Институт экологии растений и животных УрО РАН

ЭКОЛОГИЯ: ФАКТЫ, ГИПОТЕЗЫ, МОДЕЛИ

Материалы конференции молодых ученых,
посвященной памяти Н.В. Глотова

Екатеринбург
2018

УДК 574 (061.3)
Э 40

Материалы конференции изданы при финансовой поддержке РФФИ (проект №18-34-10003)

Экология: факты, гипотезы, модели. Материалы конф. молодых ученых, 10–13 апреля 2018 г. / ИЭРиЖ УрО РАН — Екатеринбург: «Реэкшен», 2018. — 184 с.

В сборнике опубликованы материалы Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной памяти Н.В. Глотова «Экология: факты, гипотезы, модели». Мероприятие проходило в Институте экологии растений и животных УрО РАН с 10 по 13 апреля 2018 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, вопросам сохранения биоразнообразия, а также популяционным аспектам экотоксикологии, радиобиологии и радиоэкологии.

В оформлении обложки использованы фотографии победителей фотоконкурса конференции Созонтова А.Н. «Взгляд» и Шималиной Н.С. «Радиоактивный лес».

© Авторы, 2018
© ИЭРиЖ УрО РАН, 2018

ПРЕДИСЛОВИЕ К ИЗДАНИЮ

10 — 13 апреля 2018 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 памяти выдающегося ученого-биолога Николая Васильевича Глотова. В работе конференции приняли участие более 100 молодых ученых и приглашенные докладчики. Молодые участники представляли 28 научных и образовательных организаций Екатеринбурга, Москвы, Санкт-Петербурга, Йошкар-Олы, Новосибирска, Белгорода, Барнаула, Казани, Ижевска, Тюмени, Красноярска, Миасса, Нижнего Новгорода, Кургана.

На мемориальной сессии с лекциями-воспоминаниями выступили член-корр. РАН Николай Георгиевич Смирнов («Н.В. Глотов: особенности личности и научного творчества») и Юлия Геннадьевна Суетина («Научная школа Н.В. Глотова в Марийском государственном университете»). За четыре рабочих дня конференции состоялось 32 устных и 28 стендовых докладов молодых участников, две пленарные лекции и панельная дискуссия, вызвавшие большой интерес участников и гостей конференции. С докладом «Что можно узнать об экологии и эволюции, читая геномы многих особей из одной популяции» выступил канд. биол. наук Георгий Александрович Базыкин (Институт проблем передачи информации РАН, Сколтех); член-корр. РАН Алексей Алексеевич Котов (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН) продемонстрировал результаты многолетних исследований в докладе «Филогеографический подход к районированию континентальных вод северной Евразии: ветвистоусые ракообразные как модельная группа». Впервые в рамках конференции была опробована новая форма научного общения — панельная дискуссия. Перед участниками — популяризатором астрономии Павлом Вадимовичем Скрипниченко, научным журналистом Дмитрием Анатольевичем Горчаковым и к.б.н., пресс-секретарём ИЭРиЖ УрО РАН Ниной Олеговной Садыковой — был поставлен вопрос «Научная популяризация: кто, кому, зачем и как?». В ходе дискуссии участники рассказали об актуальности популяризации научных знаний, особенностях взаимодействия ученых и журналистов, сложностях, возможностях и других ключевых моментах функционирования пресс-служб в научных учреждениях. Молодыми сотрудниками института экологии растений и животных УрО

РАН были проведены, уже ставшие традиционными, мастер-классы. В 2018 году А.А. Григорьев и И.А. Сморкалов поделились опытом использования в научной работе ГИС-систем: Андрей Андреевич Григорьев показал возможности программы SAS.Planet, а Иван Александрович Сморкалов познакомил с некоторыми базовыми понятиями дистанционного зондирования Земли и принципом работы геоинформационных порталов.

В 2018 г. в очередной раз состоялся фотоконкурс и выставка работ участников Конференции. На конкурс было подано 43 работы от 11 авторов. Победители определялись в трех номинациях: «Место исследования», «Метод исследования» и «Объект исследования».

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, а также сохранения биоразнообразия. С электронными версиями материалов молодежных конференций 1962–2017 гг. можно ознакомиться по ссылке https://ipae.uran.ru/library/publications_pdf/proceedings/youth_conference_in_ipae.

Редколлегия

Содержание железа в эмали зубов представителей семейства беличьи (Rodentia, Sciuridae): систематический и филогенетический аспекты

И.Ф. Арасланов

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

Ключевые слова: пигментация эмали, содержание железа, филогенез, Rodentia, Sciuridae.

ВВЕДЕНИЕ

Одним из важнейших эволюционных преобразований зубочелюстного аппарата грызунов было появление постоянно растущих резцов, играющих ведущую роль при первичной обработке пищи (Барабаш-Никифоров, 1963, Thorington & Hoffmann, 2005). Как и у всех позвоночных, передняя поверхность резцов равномерно покрыта слоем эмали, гистологическое строение и химический состав которого различается у представителей отряда (Halse, 1974, Miles, 1963). Так, эмалевый слой может иметь пигментацию, вызванную включением в ее состав соединений железа, предположительно улучшающих ее механические свойства и сопротивление кислотам (Dumont et al., 2014, Adamsczewska-Andrzejewska, 1966, Selvig & Halse, 1975, Moya-Costa, 2004). Наиболее выраженной пигментацией, наряду с бобрами, обладают представители семейства беличьи (Halse, 1974). В пределах семейства, однако, наблюдается различная степень пигментации (Helgen et al., 2009), что наряду с очевидным функциональным значением данного признака может указывать также на присутствие явного филогенетического сигнала.

