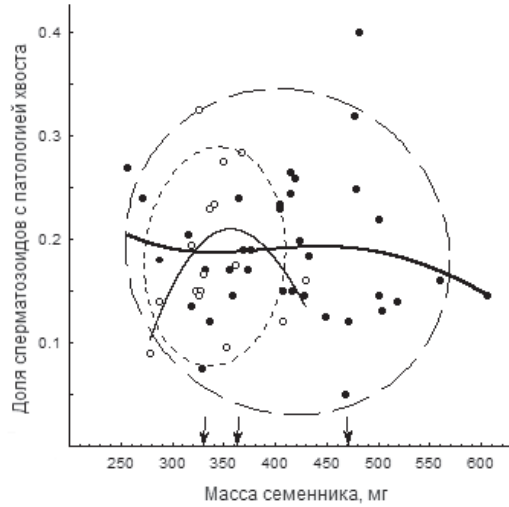


Рисунок 2. Доля сперматозоидов с петлеобразным хвостом у рыжей полевки с разной массой семенника: белые точки — сеголетки, черные — перезимовавшие особи. Штриховые линии — доверительные эллипсоиды (90%) для значений; линии — Lowess аппроксимация, стрелки — медианы (С, ПЗ во второй половине лета, ПЗ в первой половине лета).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В эпидидимальной сперме рыжей полевки всегда присутствует доля сперматозоидов, имеющих петлеобразный хвост, а ее изменчивость связана с различными факторами. Однако в условиях высокого уровня промышленного загрязнения вероятность обнаружить полевок с патологией сперматозоидов ниже, чем на фоновых участках. Полученные значения доли патологических сперматозоидов могут быть использованы в качестве реперных для дальнейших исследований.

Автор выражает благодарность сотрудникам ИЭРиЖ УрО РАН: к.б.н. Ю.А. Давыдовой, к.б.н. И.А. Кшнясеву за обсуждение работы, к.б.н. С.В. Мухачевой — за предоставленные материалы сборов мелких млекопитающих.

Работа выполнена при финансовой поддержке Комплексной программы УрО РАН (проект № 15–3–4–28).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Мальцев А.Н., Амбарян А.В., Котенкова Е.В. Оценка фертильности экологически различающихся форм домовых мышей и их гибридов надвидового

комплекса *Mus musculus sensu lato* (Rodentia: Muridae) // Поволжский экологический журнал. 2016. № 3. С. 280–291.

Мамина В.П. Морфофункциональный анализ семенников и сперматозоидов в оценке репродуктивного успеха самцов рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Известия РАН. Серия биологическая. 2012. № 5. С. 554–562.

Мухачева С.В., Давыдова Ю.А. Состояние семенников рыжеи полевки в условиях химического загрязнения среды обитания // Успехи современного естествознания. 2006. № 2. С. 65–66.

Осадчук Л.В., Осадчук А.В. Генетическая изменчивость продукции и морфологии сперматозоидов у лабораторных мышей // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 2010. Т. 149. № 6. С. 678–681.

Руководство ВОЗ по исследованию и обработке эякулята человека // перевод с англ. под ред. Л.Ф. Курило. 5-е изд. М.: Капитал принт, 2012. 292 с.

Corpas I., Castillo M., Marquina D., Benito M.J. Lead intoxication in gestational and lactation periods alters the development of male reproductive organs // Ecotoxicology and Environmental Safety. 2002. V. 53. P. 259–266.

Damek-Poprawa M., Sawicka-Kapusta K. Histopathological changes in the liver, kidneys, and testes of bank voles environmentally exposed to heavy metal emissions from the steelworks and zinc smelter in Poland // Environmental research. 2004. V. 96. № 1. P. 72–78.

Kruczek M., Styrna J. Semen quantity and quality correlate with bank vole males social status // Behavioural processes. 2009. V. 82. № 3. P. 279–285.

Kruczek M., Styrna J., Kapusta J. Reproductive capacity of male bank voles (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) — age-dependent changes in functional activity of epididymal sperm // Belgian Journal of Zoology. 2013. V. 143. № 2. P. 131–141.

Miska-Schramm A., Kruczek M., Kapusta J. Effect of copper exposure on reproductive ability in the bank vole (*Myodes glareolus*) // Ecotoxicology. 2014. V. 23. № 8. P. 1546–1554.

Miska-Schramm A., Kapusta J., Kruczek M. The effect of aluminum exposure on reproductive ability in the bank vole (*Myodes glareolus*) // Biological trace element research. 2017. V. 177. № 1. P. 97–106.

Rafique M., Khan N., Perveen K., Naqvi A. The effects of lead and zinc on the quality of semen of albino rats // Journal of the College of Physicians and Surgeons Pakistan. 2009. V. 19. № 8. P. 510–513.

Влияние климатических и антропогенных факторов на динамику биоразнообразия рукокрылых на зимовках в штольнях пос. Слюдорудник (Челябинская область)

К.В. Снитько

Челябинский государственный университет, г. Челябинск

Ключевые слова: зимовки, разнообразие сообществ, рукокрылые, факторы среды.

Материалом работы послужили данные учетов летучих мышей на зимовках 2007–2017 гг. в штольнях пос. Слюдорудник (Челябинская обл.). Цель работы — оценить влияние экологических факторов на разнообразие сообществ зимующих рукокрылых. В задачи исследования входило: 1) выявление видового состава, численности летучих мышей, разнообразия их сообществ; 2) определение и оценка факторов среды, наиболее значимо влияющих на разнообразие.

В ходе исследований было учтено 709 особей 6 видов: северный кожанок *Eptesicus nilssonii* (176 экз.), бурый ушан *Plecotus auritus* (120 экз.), водяная ночница *Myotis daubentonii* (108 экз.), ночница Брандта *M. brandtii* (256 экз.), ночница прудовая *M. dasycneme* (26 экз.), ночница усатая *M. mystacinus* (3 экз.) и *Myotis* sp. (20 экз.). Ночница Наттерера *M. nattererii*, известная по отловам в штольнях пос. Слюдорудник в период активности (Снитько, 2009), на зимовке не обнаружена. Численность зимующих летучих мышей, по наблюдениям, ежегодно менялась (от 99 до 138 экз.). Для установления межгодовых различий в видовой структуре использовали график рангового распределения видов по обилию: наибольшее доминирование было у *M. brandtii* (обилие 0.66) на зимовке 2010/11 г. Разнообразие зимующих сообществ характеризовали с помощью индексов Шеннона (1.374±0.080) и Пиелу (0.286±0.015), их многолетнюю изменчивость — величиной стандартного отклонения (0.213 и 0.040, соответственно).

Для оценки влияние факторов среды на сообщества рукокрылых, выдвинули гипотезу для проверки статистическими методами: разнообразие летучих мышей зависит от условий зимовок (температурно-влажностного режима). Поскольку условия зимовок определяют внешние климатические факторы, исследовали корреляционную

связь показателей структуры сообществ и характеристик климата. Рассматривали связь со среднемесячными температурами января (самый холодный месяц), июля (самый теплый месяц), сентября (периода ухода рукокрылых на зимовку); с продолжительностью климатического лета (количество дней со среднесуточной температурой выше 15ºС); с количеством летних осадков (влияющих на обводненность штольни); а также с антропогенным фактором (рекреационная нагрузка). Достоверная корреляция величин индексов разнообразия обнаружена только с температурой января и антропогенным фактором.

Влияние значимых факторов среды на разнообразие рукокрылых оценивали линейным двухфакторным регрессионным анализом. Установлено, что наибольшее влияние на разнообразие рукокрылых оказывает температура января: чем ниже температура, тем ниже индекс разнообразия. Зависимость разнообразия от антропогенного фактора оказалась недостоверной в двухфакторной регрессионной модели.

Таким образом, установлено, что изменение структуры сообществ и разнообразия рукокрылых в период зимовок обусловлено климатическим фактором — средней температурой самого холодного месяца года и происходит за счет перемещения части популяции внутри штолен в недоступные для учетов ходы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Снитько В.П. Находки рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) на зимовках и в период активности в окрестностях пос. Слюдорудник (Челябинская область) // Экология в высшей школе: синтез науки и образования. Мат-лы Всерос. науч.-практ. конф. Челябинск, 2009. С. 109–115.

Пауки Удмуртской Республики: разнообразие и зоогеография

А.Н. Созонтов

Удмуртский государственный университет, г. Ижевск

Ключевые слова: пауки, фауна, разнообразие, зоогеография.

Первые упоминания о пауках Удмуртской Республики (далее УР) встречаются в работах Л.К. Круликовского, вышедших более столетия назад (Созонтов, 2013). Последующие сведения появились только в конце 70-х годов XX века: в трех районах УР Т.Л. Зубко обнаружила 70 видов пауков (Зубко, Рощиненко, 1981). Но опубликованные данные фрагментарны, а научная коллекция не сохранились (Созонтов, 2013). Таким образом, комплексных исследований фауны и экологии пауков данного региона ранее не проводилось. Цель работы — изучение фауны пауков Удмуртской Республики. Для достижения цели мы поставили следующие задачи: 1) оценить видовое разнообразие аранеофауны УР и проанализировать её таксономическую структуру; 2) проанализировать зоогеографическую структуру аранеофауны УР.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа в обозначенном направлении ведется автором с 2007 г. Для сбора материала применяли традиционные методы: почвенные ловушки Барбера, кошение энтомологическим сачком и ручной сбор. К настоящему времени в коллекции представлены материалы из 56 точек республики, а общее число собранных экземпляров превышает 26 000.

Подсчет ожидаемого видового богатства региона проводился на основе сравнительного анализа состава фаун сопредельных регионов и крупных обобщающих работ по распространению пауков с учетом зонально-ландшафтной приуроченности каждого из видов. На этой основе эмпирически был составлен список видов, которые потенциально могут обитать на территории Удмуртии. Так же использовали методику косвенной оценки регионального видового богатства пауков, предложенную Ю.М. Марусиком (Марусик, 2007).