Целью нашего исследования являлось выяснение филогенетического значения содержания железа в эмали резцов беличьих.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

Выяснить процентное содержание железа в эмали резцов отдельных представителей семейства Беличьи;

Сопоставить полученные данные по содержанию железа с наиболее релевантными филогенетическими гипотезами Sciuridae.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Нами были изучены 10 экземпляров нижних резцов взрослых особей 10 представителей трёх подсемейств беличьих: гигантских белок (Ratufinae Moore, 1959) — *Ratufa affinis* Raffles, 1822; прекрасных белок (Callosciurinae Pocock, 1923) — *Callosciurus pygerythrus* (I. Geoffroy Saint Hilaire, 1832); наземных беличьих (Xerinae Osborn, 1910) — *Tamias sibiricus* (Laxmann, 1769), *Sciurotamias davidianus* (Milne-Edwards, 1867), *Urocitellus parryii* (Richardson, 1825), *Urocitellus undulatus* (Pallas, 1778), *Otospermophilus variegatus* (Erxleben, 1777), *Spermophilopsis leptodactylus* (Lichtenstein, 1823), *Spermophilus erythrogenys* (Brandt, 1841), *Spermophilus citellus* (Linnaeus, 1766). Кроме того, нами были использованы данные по содержанию железа в эмали резцов представителя подсемейства голарктических древесных беличьих (Sciurinae Fischer de Waldheim, 1817) — белки обыкновенной *Sciurus vulgaris* (Linnaeus, 1758) (Halse, 1974).

Для определения доли железа в элементном составе эмали исследуемых таксонов предварительно очищенные и напыленные углеродом резцы были подвергнуты рентгеновской дисперсионной спектрометрии (SEM/EDS) с использованием сканирующего электронного микроскопа Zeiss Auriga CrossBeam коллективного центра пользования «Современные нанотехнологии» УрФУ. В результатах представлено весовое процентное соотношение элементного состава.

Полученные данные о содержании железа (весовой процент) были сопоставлены с молекулярным деревом Sciuridae, основанном на c-myc и RAG1 последовательностях (Steppan & Storz, 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Было установлено, что внутри семейства содержание железа в эмали резцов имеет широкий размах значений (см. таблицу): в эмали резцов тонкопалого суслика (*Spermophilopsis leptodactylus*) элемент обнаружен не был, тогда как у двухцветной белки (*Ratufa bicolor*) концентрация достигала 20.29%. Содержание железа в эмали резцов обыкновенной белки (*Sciurus vulgaris*) составляет 10% (Halse, 1974), что лежит близко к средним значениям выборки.

Традиционно (Moya-Costa, 2004, Halse, 1973), накопление железа в резцах рассматривается в качестве функционально значимого признака, связанного с особенностями питания и образом жизни животных. Вместе с тем, высокое содержание железа в эмали резцов обнаружено как у типично древесных, орехоядных форм (*Callosciurus*), так и у форм, ведущих полуназемный образ жизни с рационом, отличным от таковых у древесных беличьих (*Sciurotamias*, *Tamias*)

Таблица. Элементный состав эмали резцов представителей семейства Беличьи,%

Видовое название	P	Ca	Fe
Spermophilopsis leptodactylus	19.89	32.80	0.00
Spermophilus erythrogenys	14.53	22.55	1.23
Spermophilus citellus	16.88	30.48	1.93
Urocitellus parrhyi	14.74	21.65	3.11
Otospermophilus variegatus	12.39	19.98	3.75
Urocitellus undulatus	15.21	34.90	4.19
Callosciurus pygerythrus	8.91	11.93	6.49
Tamias sibiricus	15.55	23.62	8.51
*Sciurus vulgaris**	15.90	28.50	9.30
Sciurotamias davidianus	12.57	22.71	10.98
Ratufa affinis	8.64	6.23	20.29

* — *элементный состав Sciurus vulgaris (Halse, 1974).*

(Thorington & Ferrell, 2006). По нашему мнению, содержание железа в эмали беличьих в значительной степени коррелирует с филогенетическим положением исследуемых таксонов в пределах семейства. Результаты сопоставления полученных значений с топологией наиболее релевантных филогенетических гипотез (см. рисунок) однозначно указывают на полярность данного признака: наиболее базальные таксоны имеют высокое содержание железа, в то время как у кроновых групп его доля снижается вплоть до полного исчезновения.

ВЫВОДЫ

Концентрация железа в эмали резцов беличьих варьирует в широких пределах от полного его отсутствия, как например, у тонкопалого суслика (*Spermophilopsis leptodactylus*), до 20.29% у двухцветной белки (*Ratufa bicolor*). Таким образом, у представителей наземных беличьих (Xerinae) наблюдались наименьшие значения содержания железа, а у гигантских белок (Ratufinae), в свою очередь, наивысшие.

Сопоставление полученных данных показывает, что данный признак в пределах семейства Sciuridae несёт чёткий филогенетический сигнал. Наиболее базальные таксоны: Ratufinae и Sciurinae имеют наивысшие концентрации железа в то время, как кроновые группы (например, наземные беличьи Xerinae) имеют слабо пигментированную или непигментированную эмаль, что мы рассматриваем, как апоморфное состояние для признака.

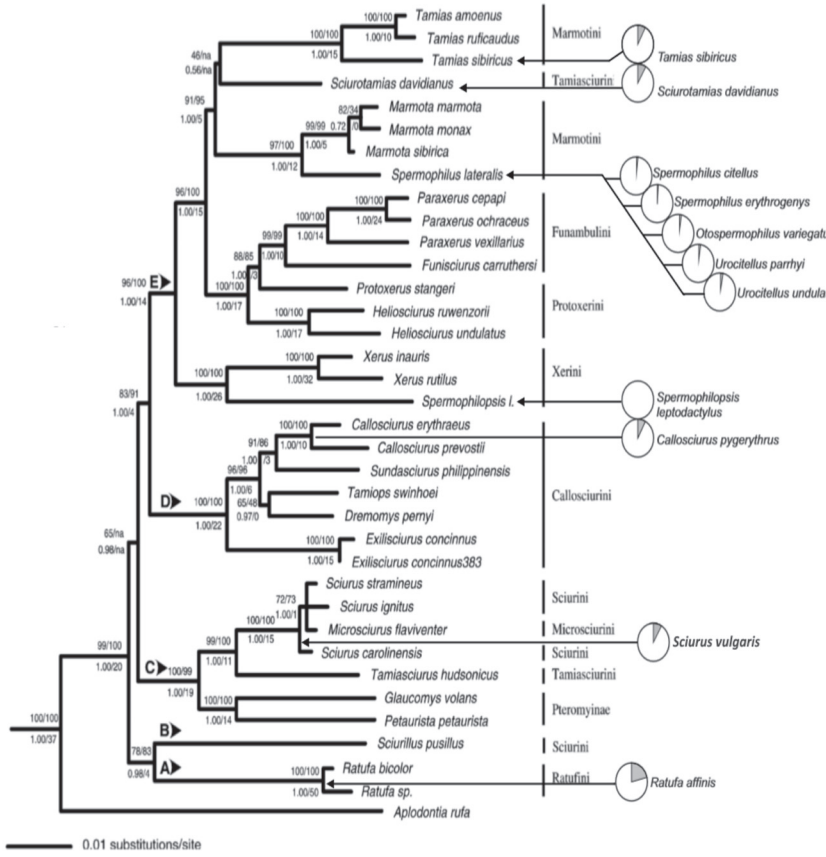


Рисунок. Молекулярное дерево семейства (Steppan et al. 2004), соотнесённое с распределением содержания железа в резцах ряда представителей Sciuridae.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барабаш-Никифоров И. И. Териология // под ред. А. Н. Формозов. Москва. государственное издательство «Высшая школа». 1963. С. 395.

Adamsczewska-Andrzejewska K. A. Variations in the hardness of the teeth of Sorex araneus Linnaeus, 1758 // Acta Theriologica, 1966. V. 11. P. 55 — 69.

Dumont M., et al. Structural and functional characterization of enamel pigmentation in shrews // Journal of Structural Biology. 2014. V. 186. № 1. P. 38 — 48.

Halse A. Effect of dietary iron deficiency on the pigmentation and iron content of rat incisor enamel // European Journal of Oral Sciences, 1973. V. 81. № 4. P. 251 — 338.

Halse A. Electron microprobe analysis of iron content of incisor enamel in some species of Rodentia // Archives of Oral Biology. 1974. V. 19. № 1. P. 7 — 11.

Helgen K. M., et al. Generic revision in the holarctic ground squirrel genus Spermophilus // Journal of Mammalogy. 2009. V. 90. № 2. P. 270 — 305.

Miles A. E. W. Pigmented enamel // Proceedings of the Royal Society of Medicine. 1963. V. 56. P. 918 — 920.

Moya-Costa R. Structure and composition of tooth enamel in quaternary soricines (Mammalia) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2004. V. 30. P. 703 — 719.

Pindborg E. V. Studies on Incisor Pigmentation in Relation to Liver Iron and Blood Picture in the White Rat II. The Effect of Fluorine on the Iron Metabolism // Acta Pharmacologica Sinica. 1946. V. 2. P. 294 — 301.

Selvig K. A., *Halse A.* The ultrastructural localization of iron in rat incisor enamel // Scandinavian Journal of Dental Research. 1975. V. 83. № 2. P. 88 — 95.

Steppan J. S., Storz B. L, Hoffmann R. S. Nuclear DNA phylogeny of the squirrels (Mammalia: Rodentia) and the evolution of arboreality from c-myc and RAG1 // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2004. V. 30. P. 703 — 719.

Thorington R. W. Jr., Ferrell K. E. Squirrels: The Animal Answer Guide // Baltimore. Maryland. Johns Hopkins University Press. 2006. 183 p.

Thorington R. W., *Hoffmann R. S.* Family Sciuridae // in D. E. Wilson. and D. M. Reeder (ed.). Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference (3rd ed.). Baltimore. Maryland. Johns Hopkins University Press. 2005. P. 754 — 818.