Зоогеографический анализ провели в соответствии с традиционной в современной ареологии животных классификацией ареалов (Городков, 1984) на основании данных об общем распространении пауков,

полученных из более чем 70 литературных источников, в первую очередь крупных обобщающих работ (Краснобаев, 2004; Esyunin, Efimik, 1996; Mikhailov, 2013; Nentwig etal., 2016). Для сравнения зоогеографического состава фаун пауков и других наземных беспозвоночных обсуждаемого региона были использованы литературные источники по таким группам как высшие булавоусые чешуекрылые (Rhopalocera) (Адаховский, 2001; Адаховский, 2010), жесткокрылые (Coleoptera) (Дедюхин, 2004), стрекозы (Odonata) (Адаховский, 2014) и прямокрылые (Orthoptera) (Адаховский, 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

К настоящему моменту на территории УР выявлено 380 видов пауков, относящихся к 27 семействам. Это, несмотря на небольшую площадь региона (42 000 км^2), составляет 28% видов от аранеофауны Русской равнины и 16% — от аранеофауны России. Более 78% видового разнообразия фауны, а именно 300 видов приводятся впервые для УР, 14 — впервые для фауны востока Русской равнины, а 1 — впервые для России.

Согласно нашим расчетам ожидаемое разнообразие фауны пауков региона составит порядка 510–520 видов пауков. По методике, предложенной Ю.М. Марусиком, потенциальное видовое богатство фауны оценивается в 400–620 видов (в среднем 522). Это очень близко к нашей оценке. Таким образом, обнаруженные 380 видов составляют порядка трех четвертей от этого числа. Такая степень изученности позволяет корректно проводить таксономический, и зоогеографический анализ региональной фауны.

На уровне семейств наибольшим видовым богатством в фауне характеризуется семейство Linyphiidae, на которое приходится почти 1/3 видов (119 видов, 31%). Ранее уже было показано, что это свойственно для фаун бореального и, в несколько меньшей степени, суббореального поясов северного полушария (Еськов, 1981; Marusik, Koponen, 2002). Достаточно богато представлены семейства Lycosidae (39 видов; 10%), Salticidae, Theridiidae, Gnaphosidae и Araneidae (по 30 видов каждое; 8%). Таким образом, на долю этих 6 семейств приходится 73% видов фауны УР, на долю остальных 21 семейства — лишь 27% (102 вида).

По таксономической структуре аранеофауна УР может быть классифицирована как политаксонная линифиидная. Имея некоторые «южные» черты, она более сходна с фаунами Среднего Поволжья и Республики Башкортостан, в меньшей степени — Пермского края. Характерным отличием аранеофауны УР от аранеофаун сопредель-

ных регионов можно назвать меньшую долю гнафозид — 8%, (в близлежащих регионах от 10 до 13%). Это, вероятно, объясняется отсутствием в Удмуртии большого количества и разнообразия открытых хорошо прогреваемых стаций — степных и скалистых, к которым тяготеют многие виды пауков-гнафозид.

Ведущее место в местной аранеофауне занимают виды палеарктического (30%) и западно-центральнопалеарктического (28%) комплексов. В меньшей степени представлены голарктический и западнопалеарктический комплексы — 19 и 17% соответственно. В пределах каждого их зоогеографических комплексов наибольшие доли составляют сильно вытянутые с запада на восток группы ареалов: трансевразиатская, циркумголарктическая, евро-центральносибирская и т.д. Для фаун наземных членистоногих равнинных районов Евразии такая зоогеографическая структура в целом типична. Однако уникальной чертой аранеофауны УР является высокая доля голарктов — 1/5 всей фауны.

Зоогеографический состав 6 семейств с наибольшим в регионе видовым разнообразием (Araneidae, Gnaphosidae, Linyphiidae, Lycosidae, Salticidae и Theridiidae) проанализирован детально (рис.). По широте ареалов, относящихся к ним видов, пауков УР можно разделить на три группы: 1) семейства с преобладанием наиболее узко распространенных видов — Lycosidae, Salticidae, Gnaphosidae; 2) с преобладанием наиболее широко распространенных видов — Theridiidae; 3) промежуточный вариант — Araneidae, Linyphiidae, где соотношение широко- и узкоареальных видов эквивалентно. Семейство Theridiidae, представленное наиболее широко распространёнными видами, содержит самую большую долю голарктов (40%) и космополитов (7%). Собственно говоря, треть всех космополитных пауков мировой фауны относятся к семейству Theridiidae (WSC, 2016). Столь обширное распространение видов этого семейства обусловливается наличием предпосылок к жизни в соседстве с человеком, выраженной экологической пластичностью, и даже эвритопностью. Предположительно, в случае других семейств так же имеется связь между распространением относящихся к ним видов и особенностями их биологии и экологии. Подробнее остановиться на этом вопросе планируется в ходе дальнейших исследований.

В сравнении с зоогеографической структурой других групп наземных беспозвоночных УР, уникальной чертой для пауков является высокая доля видов голарктического комплекса — 20%, тогда как среди прочих групп доля голарктов не превышает 10%. В целом же соотношение зоогеографических комплексов в фауне пауков ближе всего к таковому для стрекоз (Odonata) и наибо-

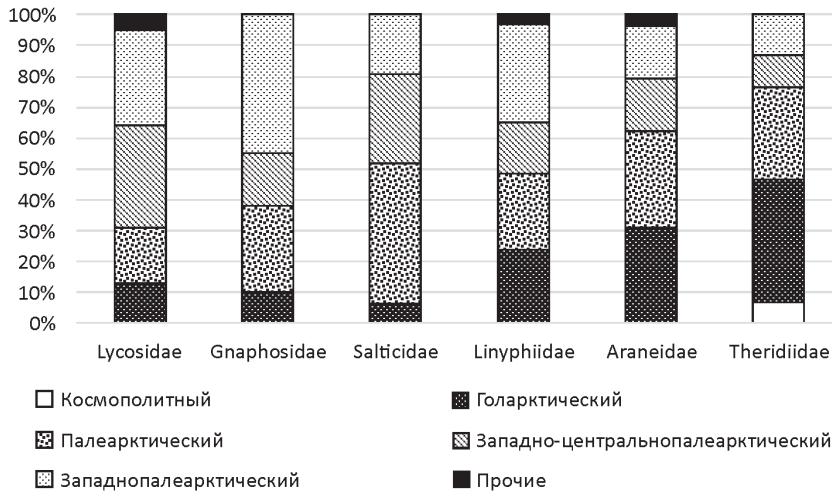


Рисунок. Долготная зоогеографическая структура ведущих семейств пауков Удмуртии

лее отлично от такового для высших булавоусых чешуекрылых (Rhopalocera), жесткокрылых в целом (Coleoptera) и жужелиц в особенности (Carabidae).

По протяженности в меридианальном направлении ареалы всех пауков УР могут быть сгруппированы в 4 широтные группы — температная, бореальная, суббореальная, полизональная. Основу фауны УР составляют виды пауков, имеющие температные ареалы, широко протяженные с севера на юг по всему умеренному надпоясу. Таковых — более половины всех видов. По зональной структуре аранеофауна УР больше сходна с аранеофауной Башкортостана. В обеих фаунах доля суббореальных видов составляет 35–37%, аранеофауны Пермского края и Кировской области содержат не более 25% таких видов. В сравнении с аранеофаунами сопредельных регионов, расположенных на аналогичных широтах, соотношение зональных элементов в структуре аранеофауны УР имеет выраженные южные черты. Это проявляется в резком преобладании в ней видов суббореального комплекса (33%) над числом бореальных элементов (7%).

На четырехкратном преобладании в составе фауны пауков УР доли суббореальных над долей бореальных стоит остановиться подробнее. Возможно, это объясняется тем, что в пределах бореального экотона в направлении с юга на север вычленение из фауны суббореальных

видов происходит быстрее, чем появление в ней бореальных. С другой стороны, в случае УР, расположенной в суббореальной подзоне, на востоке Русской равнины снижено влияние сибирского бореального комплекса пауков в силу «экранирующего эффекта» Уральских гор и заболоченной Западно-Сибирской равнины (Есюнин, 2005). Возможно, наблюдаемый феномен связан с тем, что суббореальные виды пауков в значительной части, а суббореально-степные — в подавляющем большинстве случав, обнаружены в долинах рек Камы и Вятки. Столь крупные водные артерии имеют огромное влияние, под их влиянием формируется рельеф, имеющий выраженный характер, создается множество разнообразных местообитаний, в т.ч. склоновые. А склоны южной экспозиции имеют повышенную инсоляцию. Большие объемы воды смягчают локальный мезоклимат, а меридиональная ориентация рек, выступая в качестве своеобразного коридора, благоприятствует проникновению южных элементов на Север.

Другие группы наземных членистоногих Удмуртии также представлены в большей степени температными видами. Однако доля видов суббореального комплекса в фауне пауков на 10–25% выше, чем в фаунах прочих групп. По зональной структуре региональной фауны самое большее сходство наблюдается с фауной стрекоз (Odonata), самое меньшее — с фауной божьих коровок (Coccinellidae).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В фауне пауков Удмуртской Республики выявлено 380 видов, относящихся к 27 семействам. Это, согласно нашим расчетам, составляет 75% от ожидаемого количества. К семейству Linyphiidae относится почти 1/3 всех видов (119 видов). Достаточно богато представлены семейства Lycosidae (39 видов; 10%), Salticidae, Theridiidae, Gnaphosidae и Araneidae (по 30 видов; 8%). На эти 6 семейств приходится почти 80% видового богатства пауков региона.