Зайцеобразные (Mammalia, Lagomorpha) из плиоценового местонахождения Звериноголовское (Южное Зауралье): видовой состав, особенности фауны

А. Е. Артюхова

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

Ключевые слова: зайцеобразные, плиоцен, Южное Зауралье.

Сведения о мелких млекопитающих плиоцена Зауралья ограничены фауной местонахождения Звериноголовское (54°27'N, 64°53'E). В его составе по количеству найденных костных остатков, наряду с полевками (Rodentia, Arvicolidae), доминируют зайцеобразные (Lagomorpha). Немногочисленные материалы ранних сборов (1970-е гг.) были предварительно отнесены к одному виду рода *Pliolagomys* Erbajeva, 1983 — *P. kuyalnikensis* (Топачевский, Скорик, 1977). Экспедиции последних лет (2016–2017 года) предоставили значительно более богатый материал, позволяющий сделать подробное описание остатков представителей этой группы и уточнить их систематическое положение.

Целью данной работы является определение видовой принадлежности зайцеобразных местонахождения Звериноголовское.

Всего изучено 96 щечных зубов, из них 25 — третьи нижние премоляры (p3) зайцеобразных. Проведены промеры, рассчитаны среднее арифметическое, минимальное и максимальное значения, стандартное отклонение. Описаны особенности морфологии щечных зубов.

Щечные зубы морфологически сходны с *Pliolagomys kujalnikensis* (Топачевский, Скорик, 1977). Размеры p3 крупные и средние, длина 1.3–1.9–2.3 (n=24). Две дополнительные входящие складки на переднем сегменте p3 неглубокие, сближенные между собой. Передний сегмент данного зуба резко асимметричен, средняя и наружная лопасти невелики, внутренняя — мощная, вытянутая в поперечном направлении. Следы гофрированности можно наблюдать у 8% p3 на передненаружной стенке внутренней лопасти передней петли. Гофрировка эмали во входящих петлях p3 почти не выражена. У 56% p3 наблюдается наличие следов марок на переднем и заднем сегментах. Степень развития добавочной входящей внутренней складки на за-

днем сегменте p3 варьирует. Все без исключения входящие складки заполнены цементом. Зуб относительно широк в области переднего и заднего сегментов. Передний сегмент укорочен: его длина, как правило, меньше половины общей длины жевательной поверхности зуба.

Как было показано ранее (Ербаева, 1988), экземпляры *Pliolagomys kujalnikensis* из среднеплиоценовой фауны Звериноголовского отличаются от типовой серии из Жеваховой горы (Топачевский, Скорик, 1977) несколько большим диапазоном индивидуальной изменчивости p3 за счет присутствия мелких экземпляров с простой структурой переднего сегмента. Наши исследования, выполненные на многочисленном ископаемом материале, подтверждают ранее высказанное предположение о принадлежности остатков Lagomorpha из Звериноголовского к *Pliolagomys kujalnikensis*. Вместе с тем, присутствующие отличия от типовой серии предопределяют использование открытой номенклатуры (*Pliolagomys* aff. *kujalnikensis*) для этих экземпляров.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ербаева М. А. Пищухи кайнозоя (таксономия, систематика, филогения). М.: Наука, 1988. 224 с.

Топачевский В. А., Скорик А. Ф. Первые находки крупных пищух рода *Ochotonoides* Teil. De Chardin et Young (Lagomorpha, Lagomyidae) и очерк истории Lagomyidae в Восточной Европе // Вестник зоологии. 1977. № 6. С. 45–52.

Фауна жесткокрылых (Coleoptera) в позднеплейстоценовых местонахождениях Кирьяс-2 и Кирьяс-3 (Западная Сибирь, Среднее Приобье)

В.А. Ворожейкин

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

Ключевые слова: Западная Сибирь, морская изотопная стадия 5, поздний плейстоцен, реконструкция ландшафтно-климатических условий, фауна жесткокрылых

ВВЕДЕНИЕ

Работа посвящена анализу динамики фаун насекомых из отложений начала позднего плейстоцена, сопоставляемых с морской изотопной стадией (МИС) 5 (130–84 тыс. лет назад). Данный временной интервал включает в себя последовательное чередование потеплений (эем, брёруп и оддераде) и похолоданий. Динамика климатических изменений Западной Сибири в период МИС5 исследована, главным образом, на основе палеоботанических данных (Архипов, Волкова, 1994; Волкова и др., 2005 и др.), кроме того, существует ряд работ, посвященных энтомофаунам (Зиновьев, 2012; Зиновьев и др., 2016).

Объект исследования — насекомые — удобная группа для палеоэкологических реконструкций. Жуки, связанные с почвенным и напочвенным ярусом, дают не только возможность реконструировать условия на локальном уровне, но и давать характеристики ландшафтов и климата; насекомые-фитофаги являются индикаторами конкретных растительных групп; дендробионты указывают на наличие древесной растительности, а водные формы позволяют описывать водоемы, с которыми и связано захоронение палеоэнтомологического материала. В комплексе с другими палеонтологическими методами, такими как карпологический и палинологический, изучение энтомофаун позволяет с большой точностью проводить реконструкции на уровне биомов и биотопов (Киселёв, 1981; Зиновьев и др., 2016).