Фауна пауков УР слагается преимущественно видами с широкими ареалами из палеарктического (30%) и западно-центрально-палеарктического (28%) комплексов. Преобладают вытянутые в направлении с запада на восток ареалы, не выходящие за пределы температного надпояса. Наиболее богатые видами семейства можно разделить на 3 группы по протяженности ареалов составляющих их видов. К первой группе относятся Gnaphosidae и Lycosidae, большинство представителей которых имеют сравнительно небольшие ареалы, ко второй — Theridiidae, ареалы которых максимально обширны. Третью группу, занимающую промежуточное положение, составляют семейства Araneidae и Linyphiidae.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Адаховский Д.А. Итоги и перспективы эколого-фаунистических исследований булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhopalocera) Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. Серия Экология. 2001. № 7. С. 125–131.

Адаховский Д.А. Материалы по фауне, распространению и экологии прямокрылых насекомых (Orthoptera) Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. Биология 2006. № 10. С. 119–128.

Адаховский Д.А. Ареалографическая структура и зонально-региональные особенности фауны булавоусых чешуекрылых (Lepidoptera, Rhophalocera) Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2010. № 2. С. 16–25.

Адаховский Д.А. Стрекозы Удмуртии // Экология популяций и сообществ на региональном уровне исследований: Сборник статей. Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет», 2014. С. 35–47.

Городков К.Б. Типы ареалов насекомых тундры лесных зон Европейской части СССР // Ареалы насекомых Европейской части СССР. Карты 179–221. Ленинград: «Наука», 1984. С. 3–20.

Дедюхин С.В. Эколого-фаунистический анализ жесткокрылых (Coleoptera) Удмуртии: разнообразие, распространени, распределение. Автореф. диссер. ... к.б.н. Ижевск, 2004. 20 с.

Еськов К.Ю. Анализ пространственного распределения пауков в приенисейской тайге // Зоолог. журнал. 1981. Т. LX. № 3. С. 353–362.

Есюнин С.Л. Структура фауны и хорология пауков (Aranei) Урала и Приуралья. Автореф. диссер. ... д.б.н. М., 2005. 43 с.

Зубко Т.Л., Рощиненко В.И. К фауне пауков некоторых районов Удмуртской АССР // Фауна и экология животных Удмуртской АССР и прилежащих регионов. Ижевск: Удмуртский университет, 1981. С. 48–57.

Краснобаев Ю.П. Каталог пауков (Aranei) Среднего Поволжья. Самара: Жигулевский государственный природный заповедник им. И.И. Спрыгина, 2004.

Марусик Ю.М. Пауки (Arachnida: Aranei) Азиатской части России: таксономия, фауна, зооегография. Автореф. диссер. ... д.б.н. СПб., 2007. 36 с.

Созонтов А.Н. Пауки (Arachnida: Aranei) Удмуртской республики: история и перспективы изучения // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2013. № 3. С. 51–57.

EsyuninS.L., EfimikV.E. Catalogueofthespiders (Arachnida, Aranei) oftheUrals. Moscow: KMK Scientific Press Ltd, 1996. 229 p.

Marusik Y.M., Koponen S. Diversity of spiders in boreal and arctic zones // Journal of Arachnology. 2002. Vol. 30. P. 205–210.

Mikhailov K.G. The spiders (Arachnida: Aranei) of Russia and adjacent countries: a non-annotated checklist // Arthropoda Selecta. 2013. Suppl. 3. P. 1–262.

Nentwig W., Blick T., Gloor D., et al. Araneae — Spiders of Europe. Version 3.2016 [Электронный ресурс]. URL: http://www.araneae.unibe.ch (дата обращения: 05.03.2016).

World Spider Catalog (WSC). Version 18.0. 2017 [Электронный ресурс]. Natural History Museum Bern. URL: http://wsc.nmbe.ch (дата обращения: 06.05.2017)

Проявление нарушений жилкования крыльев боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) в зависимости от фазы градационного цикла и кормовой породы гусениц в природной популяции на Среднем Урале

И.А. Солонкин

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

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

Ключевые слова: устойчивость развития, нарушения жилкования, изменчивость крыла, Aporia crataegi.

В настоящее время остаётся не до конца изученной роль внутрипопуляционных механизмов, в частности, плотностно-зависимого стресса, в регуляции численности насекомых (Исаев и др., 2001). Известно, что стресс может приводить к дестабилизации развития особей в популяции (Graham et al., 1993). В связи с этим представляется важным оценить устойчивость развития особей в популяции на разных фазах градационного цикла. Кроме того, в контексте исследований закономерностей трофической специализации насекомых, представляет интерес оценка влияния кормовой породы личинок на устойчивость их онтогенеза (Padro et al., 2014). В качестве одной из мер устойчивости развития можно рассматривать частоту встречаемости аномалий развития (Rasmuson, 1960), в частности, нарушений жилкования крыльев насекомых.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В данной работе проанализирована частота встречаемости нарушений жилкования крыльев в природной популяции боярышницы *Aporia crataegi* (Lepidoptera: Pieridae) на юге Свердловской области. Вспышка численности в исследуемой популяции наблюдалась в 2008–2013 гг., а с 2014 года популяция вступила в фазу разреживания и стабилизации численности. Имаго отлавливали в течение всего периода лёта генерации в 2013 — 2016 гг. в окрестностях биостанции УрФУ (Сысертский р-н). Одновременно с этим, с целью изучения влияния кормовой породы на устойчивость развития, из той же популяции собирали гусениц V возраста и куколок с разных кор-

мовых пород боярышницы (рябины и черемухи) и выращивали их в индивидуальных садках вплоть до выхода имаго. Поиск нарушений жилкования осуществляли, просматривая сухие отпрепарированные крылья с вентральной стороны с помощью бинокулярного микроскопа МБС-10. К нарушениям жилкования крыльев боярышницы мы относили добавочные, отсутствующие в нормальном жилковании разветвления жилок, дополнительные жилки, лежащие в ячейках крыла, а также неполные жилки. Жилкование крыла было разделено нами на участки, границами между которыми стали узлы ветвления жилок. На каждом выделенном участке нарушения жилкования учитывались отдельно. В соответствии с местоположением нарушений на определённых участках жилок и их строением, были выделены отдельные варианты нарушений жилкования. В качестве учётной единицы, согласно Б.Л. Астаурову, рассматривалась сторона тела особи (1974).

Для анализа общей частоты встречаемости нарушений жилкования и частот встречаемости их отдельных вариантов использовали логлинейный анализ и критерий максимального правдоподобия χ^2 (G-тест), а также перестановочный тест Монте-Карло. В случае анализа частот встречаемости отдельных вариантов нарушений использовали поправку на множественность сравнений Бенджамина-Хохберга. Расчёты проводили в программах Statistica 8.0. и Past 3.15 (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Мы проанализировали частоту встречаемости нарушений в зависимости от года исследования, пола имаго и кормовой породы гусениц. Обнаружено, что по встречаемости нарушений значимо отличаются друг от друга самцы и самки ($G=27.4$; $df=1$; $p<0.001$), а также имаго разных лет исследования ($G=421.3$; $df=3$; $p<0.001$). Однако, между встречаемостью нарушений и фазой градационного цикла не наблюдается какой-либо однозначной связи: нарушения встречались часто как в год вспышки (2013 г.), так и в некоторые годы фазы разреживания и стабилизации численности (2015 и 2016 гг.). Самой низкой частота встречаемости нарушений жилкования была в первый год спада численности (2014 г.).

Показано, что имаго, выращенные на разных кормовых породах, значимо не различаются по общей частоте встречаемости нарушений ($G=1.1$; $df=1$; $p=0.3$). Однако, обнаружено, что встречаемость двух вариантов нарушений зависит от кормовой породы гусениц. Дополнительная жилка, возникающая в ячейке над анальной жилкой переднего крыла, значимо чаще встречается у самцов, выращенных

на черёмухе ($p<0.01$), а добавочное разветвление третьей анальной жилки заднего крыла, наоборот, значимо чаще встречается у самцов, выращенных на рябине ($p=0.01$). Таким образом, можно заключить, что кормовая порода не влияет на устойчивость онтогенеза боярышницы, но, по-видимому, может оказывать влияние на особенности морфогенеза отдельных жилок.

ВЫВОДЫ

1. Устойчивость морфогенеза жилок крыльев боярышницы не связана напрямую с фазой градационного цикла.

2. Устойчивость морфогенеза жилок крыльев боярышницы не зависит от кормовой породы гусениц, однако, кормовая порода, возможно, влияет на особенности морфогенеза отдельных жилок.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы УрО РАН «Живая природа» № 12 (проект № 15–12–4–25) и РФФИ (проект № 16–04–01831_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Астауров Б.Л. Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. 359 с.

Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В. и др. Популяционная динамика лесных насекомых. М.: Наука, 2001. 374 с.

Graham J. H., Freeman D. C., Emlen J. M. Developmental stability: a sensitive indicator of populations under stress //Environmental toxicology and risk assessment. — ASTM International, 1993. P. 136–158.

Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST version 2.17. Paleontological Statistics software package for education and data analysis. 2001. Palaeontologia Electronica 4 (1). 9 p.

Padró J., Carreira V., Corio C. et al. Host alkaloids differentially affect developmental stability and wing vein canalization in cactophilic *Drosophila buzzatii* //Journal of evolutionary biology. 2014. V. 27. № 12. P. 2781–2797.

Rasmuson M. Frequency of morphological deviants as a criterion of developmental stability //Hereditas. 1960. V. 46. № 3-4. P. 511–535.

Фауна герпетобионтных пауков дубрав долин рек Кама и Вятка на примере национального парка «Нечкинский» и заповедника «Нургуш»

А.В. Ускова[1], Л.Г. Целищева[2]

[1]*Удмуртский государственный университет, г. Ижевск*

[2]*Государственный природный заповедник «Нургуш», г. Киров*

Ключевые слова: дубравы, заповедник «Нургуш», Национальный парк «Нечкинский», пауки.