В работе рассмотрен энтомологический материал из многослойного разреза, расположенного в устье протоки Кирьяс. Цель исследования — реконструкция природных условий на основе анализа видового состава и структуры энтомокомплексов в период формирования рассматриваемых слоёв.

Задачи: 1) проанализировать видовой состав и структуру энтомокомплексов из разрезов Кирьяс-2 и Кирьяс-3; 2) сопоставить полученные данные по точке Кирьяс (включая разрезы Кирьяс-2 и Кирьяс-3), с имеющимися результатами, полученными с применением других палеонтологических методов; 3) сопоставить полученные данные с синхронными точками, расположенными в других регионах Западной Сибири.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран летом 2017 года д.б.н. Бородиным А.В. При полевой и камеральной обработке материала использованы стандартные методы, применяющиеся для данного типа анализа (Киселёв, 1987). При подсчёте и анализе использован метод наименьшего количества особей.

Разрез Кирьяс-2 находится на левом берегу реки Оби вблизи устья протоки Кирьяс. В нем выделяется два уровня погребенных торфяников. Современное радиоуглеродное датирование подтвердило каргинский возраст верхнего уровня торфяников 46.4 тыс. лет и показало докаргинский возраст нижнего уровня торфяников, в кровле радиоуглеродная дата ≥ 60.7 тыс. лет (Лаухин и др., 2008). В средней части получена U/Th-дата: 105.5±3.6/3.3 (L/L) и 104.4±4.4/3.9 (TSD) тыс. лет. (Лаухин, 2009). Разрез Кирьяс-3 вскрывает те же отложения, причем слой, содержащий древесные остатки, аналогичен слою расчистки Кирьяс-2, для которого получены абсолютные датировки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Рассмотрено 4 пробы: три из разреза Кирьяс-2 (образцы 1, 2, 3) и одна из разреза Кирьяс-3, из слоя с древесными макроостатками. В общей сложности, было извлечено 419 остатков насекомых, принадлежащих 217 особям.

В пробе 3 разреза Кирьяс-2 было обнаружено 56 фрагментов, принадлежащих 30 особям. Доминируют криофильные виды жуков, имеющие современное арктобореальное распространение, связанные как с открытыми участками (*Pterostichus* cf. *pinguedineus* Eschsch.), так и с околоводными биотопами (*Bembidion* cf. *grapii* Gyll.). Отмечены ксерофильные насекомые (долгоносики подсемейства Cleoninae, пилюльщик *Morychus* cf. *viridis* Kuzm. et Kor.), а также водные формы (*Agabus* sp.). Найдены фрагменты отдельных бореальных жуков (*Cymindis vaporariorum* L.), однако не обнаружены какие-либо индикаторы древесной растительности. Реконструированный климат был холоднее современного.

В образце 2 разреза Кирьяс-2 было извлечено 276 фрагментов насекомых, относящихся к 150 особям. Доминируют водные (*Helophorus aquaticus* L. и др.) и околоводные (*Elaphrus uliginosus* J.Fabr. и др.) формы. Отмечены дендробионтные жесткокрылые (*Pityogenes irkutensis* L.), а также жуки, связанные с заболоченными биотопами в пределах лесной зоны (*Chlaenius costulatus* Motsch.).

Из пробы 1 разреза Кирьяс-2, взятой из торфяного слоя, был извлечён единственный остаток, принадлежащий особи плавунца (*Agabus (Gaurodytes) sp.*), что позволяет предположить, что в период формирования данного слоя сухопутные жуки в отложения практически не попадали.

В пробе разреза Кирьяс-3 обнаружено 85 остатков, принадлежащих 33 особям. Ключевыми являются виды, маркирующие лесную растительность (*Phoelotribus spinulosus* Rey), а также арктобореальные виды, проникающие в таежную зону (*Dicheirotrichus mannerheimi* R. Sahlb.). Кроме того, присутствует ряд околоводных жуков (*Bembidion* cf. *quadrimaculatum* L., *Dyschiriodes globosus* Herbst. и др.).

Полученные результаты сопоставлены с результатами исследований энтомофаун из синхронных точек Западной Сибири — Карымкарский сор (Зиновьев, 2012) и Белая гора (Зиновьев и др., 2016). Энтомофауны из всех местонахождений позволяют реконструировать условия относительно теплого климата, отличного от ландшафтно-климатической обстановки региона более ранних и более поздних периодов плейстоцена. При этом энтомокомплексы точки Карымкарский сор сопоставляются с периодом эемского потепления (МИС5е), тогда как энтомокомплексы местонахождений Кирьяс и Белая гора существовали в более позднее время (стадиал брёруп, МИС5с).

ВЫВОДЫ

1. В пределах разреза Кирьяс-2 наблюдается динамика энтомокомплексов, позволяющая предположить, что в период МИС5 здесь в условиях, близких к современной северной тайге, происходила смена биотопического окружения — от открытых безлесых участков (нижний слой) к лесным биотопам. Наличие древесной растительности фиксируется по находкам ксилобионтных жуков (долгоносиков и короедов).

2. В период, предшествующий формированию торфяника точки Кирьяс-2, на данном участке существовал небольшой водоём (о чём свидетельствует большое число водных видов насекомых), который впоследствии перешёл в олиготрофное болото (наличие торфяных залежей).

3. Сопоставление слоя торфа разреза Кирьяс-2 и слоя, насыщенного древесными остатками разреза Кирьяс-3, дает возможность говорить о том, что они представляли разные биотопы, существовавшие в одно и то же время (олиготорофное болото в первом случае и участок леса — во втором).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Архипов С.А., Волкова В.С. Геологическая история, ландшафты и климаты плейстоцена Западной Сибири. Новосибирск. НИЦ ОИГГМ СО РАН. 1994. 105 с.

Волкова В.С., Хазина А.Е., Бабушкин А.Е. Стратиграфия плейстоцена Западной Сибири и палеоклиматическая шкала // Квартер — 2005. Сыктывкар. Геопринт. 2005. С. 77–78.

Зиновьев Е.В. Энтомологическая характеристика отложений казанцевского (эемского) межледниковья позднего плейстоцена, вскрытых в местонахождении Карымкарский сор (Нижнее Приобье) // Евразиатский энтомологический журнал, Т. 11. № 5. 2012. С. 401–409.

Зиновьев Е.В., Бородин А.В., Трофимова С.С. и др. Позднеплейстоценовые энтомокомплексы разреза Белая Гора (Западная Сибирь, р. Вах) и их экологическая характеристика // Евразиатский энтомологический журнал. 2016. Т. 15. № 5. С. 483–498.

Киселёв С.В. Отбор образцов на палеоэнтомологический анализ // Комплексные биостратиграфические исследования: Учеб. пос. М.: Изд-во Моск. ун-та. 1987. С. 21–26.

Киселёв С.В. Позднекайнозойские жесткокрылые Северо-Востока Сибири, М. Наука. 1981. 116 с.

Лаухин С.А. Первые U/TH-даты континентальных отложений верхнего плейстоцена Сибири и их значение для стратиграфии и геохронологии // ВААЭ. 2009. № 9. С. 167–182.

Лаухин С.А., Шилова Г.Н., Величкевич Ф.Ю. Палеоботаническая характеристика и палеоклиматы каргинского времени на Западно-Сибирской равнине // ВААЭ. 2008. № 7. С. 203–225.

Запас и структура надземной фитомассы деградированных южных субарктических тундр на западном побережье Ямала (район нижнего течения р. Еркута)

А.М. Горбунова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: вегетационный индекс, тундра, фитомасса.

Оценка растительности с помощью ГИС-систем и карт вегетационных индексов — актуальное направление исследований (Mengtian et al., 2017). Один из самых обсуждаемых результатов этого направления — представление о «позеленении» Арктики и росте значений вегетационных индексов в высоких широтах (Белоновская и др., 2016). Цель работы — оценить запас и структуру фитомассы на предположительно деградированных участках южных субарктических тундр, выявленных с использованием анализа вегетационных индексов. Актуальность работы связана с необходимостью оценки многолетней динамики растительности южных субарктических тундр.

Исследования выполнены на научно-исследовательском стационаре «Еркута» с 29.06.17 г. по 21.07.17 г. При выборе площадки использовали карту вегетационного индекса PVI (перпендикулярный вегетационный индекс) за 2010–2013 гг. Запас надземной фитомассы определяли методом укосов с трех площадок 25х25 см на каждом участке. Всего выполнили 15 геоботанических описаний площадью 100 м^2 и 45 укосов. Пробы разбирали на фракции: злаки и осоки; разнотравье; кустарнички (по видам); листья ерника *Betula nana* L.; древесина ерника; ивы; мхи; лишайники. Массу определяли в воздушно-сухом состоянии.

На всех обследованных участках представлены сильно деградированные тундры. Хотя проективное покрытие на большинстве площадей, в среднем, было 80%, основную его часть составляли отмершие особи растений. Лишайники чаще всего были представлены в виде трухи (сыпучей сухой массы). Запасы фитомассы в 2017 г. на деградированных участках, по сравнению со средними значениями для южных субарктических тундр в 1990-х гг. (Магомедова и др., 2006), значительно меньше: кустарников — в 4 раза; группы разнотравья — в 7 раз; осок и злаков — в 8 раз; мхов и лишайников — в 12 раз. Запасы

кустарничков в 2017 г. и в 1990-х гг. были близкими. Таким образом, за период 20–30 лет в структуре фитомассы, вероятно, уменьшилась доля разнотравья, мхов и лишайников, и возросла доля кустарничков. Это говорит о высокой скорости изменений в тундре. Следовательно, есть основания обсуждать быстрые изменения тундровых экосистем. Важно учитывать, что результаты 2017 г. относятся исключительно к сильно деградированным участкам тундр. Это не позволяет делать однозначные выводы об изменениях фитомассы растений в южных субарктических тундрах в целом.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН и поддержана Комплексной программой УрО РАН (проект № 18–9–4–22).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белоновская Е.А., Тишков А.А., Вайсфельд М.А. и др. «Позеленение» российской Арктики и современные тренды изменения ее биоты // Известия Российской академии наук. Серия географическая. 2016. № 3. С. 28–39.

Магомедова М.А., Морозова Л.М., Эктова С.Н. и др. Полуостров Ямал: растительный покров. Тюмень: Сити-пресс. 2006. 360 с.