Изучение биологического разнообразия особо охраняемых природных территорий (ООПТ) имеет большое значение. При этом на сегодняшний день всё большую значимость приобретают исследования конкретных типов сообществ. Особый интерес представляют комплексы пауков дубрав вблизи северо-восточной границы распространения дуба в таких ООПТ востока Русской равнины, как заповедник «Нургуш» (долина Вятки на границе с южной тайгой) и Национальный парк «Нечкинский» (долина Камы в подзоне южной подтайги). Также данные исследования могут иметь значение для познания фауногенеза пауков дубрав Восточной Европы и оценить роль в этом процессе восточного потока неморальной биоты из плейстоценового рефугиума Южного Урала (Esjunin et al., 1993).

Для заповедника «Нургуш» имеются опубликованные данные по видовому составу, структуре населения и сезонной динамике пауков луговых сообществ (Есюнин, Целищева, 2011, 2015; Есюнин и др., 2013; Безденежных, 2015). Лесные же сообщества (в том числе дубравы) изучены недостаточно (Ускова и др., 2016). Изучением пауков Национального парка Нечкинский с 2007 по 2011 год занимался А.Н. Созонтов (Sozontov, Esynin, 2012), однако специального изучения пауков дубрав здесь до этого не проводилось.

Цель работы — изучение герпетобионтного комплекса пауков дубрав Вятско-Камского региона на примере эталонных ООПТ (заповедник «Нургуш» и Национальный парк «Нечкинский»). Задачи: 1) выявить и проанализировать видовой состав герпетобионтного комплекса пауков дубрав; 2) рассмотреть зональную и зоогеографическую структуру изученных сообществ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собирали в течение 2015–2016 гг. Для отлова пауков применяли почвенные ловушки, ручной сбор, включая разбор почвенной подстилки на пологе. Сборы пауков на территории НП «Нечкинский» (далее НПН) проведены А.В. Усковой, С.В. Дедюхиным, А.Н. Созонтовым с 22.05.2016 по 10.09.2016. Сбор материала на территории заповедника Нургуш (далее ЗН) проведен Л.Г. Целищевой, А.В. Усковой с 1.05.2015 по 10.10.2015. Всего было собрано 2 391 экземпляров пауков за 7 190 ловушко-суток. Для составления полных фаунистических списков использовали литературные данные (Ермолаев и др., 2014; Есюнин, Целищева, 2011; Ускова и др., 2016; Sozontov, Esyunin, 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в изученных пойменных дубравах Вятско-Камского междуречья зарегистрировано 143 вида пауков, из них по нашим сборам — 88 видов. Обращает на себя внимание высокий уровень видового богатства изученных дубравных комплексов. Так, в нагорных дубравах заповедника «Лес на Ворскле», расположенного на юго-западе Среднерусской возвышенности (Белгородская область), приводится лишь 176 видов пауков из всех экологических групп (Полчанинова, 2011).

По количеству видов в изученных дубравах из 19 зарегистрированных семейств преобладают семейства, богатые герпетобионтными формами: Linyphiidae (55 видов; 38.5% фауны), Lycosidae (19 видов; 13.3%), Gnaphosidae (17 видов; 11.9%). Семейства Theridiidae и Thomisidae содержат по 11 и 10 видов, соответственно, а остальные 14 семейств содержат не более 5 видов.

В дубравах ЗН и дубравах НПН отмечены представители из 17 семейств. Соотношение основных семейств на двух участках в целом сходно. Заметно большее число видов, зарегистрированных в ЗН, возможно, объясняется проведением здесь многолетних стационарных исследований.

На фоне преобладания широко распространённых видов транспалеарктического (50 видов; 35%) и голарктического (31 видов; 21%) комплексов обращает на себя внимание высокая доля в дубравах западнопалеарктов (23 видов; 19%). Кроме того, отмечено 2 амфипалеарктических вида, связанных с широколиственными лесами как в Западной Палеарктике, так и на Дальнем Востоке (рис. 1).

Показательно, что в дубравах ЗН доля западнопалеарктов закономерно выше, чем в дубравах НПН (22 и 13%, соответственно), что связано с более западным положением долины р. Вятки (по сравне-

нию с долиной Средней Камы) и является отражением прохождения в пределах Вятско-Камского региона зоогеографического рубежа для видов западного происхождения.

При анализе зонально-ландшафтной структуры дубравной аранеофауны выявлено преобладание температных форм (89 видов; 62%), при заметной доле видов неморального комплекса (19 видов; 13%) (рис. 2). Участие температных видов заметно больше в ЗН (72 вида; 68%), тогда как в НПН это комплекс включает лишь 51 вид (67% фауны). Доля неморальных форм для ЗН и НПН находится примерно

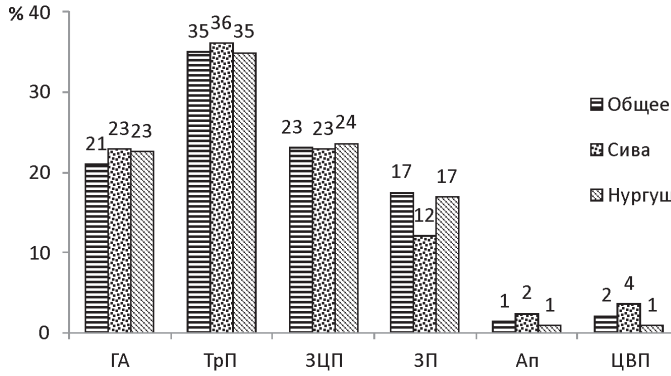


Рисунок 1. Зоогеграфическая структура пауков пойменных дубрав. Обозначения зоогеографических комплексов: ГА — голарктический, ТрП — транспалеарктический, ЗЦП — западно-центрально-палеарктический, ЗП — западно-палеарктический, Ап — амфипалеарктический, ЦВП — центрально-восточно-палеарктический.

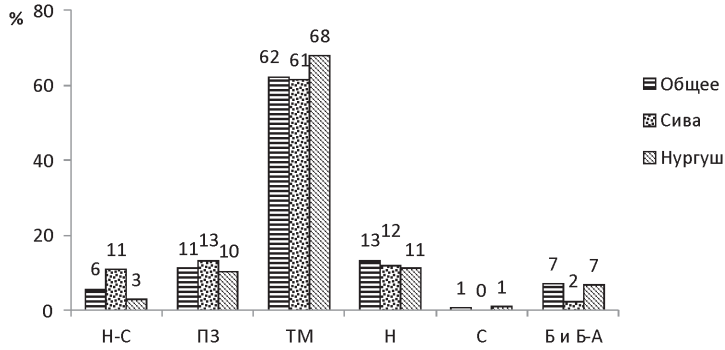


Рисунок 2. Зонально-ландшафтная структура пауков пойменных дубрав.

на одном уровне (12–11%), однако, неожиданным является тот факт, что из 19 видов неморалов общими для дубрав обоих ООПТ являются лишь 4 вида. Вероятно, это объясняется различием в зонально-ландшафтных условиях двух ООПТ (ЗН расположен от НПН более чем на 300 км к северо-западу). Интересно, что почти все неморальный виды, отмеченные в НПН, распространены на восток до Урала (*Hahnia pusilla*, *Haplodrassus sylvestris*, *Megalepthyphantes pseudocollinus*, *Xysticus luctator*) или даже Западной или Южной Сибири (*Zelotes petrensis*, *Pardosa paludicola*, *Palliduphantes alutacius, Panamomops mengei*) либо выступают как амфипалеаркты, с разрывом ареала от Урала или Западной Сибири до Дальнего Востока (*Linyphia hortensis*, *Ceratinella scabrosa*), лишь *Anyphaena accenntuata* распространен до Средней Камы (Sozontov, Esyunin, 2012). Это может служить косвенным доводом проникновения их в дубравы Средней Камы с восточным потоком неморальной биоты из плейстоценового южноуральского рефугиума, на примере пауков обоснованного С.Л. Есюниным (Esjunin et al., 1993).

Значительная часть видов с суббореальными ареалами нами были отнесены к неморально-степному комплексу (так как по ареалу встречаются как в широколиственных лесах, так и в степях). Причем доля его также заметно различается в фаунах двух ООПТ. В ЗН доля неморально-степных видов 3% (3 вида), а для НПН — 11% (9 видов). Несомненно, это объясняется более южным расположением НПН, широким распространением здесь остепненных лугов и в целом более ксерофильным режимом присутствующих здесь дубрав.

Обозначения: Н-С — неморально-степной, ПЗ — полизональный, ТМ — температный, Н — неморальный, С — суббореальный, Б и Б-А — бореальный и аркто-бореальный.

ВЫВОДЫ

1. Герпетобионтный комплекс пауков пойменных дубрав Вятско-Камского междуречья включает 143 вида из 10 семейств.

2. При анализе зоогеографической структуры выявлено преобладание широко распространенных транспалеарктических и голарктических видов, а так же высока доля западнопалеарктических видов.

3. Доля западнопалеарктов в заповеднике Нургуш заметно выше, чем в национальном парке «Нечкинский», что, вероятно, является отражением прохождения по территории Вятско-Камского междуречья зоогеографического рубежа для видов западного происхождения.

4. Выявлено преобладание температных видов. При этом видовое богатство неморалов на исследуемых территориях практически оди-

наково, но фауны дубрав этих ООПТ существенно отличаются по их видовому составу (4 из 18 общих видов).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безденежных В.А. Население герпетобионтных пауков лугов заповедника «Нургуш» // Фундаментальные и прикладные исследования в биологии и экологии: Мат-лы студенческой конф. Пермь, 2015. С. 35–38.

Ермолаев И.В., Созонтов А.Н., Ускова А.В. К фауне пауков дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) национального парка «Нечкинский» // VIII Чтения памяти О.А. Катаева. Мат-лы междунар. конференции, Санкт-Петербург, 18–20 ноября 2014 г. СПб.: СПбГЛТУ, 2014. С. 29.

Есюнин С.Л., Безденежных В.А., Целищева Л.Г. Население герпетобионтных пауков лугов заповедника «Нургуш» участка «Нургуш» // Труды государственного природного заповедника «Нургуш». Киров, 2013. Т. 2. С. 46–63.