Huang M., Piao Sh., Janssens I.A., et al. Velocity of change in vegetation productivity over northern high latitudes // Nature Ecology & Evolution. 2017. № 1. P. 1649–1654.

Географическая и хронографическая изменчивость черепа обыкновеннойлисицы (*Vulpes vulpes* L.) на Урале и сопредельных территориях

А.М. Госьков

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: географическая, изменчивость, лисица, Урал, хронографическая, череп.

ВВЕДЕНИЕ

Изменчивость является одним из фундаментальных свойств живого. Морфологическое разнообразие в целом и на разных его уровнях является предметом многих исследований(Фалеев и др., 2004; Павлинов и др., 2008; Пузаченко, 2013). Особый интерес представляют разнообразные формы внутривидовой изменчивости: возрастной, сезонной, географической, хронографической и т.п. Сравнение различных группировок сопряжено с необходимостью исключения влияния разных форм изменчивости друг на друга. Чаще всего для этого формируют обособленные выборки. Но далеко не всегда мы можем полностью исключить взаимное влияние. В самом распространённом случае проводится сравнение нескольких, изолированных расстоянием, группировок. Но в таком случае возникает вопрос: синхронны ли эти выборки во времени? Ведь кроме абиотических факторов, существенно влияющих на ростовые процессы, существует ряд биотических факторов, например, зависящихот плотности популяции(Одум, 1986; Гиляров, 1990). Практически во всех случаях при межпопуляционных сравнениях мы имеем дело с популяциями, которые, так или иначе, изменяются во времени. Этот факт не всегда учитывается. Поэтому наибольший интерес представляют исследования изменчивости во времени и в пространстве, как на относительно коротких промежутках времени, так и очень длинных.

Цель работы — изучить характер географической и хронографической изменчивости черепа лисицы на Урале и прилегающих территориях.

Задачи: 1) изучить характер изменения размеров черепа во времени, 2) рассмотреть изменение размеров в широтном и меридиональном направлениях, 3) попытаться сопоставить изменение размеров во времени с литературными данными о географической изменчивости относительно всего ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе были использованы 1163 черепа лисиц из коллекции музея ИЭРиЖ УрО РАН и Арктического научно-исследовательского стационара, собранные Ю.М. Малафеевым, Н.С. Корытиным, В.Г. Штро, Н.А. Соколовой и лично авторомс 1958 г. по 2017 г. Исследуемая территория охватывает районы Оренбургской, Костанайской, Курганской, Челябинской, Свердловской, Тюменской областей и ЯНАО. Для каждого животного были известны пол, сезон и место добычи. Возраст молодых животных определяли по относительной ширине канала клыка. При ширине канала более 41% животных считали сеголетками (Корытин, Ендукин, 1982), остальных относили к взрослым, возраст которых определяли путем подсчета числа годовых слоев в цементе клыка по стандартной методике (Клевезаль, Клейненберг, 1967). По результатам определения абсолютного возраста для каждого животного был рассчитан год рождения. Для оптимизации данных мы объединяли в группы животных, родившихся за 5 лет. В анализ были включены следующие краниометрические признаки, снятые с помощью штангенциркуля с точностью до 0.05 мм: кондилобазальная длина, длина лицевого отдела, длина мозгового отдела, скуловая ширина, межглазничная ширина, заглазничная ширина, мастоидная ширина, высота черепа в области слуховых капсул (по: Новиков, 1956). При проверке статистических гипотез использовали 5%-ный уровень значимости. Анализ данных выполнен в пакете программ Statistica 10 (StatSoft Inc.).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

По результатам определения возраста нами было выделено 2 возрастные группы. В первую группу были включены все сеголетки, во вторую — все животные старше одного года. В качестве обобщённого показателя размера черепа мы использовали собственные значения первой главной компоненты (PC1). В роли временной переменной мы использовали год рождения, так на наш взгляд именно первый год жизни является основополагающим в развитии и формировании черепа. К концу первого года череп у лисицы почти полностью формируется (Маркина, 1968; Корытин, 1988).

У сеголетков мы наблюдаем постепенное увеличение средних размеров черепа, как у самцов, так и у самок (рис. 1), что может свидетельствовать об улучшении условий роста. У взрослых наблюдается несколько иная картина. У самцов наклон линии тренда более крутой, а у самок уголнаклона линии тренда мало отличается от ноля (рис. 2). Можно связать это с небольшим количеством материала за последние годы, поскольку 1990-е и 2000-е годы сборы чаще всего были единичны. В целом отмечено стойкое увеличение средних размеров черепа.