Есюнин С.Л., Целищева Л.Г. К фауне пауков (Aranei) заповедника «Нургуш» // Труды государственного природного заповедника «Нургуш». Киров, 2011. Т. 1. С. 38–70.

Есюнин С.Л., Целищева Л.Г. Материалы к фауне пауков и сенокосцев участка «Тулашор» заповедника «Нургуш» // Труды государственного заповедника «Нургуш». Киров, 2015. Т. 3. С. 56–65.

Полчанинова Н. Ю. К изучению населения пауков (Araneae) нагорных дубрав Среднерусской возвышенности на примере заповедника «Лес на Ворскле» // Изв. Харьк. энтомол. о-ва. 2011. Т. XIX. Вып. 1. С. 67–76.

Ускова А.В., Созонтов А.Н., Целищева Л.Г. О населении герпетобионтных пауков дубрав заповедника «Нургуш» // Экология: факты, гипотезы, модели. Материалы конф. молодых ученых, 11–15 апреля 2016 г. ИЭРиЖ УрО РАН Екатеринбург: Гощицкий, 2016. С. 142–145.

Esjunin S.L., Golovatch S.I., Penev L.D. The Fauna and Zoogeography of Spiders Inhabiting oak Forests of the East European Plain (Arachnida: Araneae) // Berichte des naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins in Innsbruck. 1993. V. 80. P. 175–249.

Sozontov A.N., Esyunin S.L. On the spider fauna (Arachnida, Aranei) of the Udmurt Republic // Arthropoda Selecta. 2012. V. 21. № 1. P. 85–95.

Фитосимбиоз аэробных метилотрофных бактерий

Д.Н. Федоров

Институт биохимии и физиологии микроорганизмов РАН им. Г. К. Скрябина, г. Пущино

Ключевые слова: аэробные метилотрофы, фитосибиоз, фитогормоны, ферменты.

Аэробные метилобактерии — группа метилотрофных прокариот, использующих окисленные и замещенные производные метана в качестве источников углерода и энергии. Известно, что многие из них являются симбионтами растений, поскольку используют выделяемый растениями метанол и, с другой стороны, стимулируют рост и развитие растений за счет биосинтеза фитогормонов (ауксинов, цитокининов, гиббереллинов). Однако, несмотря на интенсивные исследования в области растительно-микробных взаимодействий, слабо изученными остаются детали механизмов ассоцииации аэробных метилотрофов с растениями. Так, например, до сих пор недостаточно сведений о генах, ферментах и метаболитах метилобактерий, определяющих «диалог» бактерий с растениями. В связи с этим, цель работы — исследование молекулярно-биохимических аспектов взаимодействия аэробных метилотрофов с растениями.

Ауксины — основные фитогормоны растений, среди них наиболее активным является индолил-3-уксусная кислота (ИУК). Растения и бактерии синтезируют ИУК посредством различных путей, как зависимых от триптофана, так и независимых. В геноме факультативного метилотрофа *Methylobacterium extorquens* AM1 нами обнаружен ген, предположительно кодирующий индолил-2-пируват-(ИПвК)-декарбоксилазу, ключевой фермент биосинтеза ИУК. Путем клонирования гена и последующих очистки и характеристики рекомбинантного белка установлено, что фермент действительно является ИПвК-декарбоксилазой. В геноме *Methylobacterium nodulans* гена ИПвК-декарбоксилазы не обнаружено, однако, был найден ген, кодирующий предположительную триптофандекарбоксилазу. Характеристика рекомбинантного белка показала, что фермент *M. nodulans* является новым ферментом биосинтеза ауксинов, поскольку катализирует образование индолил-3-ацетальдегида из триптофана напрямую.

Другим механизмом взаимодействия метилобактерий с растениями является снижение уровня гормона этилена, образующе-

гося в растительных клетках в избыточных количествах в ответ на различные стрессы — засуху, засоленность почвы, загрязнение тяжелыми металлами. Бактерии, продуцирующие 1-аминоциклопропан-1-карбоксилатдезаминазу (АЦК-дезаминазу) способны снижать уровень «стрессового» этилена путем дезаминирования непосредственного предшественника его биосинтеза 1-аминоциклопропан-1-карбоксилата. В свою очередь наличие АЦК-дезаминазы позволяет метилобактериям-фитосимбионтам использовать помимо метанола, выделяемого растениями, 1-аминоциклопропан-1-карбоновую кислоту в качестве источника азота.

Methylobacterium radiotolerans JCM2831–розовоокрашенный факультативный метилотроф, обитающий в филлосфере. В результате анализа его генома *insilico* выявлено, что этот штамм обладает геном *acdS*, кодирующим АЦК-дезаминазу, а также предшествующим ему геном *acdR,* который кодирует регуляторный белок из *lrp*-семейства транскрипционных регуляторов. Ген *acdR M. radiotolerans* клонировали и получили препарат рекомбинантного белка AcdR. Установлено, что добавление рекомбинантного белка AcdR приводит к уменьшению электрофоретической подвижности специфического ПЦР-фрагмента в присутствии гетерологичной ДНК и АЦК. Показано, что АЦК служит низкомолекулярным эффектором белка-регулятора. Выявлено, что при низких концентрациях АЦК, связывание происходит с кооперативным эффектом, свидетельствующим о том, что AcdR является мультимерным белком.

Также для определения роли AcdR в регуляции АЦК-дезаминазы были получены делеционные мутанты *M. radiotolerans* по генам *acdS и acdR.* Центральные части этих генов были заменены на маркер устойчивости к тетрациклину. Показано, что мутанты *M. radiotolerans* по генам *acdS* и *acdR*, в отличие от исходного штамма JCM 2831, не обладают активностью АЦК-дезаминазы, тогда как у мутантов, комплементированных плазмидами, несущими соответствующие гены, активность восстановилась. В результате работы выявлено, что AcdR является активатором транскрипции гена АЦК-дезаминазы у *M. radiotolerans.*

Таким образом, в результате работы у *M. nodulans* обнаружен новый фермент биосинтеза основного ауксина — индолил-3-уксусной кислоты. Поскольку *M. nodulans* — единственный известный среди аэробных метилотрофов настоящий клубеньковый симбионт, он наиболее тесно взаимодействует с растениями, а наличие фермента эффективно превращающего триптофан в ауксины, вероятно, является одним из определяющих факторов стимулирующего влияния бактерий на растения. Впервые у аэробных метилотрофных

бактерий *M. radiotolerans* изучена транскрипционная регуляция гена АЦК-дезаминазы, снижающей уровень фитогормона этилена у растений. Известно, что АЦК является продуктом исключительно растительного происхождения, что вкупе с наличием у бактерий регуляторных белков, эффектором которых является АЦК, открывает новые возможности в исследовании взаимного влияния растений и бактерий.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 16–04–00381_а).

Описание гинандроморфа лимонницы *Gonepteryx rhamni* L. (Lepidoptera: Pieridae) и анализ признаков полового диморфизма

Ю.М. Чибиряк[1], Е.Ю. Захарова[2]

[1] *МАОУ лицей № 110 им. Л.К. Гришиной, г. Екатеринбург*

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

Ключевые слова: гинандроморф, окраска крыльев, половой диморфизм, Gonepteryx rhamni.

Несмотря на то, что гинандроморфизм (аномалия развития организма, выражающаяся в том, что в одном организме крупные участки тела имеют генотип и признаки разных полов.) — достаточно редкое явление в природе, оно встречается у членистоногих, рыб, птиц и млекопитающих (Werner, 2012). Билатеральный гинандроморфизм в одной и той же особи чешуекрылых насекомых наглядно иллюстрирует половой диморфизм по различным признакам: форме крыла, размерам крыла, крыловому рисунку, размеру и форме усиков, цвету чешуек тела, структурам брюшка (Allen et al, 2011).

Хорошо известно, что самцы и самки лимонницы *Gonepteryx rhamni* (Linnaeus, 1758) отличаются по окраске крыльев. Помимо окраски, видимой человеческим глазом, на снимках, выполненных в ультрафиолетовой области спектра, проявляется так называемый скрытый рисунок. Этот скрытый крыловой рисунок был изучен и подробно описан в работах Г.А. Мазохина-Поршнякова (1954) и Ю.П. Некрутенко (1968). Одним из проявлений полового диморфизма является различия в окраске крыльев, видимые только в ультрафиолетовом излучении.

Мы анализировали изменчивость размеров и окраски крыльев в видимой части спектра. Выборки лимонниц (100 ♂♂, 100 ♀♀) были сделаны в окр. д. Фомино Сысертского района Свердловской области (56°36′ с.ш., 61°3′ в. д.) в июле 2016 г. Гинадроморф *G. rhamni* был пойман на цветке бодяка *Cirsium* sp. 22.07.2016 Ю.М. Чибиряком. У всех имаго были отпрепарированы крылья, которые фотографировали с дорзальной стороны при постоянном освещении цифровой фотокамерой Canon.

На полученных фотографиях измеряли размеры (длину и ширину) переднего и заднего крыльев с помощью программы ImageJ.

Среди 100 измеренных самок была обнаружена самая мелкая особь, длина ее переднего крыла равна 21.5 мм и самая крупная — 31.0 мм. Разница между ними составила 9.5 мм. Самый мелкий и самый крупный самец отличались на 7.5 мм по длине переднего крыла. В среднем по длине переднего крыла самки 28.8±0.1 мм крупнее самцов 28.3± 0.1 мм ($t = -2.708$, $df = 200$, $p < 0.05$). По остальным метрическим признакам статистически значимых различий не выявлено. Измерения гинандроморфа. Левая (женская) сторона: длина переднего крыла 28.2 мм, ширина переднего крыла 16.4 мм, длина заднего крыла 21.1 мм, ширина заднего крыла 17.5 мм. Правая (мужская) сторона: длина переднего крыла 28.4 мм, ширина переднего крыла 17.2 мм, длина заднего крыла 22.6 мм, ширина заднего крыла 16.2 мм.

Согласно «Шкале цветов» А.С. Бондарцева (1954), окраска крыльев самцов соответствует желтому цвету, а окраска крыльев самок — соломенно-желтому. Для получения объективного количественного описания цветовые характеристики (параметры R, G, B) крыльев оценивали, используя программу Adobe ImageReady CS2. Программа не отображает цвета RGB в процентном соотношении. Вместо этого интенсивность каждого из трёх основных цветов находится в диапазоне от 0 до 255. Например, чистый красный цвет имеет значение R=255, G=0 и B=0, жёлтый цвет R=255, G=255 и B=0.

Результаты измерений цвета (параметры R, G, B) для изученных выборок самцов и самок приведены в таблице. Измерения гинандроморфа. Левая (женская) сторона: переднее крыло R = 153.0, G = 189.7, B = 145.0, заднее крыло R = 142.0, G = 184.3, B = 135.0. Правая (мужская) сторона: переднее крыло R = 165.3, G = 200.3, B = 66.0, заднее крыло R = 147.7, G = 189.3, B = 77.7. Именно по количеству компонента синего цвета в окраске крыла и отличаются самцы и самки. Это подтверждают результаты проверки с помощью t критерия Стьюдента (табл.).

Таблица. Значения t критерия Стьюдента для параметров цвета (R, G, B) окраски крыльев при сравнении самцов и самок лимонницы

Крыло	Параметр цвета	Среднее значение		t	df	p
		Самцы	Самки			
Переднее	R	143.7	140.4	2.2	202.0	0.08
	G	158.8	159.3	-0.9	202.0	0.39
	B	**51.0**	**129.8**	**-108.9**	**202.0**	**< 0.001**
Заднее	R	132.5	132.3	0.1	202.0	0.88
	G	150.3	151.5	-1.5	202.0	0.13
	B	**58.8**	**117.4**	**-89.2**	**202.0**	**< 0.001**

ВЫВОДЫ

Признаками полового диморфизма у лимонницы являются длина переднего крыла и окраска крыльев. Самки в среднем крупнее самцов на 0.5 мм. Оба пола имеют желтую окраску крыльев, но самцы имеют лимонно-желтый, а самки — соломенно-желтый цвет за счет разного соотношения параметров R, G, B. Наибольший вклад в различия по окраске вносит компонента B (синий цвет): у самок значения B в 2 раза превышают соответствующее значение у самцов.

Отловленный гинандроморф лимонницы является билатеральным. Его левая половина по размерам и окраске соответствует женскому, а правая — мужскому полу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бондарцев А.С. Шкала цветов (пособие для биологов при научных и научно-прикладных исследованиях) М., Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1954. 28 с.

Мазохин-Поршняков Г.А. Ультрафиолетовое излучение Солнца как фактор среды обитания насекомых // Журнал общей биологии. 1954. № 5. С. 362–367.

Некрутенко Ю.П. Филогения и географическое распространение рода *Gonepteryx* (Lepidoptera, Pieridae). Опыт историко-зоогеографического исследования. Киев: Наукова Думка, 1968. 147 с.

Allen C., Zwaan B., Brakefield P. Evolution of Sexual Dimorphism in the Lepidoptera // Annu. Rev. Entomol. 2011. 56. P. 445–64.

Werner E. A Developmental Network Theory of Gynandromorphs, Sexual Dimorphism and Species Formation. 2012. 22 p.

Аллозимный полиморфизм в популяциях подорожника большого *Plantago major* L. из зон радиоактивного и химического загрязнения

Н.С. Шималина[1], Е.И. Склярова[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: подорожник, Plantago major, ионизирующее излучение, тяжелые металлы, аллозимы.

ВВЕДЕНИЕ

Загрязнение окружающей среды приводит к изменению эколого-генетической структуры природных популяций, что позволяет им выполнять свои биогеоценотические функции в изменившихся условиях, и является одним из проявлений адаптационных процессов (Безель, 2006). Цель работы — оценка изменчивости аллозимных локусов в ценопопуляциях подорожника большого (*Plantago major* L.), длительное время произрастающих в градиенте радиоактивного или химического загрязнения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Подорожник большой — многолетнее травянистое поликарпическое растение из семейства Plantaginaceae Juss. Размножается преимущественно семенами (Онтогенетический..., 1997). Вид диплоидный, 2n=12 (Хромосомные..., 1969).

Семена подорожника собирали в головной части Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа) и в зоне воздействия Карабашского медеплавильного завода (КМЗ). ВУРС сформировался в результате взрыва емкости с радиоактивными отходами в сентябре 1957 г. на производственном объединении «Маяк». Реперные радионуклиды — Sr^{90} и Cs^{137}. На территории ВУРСа были выбраны три площадки на разном удалении от эпицентра аварии (7–17 км). Дозовые нагрузки в зоне ВУРСа превышают фоновые уровни в 178–1460 раз. Данные дозы облучения классифицируются для растительных объектов как малые (Garnier-Laplace et al., 2004).

Основные компоненты выбросов КМЗ — диоксид серы и полиметаллическая пыль. В градиенте химического загрязнения были вы-

браны четыре площадки на разном расстоянии от КМЗ(1–10 км). Уровни токсической нагрузки в зоне влияния КМЗ превышают фоновые значения в 5–42 раза. Фоновые площадки находились вне зон техногенного загрязнения.

На основе анализа литературных данных и ранее проведенных собственных исследований (Позолотина и др., 2008) были протестированы 13 ферментных систем: ADH (EC 1.1.1.1), FDH (EC 1.2.1.2), GOT (EC 2.6.1.1), PGI (EC 5.3.1.9), SKDH (EC 1.1.1.25), PGM (EC 5.4.2.2.), 6-PGD (EC 1.1.1.44), DIA (EC 1.6.4.3), IDH (EC 1.1.1.42), EST-c и EST-f (EC 3.1.1.1), SOD (EC 1.15.1.1), GDH (EC 1.4.1.2). Для аллозимного анализа использовали растения, выращенные в оранжерее из семян; всего исследовано 795 растений. Изоферментный анализ и гистохимическое окрашивание образцов выполняли по стандартным методикам (Peackok et al., 1965; Harris, Hopkinson, 1976). Для сравнения частот аллелей использовали критерий χ^2. Анализ статистических гипотез проведен в программах GenAlex 6.502 (Peakall, Smouse, 2006), Statistica 6.0 и BIOSYS-2 (Swofford et al., 1997).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Мономорфными во всех ценопопуляциях оказались шесть ферментных систем (FDH, PGI, SKDH, 6-PGD, DIA и GDH). Зоны активности систем PGM, SOD, IDH, EST-c и EST-f были полиморфными, но трудно интерпретируемыми, поэтому от их анализа пришлось отказаться. Полиморфными и хорошо различимыми оказались две ферментные системы: ADH (1 локус кодируется 2 аллелями) и GOT (Got-1 кодируется 3 аллелями, Got-2 — 5 аллелями).

Наибольшее разнообразие аллелей было отмечено в выборке Фон-2, в которой среднее число аллелей на локус составило 1.67, в остальных выборках — 1.33–1.44, причём наименьшие значения показателя было в зоне ВУРСа (табл. 1). Средний показатель для всех выборок был равен 1.41, что несколько выше результатов, полученных для американских и европейских популяций подорожника — 1.31 (Van Dijk et al., 1988), а также для популяций подорожника Среднего и Южного Урала — 1.29 (Позолотина и др., 2008). В полиморфном состоянии при 95%-ном критерии оценки у подорожника большого в фоновых популяциях находится 33% локусов, в выборках из зоны воздействия КМЗ — 22–33% локусов, из зоны ВУРСа — 11–22%. Во всех ценопопуляциях подорожника наблюдаемая гетерозиготность (Но) была ниже ожидаемой (Не), однако различия между показателями были незначимы. Средняя наблюдаемая гетерозиготность фоновых ценопопуляций составила 0.092 и была выше, чем в выборках из зоны химического и радиоактивного загрязнения — 0.046 и 0.032, соответственно.

Таблица 1. Основные показатели генетической изменчивости в ценопопуляциях подорожника большого из фоновой и техногенных зон

Зона	Популяция	P_{95},%	Na	Ne	Ho	He	F
Фон	Фон-1	33.33	1.333±0.167	1.282±0.146	0.115±0.06	0.151±0.076	0.248±0.042
	Фон-2	33.33	1.667±0.441	1.2±0.103	0.068±0.035	0.124±0.063	0.459±0.034
КМЗ	КМЗ-1	22.22	1.444±0.242	1.105±0.063	0.024±0.013	0.075±0.044	0.492±0.154
	КМЗ-2	33.33	1.444±0.242	1.214±0.114	0.061±0.034	0.127±0.065	0.537±0.047
	КМЗ-3	33.33	1.444±0.242	1.198±0.1	0.055±0.029	0.124±0.062	0.56±0.047
	КМЗ-4	33.33	1.333±0.167	1.209±0.123	0.044±0.035	0.119±0.066	0.688±0.112
ВУРС	ВУРС-1	22.22	1.333±0.167	1.171±0.107	0.027±0.018	0.101±0.061	0.688±0.056
	ВУРС-2	11.11	1.333±0.167	1.096±0.086	0.04±0.031	0.058±0.048	0.105±0.073
	ВУРС-3	22.22	1.333±0.167	1.157±0.103	0.03±0.019	0.094±0.059	0.677±0.014

Примечание: Na — среднее число аллелей на локус, Ne — эффективное число аллелей, Ho — средняя наблюдаемая, He — средняя ожидаемая гетерозиготность, F — индекс фиксации Райта.

По частотам аллелей соотношение Харди-Вайнберга не поддерживалось, за исключением выборки ВУРС-2, что также указывает на ограничения для свободного скрещивания и связано с высокой долей самоопыления у подорожника большого.

Коэффициент инбридинга по всем изученным локусам у каждой особи относительно ценопопуляции в целом (Fis) составлял у подорожника 52.6%, а инбридинг особи относительно вида (Fit) был равен 59% (табл. 2.). Коэффициент инбридинга в популяции относительно вида в целом (Fst) свидетельствует о том, что только 13.2% от выявленной генетической изменчивости распределяется между выборками, а 86.8% реализуется за счет внутрипопуляционной изменчивости.

Таблица 2. Значения коэффициентов F-статистик Райта для подорожника большого из всех изученных ценопопуляций

Локус	Fis	Fit	Fst
Got-1	0.51	0.632	0.249
Got-2	0.569	0.589	0.046
Adh	0.5	0.55	0.1
Среднее	0.526 ± 0.022	0.590 ± 0.024	0.132 ± 0.021

Анализ генетических расстояний по всем изученным ферментным системам (рисунок) свидетельствует о том, что определенной связи генетической структуры ценопопуляций с радиоактивным или химическим загрязнением среды обитания не наблюдается.

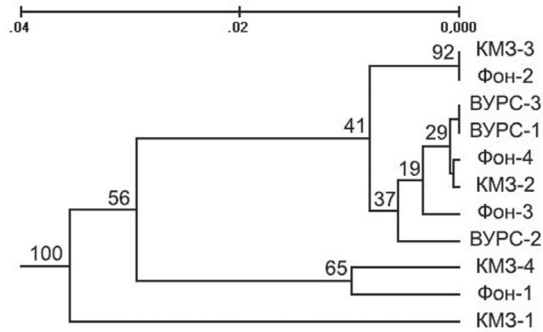


Рисунок. Дендрограмма генетических расстояний (Nei, 1978) между ценопопуляциями подорожника большого. В узлах — уровни бутстреп поддержки.

Индекс внутрипопуляционного разнообразия Животовского (μ) рассчитывали по формуле:

$$\mu = (\sum_{m=1}^{n} \sqrt{p_m})^2 ,$$

где p_m– частота m-го аллея (Животовский, 1991). По значениям индекса изученные локусы принято делить на три группы: мономорфные (μ=1), со средним уровнем изменчивости (1 < μ < 3), и с высоким уровень изменчивости (μ > 3). В изученных выборках значения μ варьировали от 1.2 до 2.63, следовательно, все изученные нами локусы попали в группу со средним уровнем изменчивости.

Дополнительно была проведена оценка разнообразия аллозимных сочетаний аллелей девяти локусов, три из которых были полиморфны. Всего в ценопопуляциях обнаружено 36 сочетаний, при этом в фоновых выборках их число варьировало от 10 до 18, в зоне химического загрязнения — от 7 до 15, в зонах радиоактивного загрязнения — от 6 до 11. Уникальные сочетания, которые больше нигде не встречались, отмечены только в выборках из зоны КМЗ и фоновых ценопопуляциях. Мы предполагаем, что отсутствие уникальных сочетанийв зоне ВУРСа связано с ограничением доступа человека на данную территорию, следовательно, и занос семян подорожника с других территорий в эту зону ограничен. На всех фоновых площадках и на участках в зоне влияния КМЗ занос семян возможен, что объясняет наличие уникальных сочетаний аллелей. Отсутствовали такие сочетания в наиболее загрязненной ценопопуляции КМЗ-4. Можно предположить, что в таких условиях способны существовать лишь адаптированные организмы. Что касается ценопопуляции КМЗ-1, местоположение ее удалено от активно используемых дорог и занос семян маловероятен.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полиморфными и хорошо интерпретируемыми оказались только 2 энзима из 13. Доля полиморфных локусов при 95% критерии оценки в разных ценопопуляциях варьировала от 11 до 33%. Среднее число аллелей на локус в выборках изменялось от 1.33 до 1.67. Высокий уровень инбридинга в ценопопуляциях привел к преобладанию гомозиготных генотипов. Определенной связи частот аллелей в ценопопуляциях подорожника большого с уровнем загрязнения почв радионуклидами или тяжелыми металлами не обнаружено.

Автор выражает благодарность д.б.н. В.Н. Позолотиной и к.б.н. Е.В. Антоновой за помощь на всех этапах выполнения работы. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 15–04–01023).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безель В.С. Экологическая токсикология: популяционный и биоценотический аспекты. Екатеринбург: Гощицкий, 2006. 280 с.

Животовский Л. А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.

Комплексная экологическая оценка техногенного воздействия на экосистемы южной тайги / под ред. А.М. Степанова. М.: ЦЕПЛ, 1992. 246 с.

Онтогенетический атлас лекарственных растений // под ред. Л.А. Жуковой. Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 1997. Вып. 1. С. 121–132.

Позолотина В.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н. и др. Современное состояние наземных экосистем зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа: уровни загрязнения, биологические эффекты. Екатеринбург: Гощицкий, 2008. 204 с.

Хромосомные числа цветковых растений: справочник. Л.: Наука, 1969. 926 с.

Garnier-Laplace J., Gilek M., Sundell-Bergman S., Larssonet C. Assessing ecological effects of radionuclides: data gaps and extrapolation issues // Journal of Radiological Protection. 2004. V. 24, P. 139–155.

Harris H., Hopkinson D.A. Handbook of Enzyme Electrophoresis in Human Genetics, Amsterdam: North Holland, 1976.

Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance for small number of individuals // Genetics. 1978. V. 89. P. 583–590.

Peacock A.C., Bunting, S.C. Queen K.G. Serum Protein Electrophoresis in Acrylamide Gel: Patterns from Normal Human Subjects // Science. 1965. V. 147. P. 1451–1453.

Peakall R., Smouse P.E. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Molecular ecology notes. 2006. V. 6. № 1. P. 288–295.

Van Dijk H., Wolff K., De Vries A. Genetic variability in *Plantago* species in relation to their ecology // Theoretical and Applied Genetics. 1988. V. 75. № 3. P. 518–528.

Swofford D. L., Selander R. B., Black W. C. BIOSYS-2: a computer program for the analysis of allelic variation in genetics // Department of genetics and development. University of Illinois at Urbana-Champaign, Urbana, Illinois. 1997. V. 60801.

Плиоценовые полёвки (Rodentia: Arvicolinae) местонахождения Звериноголовское (Южное Зауралье): видовой состав, особенности фауны

А.А. Якимова, Д.Д. Овчинникова, Е.С. Артюхова

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

Ключевые слова: Зауралье, корнезубые полёвки, плиоцен, фауна.

ВВЕДЕНИЕ

Местонахождение Звериноголовское является единственным местонахождением в нашем регионе, где встречаются остатки полёвочьих плиоценового возраста (Pogodina, Strukova, 2013). Оно расположено в Южном Зауралье на границе с Казахстаном, на правом берегу р. Тобол. Палеонтологические работы по добыче остатков мелких млекопитающих начались в Звериноголовском в 1970-х годах, продолжились в 1990-х и возобновились в 2000-е. Последняя экспедиция, в которой непосредственное участие принимали авторы работы, состоялась летом 2016 года.

Цель работы — анализ видового состава и выявление особенностей фауны полёвок Южного Зауралья в плиоцене.

Для достижения цели поставлены следующие задачи: 1) обобщить сведения по видовому составу полёвок на основе анализа материала, собранного в разные годы; 2) провести сравнение видового состава фаун полёвок в плиоцене, описанных из местонахождений Европы, Предуралья, Зауралья и Западной Сибири; 3) провести анализ распространения в фаунах Центральной и Юго-Восточной Европы, Предуралья и Зауралья примитивных видов плиоценовых полёвок, обнаруженных в Звериноголовском.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор и определение палеонтологического материала проводили стандартными методами (Агаджанян, 1979, Тесаков, 2004). Сравнение видового состава фаун полёвок из местонахождений Европы (Центральная и Юго-Восточная части), Предуралья, Зауралья и Западной Сибири (Kretzoi, 1959; Sulimski, 1964; Громов, Поляков, 1977; Зажигин, 1980; Топачевский, Несин, 1989; Тесаков, 2004, Tesakov,

2003; Hordijk, Brujn, 2009; Pogodina, Strukova, 2013, 2015) провели по наличию или отсутствию вида с помощью анализа соответствий в программе PAST. Для корректного сравнения фауну Звериноголовского разделили на нижнеплиоценовую (Звериноголовское-1) и верхнеплиоценовую (Звериноголовское-2).

Общее количество исследованного материала — 346 диагностичных моляров (первых нижних и третьих верхних).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате обобщения материалов сборов разных лет и уточнения видовой принадлежности, в фауну полёвок из местонахождения Звериноголовское входят следующие виды: *Borsodia praehungarica* Schevtschenko, 1965, *Pliomys* cf. *destinatus* Tesakov, 2005, *Mimomys* cf. *gracilis* Kretzoi, 1959, *Mimomys polonicus* Kowalski, 1960, *Mimomys* ex gr. *hajnackensis* Fejfar, 1961, *Mimomys* cf. *davakosi* Van de Weerd, 1979, *Mimomys hintoni* Fejfar, 1961, *Mimomys* cf. *reidi* Hinton, 1910, *Pitymimomys* ex gr. *inceptor* Tesakov, 2003, *Pitymimomys bashkiricus* Suchov, 1970.

Сравнение видового состава фаун полёвок из местонахождений Европы, Предуралья, Зауралья и Западной Сибири при помощи анализа соответствий (см. рисунок) показало, что нижнеплиоценовая фауна Звериноголовского близка к фауне восточноевропейских местонахождений Урыв-1 и Коротояк (нижние слои), главным образом, по наличию рода *Pliomys*, и к фауне из южноевропейского местонахождения Птолемиас — по наличию примитивных *Mimomys*. Верхнеплиоценовая фауна Звериноголовского сходна с таковой из предуральского Аккулаево и восточноевропейского Урыва-2 (верхнеплиоценовые слои) по наличию родов *Pitymimomys* и *Borsodia*.

Наибольший интерес вызывают нижнеплиоценовые полёвки рода *Mimomys* (*M.* cf. *gracilis*, *M.* cf. *davakosi*) и *Pliomys* cf. *destinatus*. До настоящего времени эти виды массово отмечены в фаунах Юго-Восточной Европы: вид *M.* cf. *davakosi* описан с более южных территорий (Греция, Румыния, Болгария), а виды *M.* cf. *gracilis* и *Pliomys* cf. *destinatus* — с более северных (Украина, Молдавия, Польша). На территории Европейской России и в Западной Сибири эти виды представлены единично. Отсутствие остатков примитивных полёвок на территории Центральной России объясняется тем, что в данном регионе не обнаружены местонахождения нижнеплиоценового возраста.

Род *Pitymimomys* наиболее многочисленен в мимомисных мезофильных фаунах в Центральной и Восточной Европе. В фаунах остепенённых регионов Южной Европы остатки рода отсутствуют

или очень малочисленны, указаний на находки представителей рода восточнее Урала не встречалось (Тесаков, 2004). Экземпляры *P.* ex gr. *inceptor* и *P. bashkiricus* из Звериноголовского — первые находки рода за пределами территории Европы, что расширяет границы ареала рода практически на 800 км.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщены сведения по видовому составу полёвок из местонахождения Звериноголовское; его фауна включает 4 рода и 10 видов. Сравнение видового состава фаун полёвок в плиоцене показало, что нижнеплиоценовая фауна Звериноголовского сходна с фаунами Юго-Восточной Европы и Русской равнины, а верхнеплиоценовая — с фаунами Предуралья и Русской равнины. Для примитивных полевок видов *Mimomys* cf. *davakosi*, *Mimomys* cf. *gracilis* и *Pliomys* cf. *destinatus* описано еще одно место находки за Уралом. Впервые представители рода *Pitymimomys* обнаружены на территории Зауралья, в настоящее время это самая восточная находка рода.

Рисунок. Анализ соответствий видового состава полёвок из местонахождений Европы и Западной Сибири.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агаджанян А.К. Изучение истории мелких млекопитающих. — В кн.: Частные методы изучения истории современных экосистем. М.: Наука, 1979, С. 164–193.

Громов И.М., Поляков И.Я. Фауна СССР. Млекопитающие, полевки. Л: Наука, 1977. Т. 3. Вып. 8. 502 с.

Зажигин В.С. Грызуны позднего плиоцена и антропогена юга Западной Сибири // Тр. ГИН АН СССР. М. 1980. № 339. С. 156.

Тесаков А.С. Биостратиграфия среднего плиоцена-эоплейстоцена Восточной Европы (по мелким млекопитающим). М.: Наука., 2004. 247 с. (Тр. ГИН РАН. Вып. 554).

Топачевский В.А., Несин В.А. Грызуны молдавского и хапровского фаунистических комплексов котловинского разреза. Киев: Наук, думка, 1989. 134 с.

Hordijk K., de Bruijn H. The succession of rodent faunas from the Mio/Pliocene lacus-trine deposits of the Florina-Ptolemais-Servia Basin (Greece) // Hellenic Journal of Geosciences. 2009. T. 44. P. 21–103.

Kretzoi M. Fauna und Faunenhorizont von Csarnota // Magyar All. Földt. Int. Evi. El. 1959. P. 297–395.

Pogodina N.V., Strukova T.V. Plio-Pliocene vole fauna from Zverinogolovskoye locality (Southern Trans-Urals region) // Quaternary International. 2013. T. 284. C. 171–176.

Pogodina N.V., Strukova T.V. Primitive Arvicolids (Early – Middle Pliocene) from Zverinogolovskoye locality (Southern Trans-Urals region) // Quaternary International. 2016. V. 420. P. 171–177.

Sulimski A. Pliocene Lagomorpha and Rodentia from Weze 1 (Poland) // Acta Palaeontologica Polonica. 1964. V. 9. P. 149–240.

Tesakov A. . Early evolutionary stages of pitymyoid mimomyine voles (Pitymimomys, Arvicolinae, Cricetidae) from Early Villanyian of Eastern Europe // Coloquios de Paleon-tología. 2003. № 1. C. 659–668.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ К ИЗДАНИЮ.....3

Первые данные об изменчивости митохондриальной ДНК *Carabus sibiricus* Fischer

Л.И. Амерханова, П.А. Сибиряков.....5

Характеристика населения пресноводных гастропод (Mollusca, Gastropoda) бассейна реки Негусъях, Среднее Приобье, заповедник «Юганский»

Е.С. Бабушкин.....12

Опыт применения автоматических фотокамер для изучения гнездовой экологии белой совы *Nyctea scandiaca* L. и кречета *Falco rusticolus* L. на Ямале

Е.П. Выгузова, В.А. Соколов, И.А. Фуфачев, А.А. Соколов.....17

Соотношение морфологической и генетической дивергенции лесных мышей рода *Sylvaemus*

Ю.В. Городилова.....20

Птицы лесостепных колков Челябинской области

С.В. Грачёв.....29

Современная экспансия *Juniperus sibirica* Burgsd. в горные тундры, луга и редколесья в горах Северного Урала

А.А. Григорьев, Д.С. Балакин.....31

Гнездовое население двух видов синантропных врановых — серой вороны *Corvus cornix* L. и сороки *Pica pica* L.— в городе-спутнике мегаполиса

Д.Ф. Дельмухаметова.....35

Изучение географической изменчивости раковины малого прудовика (*Galba truncatula* O.F. Müller, 1774) методом геометрической морфометрии

А.В. Жарова, М.В. Винарский.....38

Видовая диагностика песца (*Vulpes lagopus* L., 1758) и обыкновенной лисицы (*V. vulpes* L., 1758) по альвеолам и изолированным щечным зубам

А.В. Кисагулов.....43

Питание бородатых неясытей в зависимости от биотопических особенностей охотничьего участка и численности жертв в период гнездования

Ю.Э. Кропачева, Н.О. Садыкова.....49

Динамика древесной растительности в экотоне полярной границы леса в долине реки Хадыта за последние 100 лет

А.А. Лапшина.....54

Краевой эффект для видового богатства травяно-кустарничкового яруса городских лесов Екатеринбурга

А.А. Коржиневская (Мельникова).....59

Население мелких млекопитающих в некоторых биотопах Тигирекского заповедника в 2016 году

А.Н. Мешкова.....65

Расы *Cuculus optatus* Gould на территории России: особенности связей с видами-хозяевами

С.Г. Мещерягина.....72

Построение модели распространения серых полёвок рода *Alexandromys* в бассейне оз. Байкал с использованием биоклиматических переменных

И.В. Моролдоев.....87

Пространственные и экологические характеристики поселений большого суслика (*Spermophilus major* Pallas, 1779) в северо-восточной и центральной частях ареала (Свердловская область, Республика Башкортостан, Республика Татарстан)

А.С. Новгородцева, А.Р. Тухбатуллин.....98

Фауна млекопитающих из местонахождения Малый грот у Омута (Южный Урал)

Е.С. Паластрова.....100

Развитие *Festuca rubra* L. при выращивании на почве из куртин инвазивного *Acer negundo* L.

О.С. Рафикова, Е.Д. Екшибаров.....102

Особенности распределения мышевидных грызунов относительно гнезд сапсана *Falco peregrinus* Tunstall на территории южных кустарниковых тундр Ямала

Д.Н. Рожкова, И.А. Фуфачев.....107

Поверхностные грязевые отложения на территории города Екатеринбурга

А.А. Селезнев.....111

Сезонная изменчивость тонких корней как стратегия эффективного поглощения ресурсов *Heracleum sosnowskyi* Manden.

А.О. Сергиенко.....115

Качественная оценка морфологии сперматозоидов рыжей полевки *Myodes glareolus* Schreber в условиях промышленного загрязнения

Г.Ю. Смирнов.....119

Влияние климатических и антропогенных факторов на динамику биоразнообразия рукокрылых на зимовках в штольнях пос. Слюдорудник (Челябинская область)

К.В. Снитько.....124

Пауки Удмуртской Республики: разнообразие и зоогеография

А.Н. Созонтов.....126

Проявление нарушений жилкования крыльев боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) в зависимости от фазы градационного цикла и кормовой породы гусениц в природной популяции на Среднем Урале

И.А. Солонкин.....132

Фауна герпетобионтных пауков дубрав долин рек Кама и Вятка на примере национального парка «Нечкинский» и заповедника «Нургуш»

А.В. Ускова, Л.Г. Целищева.....135

Фитосимбиоз аэробных метилотрофных бактерий
Д.Н. Федоров.....140

Описание гинандроморфа лимонницы *Gonepteryx rhamni* L. (Lepidoptera: Pieridae) и анализ признаков полового диморфизма
Ю.М. Чибиряк, Е.Ю. Захарова.....143

Аллозимный полиморфизм в популяциях подорожника большого *Plantago major* L. из зон радиоактивного и химического загрязнения
Н.С. Шималина, Е.И. Склярова.....146

Плиоценовые полёвки (Rodentia: Arvicolinae) местонахождения Звериноголовское (Южное Зауралье): видовой состав, особенности фауны
А.А. Якимова, Д.Д. Овчинникова, Е.С. Артюхова.....152

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

ЭКОЛОГИЯ: ФАКТЫ, ГИПОТЕЗЫ, МОДЕЛИ

Материалы конференции молодых ученых

Редакторы:
И.А. Сморкалов
Н.О. Садыкова
С.Ю. Соковнина
В.В. Кукарских
Д.О. Гимранов

Оформление обложки
М.О. Садыкова

Вёрстка
С.С. Трофимовой

Подписано в печать 20.11.2017 г.
Формат 60 × 90; 1/16
Гарнитура PeterburgC
Печать офсетная
Печатных листов 10

Тираж 200 экз.
Заказ №

Отпечатано в ООО «ИД «ЛИСИЦА»
Екатеринбург, ул. Новостроя, 1а, офис 1-3