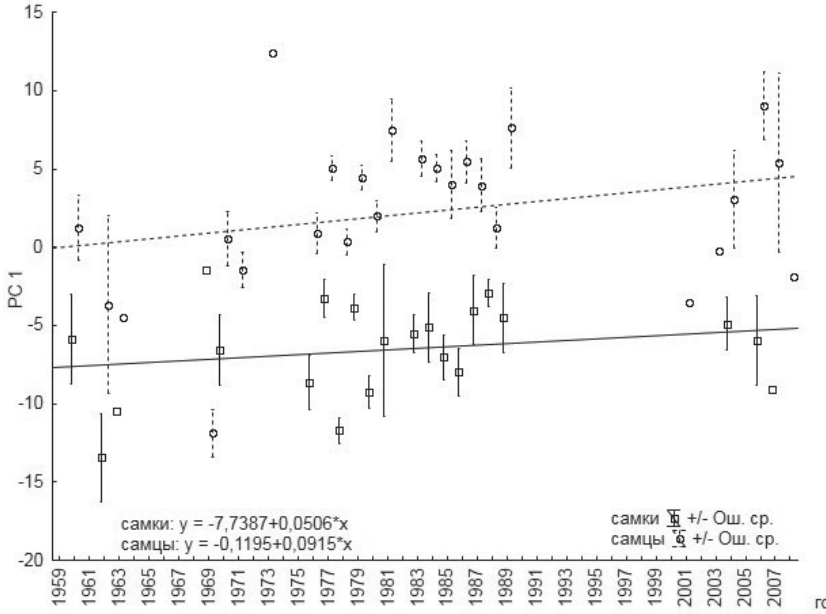


Рис. 1. Изменение размеров черепа у лисиц первого года жизни.

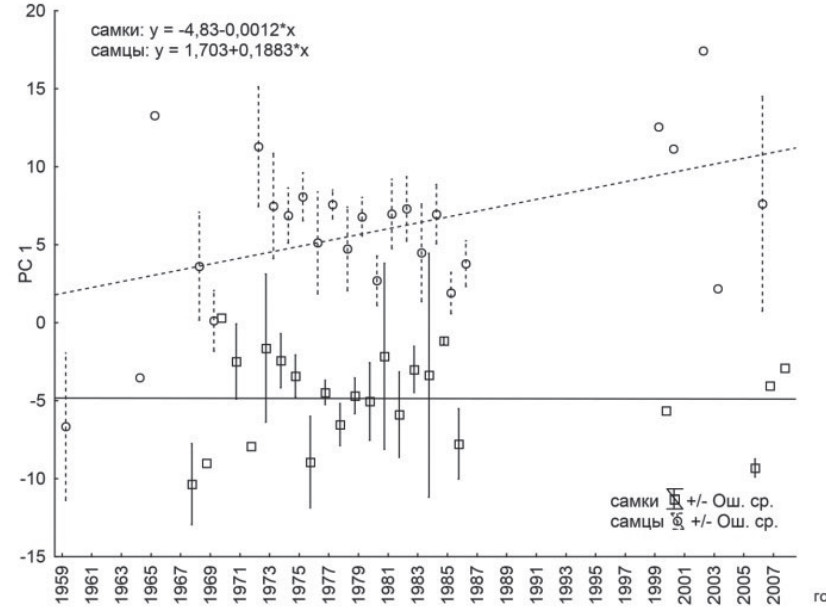


Рис. 2. Изменение размеров черепа у лисиц старше одного года.

Сопоставление размаха изменчивости средних размеров черепа лисицы за исследуемый период времени с литературными данными об изменчивости размеров черепа лисицы на территории Евразии (рис. 3) показало, что средние размеры могут изменяться во времени в значительном диапазоне. На рисунке для исследуемого региона показаны размахи средних многолетних размеров черепа.

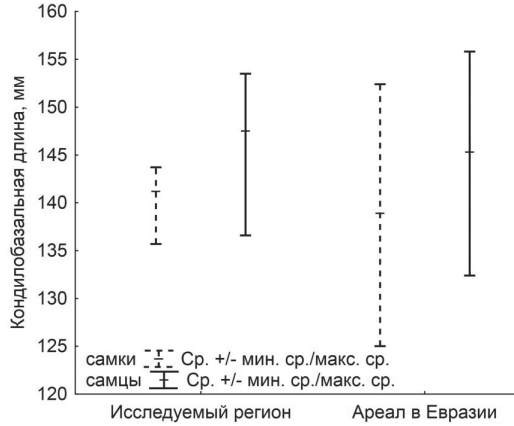


Рис. 3. Диаграмма размаха средних значений размеров черепа обыкновенной лисицы.

ВЫВОДЫ

Наблюдается увеличение средних размеров черепа лисицы.

В широтном диапазоне наибольшие размеры отмечены для широкой переходной зоны между лесом и степью. Отсутствует тенденция к увеличению размеров к северу, что согласуется с правилом оптимума (Терентьев, 1966). В долготном диапазоне существенных изменений размеров не наблюдается.

Размах изменчивости во времени велик относительно географической изменчивости и при малых несинхронных выборках может оказывать существенное влияние на результаты.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гиляров А.М. Популяционная экология. M.StatSoft: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.

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

Корытин Н.С. Половая и возрастная изменчивость размеров черепа обыкновенной лисицы из Предуралья // Анализ размерной и возрастной структуры популяций позвоночных. Свердловск: УрО АН СССР, 1988. С. 38–48.

Корытин Н.С., Ендукин А.Ю. Сравнение двух методов определения возраста у красной лисицы // Вопросы экологии животных. Информационные материалы Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1982. С. 17.

Маркина А.Б. К вопросу о возрастной краниологии лисицы (*Vulpes vulpes* L.) // Труды биологического института СО АН СССР. 1968. Вып. 8. С. 171–179.

Новиков Г.А. Хищные млекопитающие фауны СССР. М. — Л.: Издательство АН СССР, 1956. 294 с.

Одум Ю. Экология: В 2-х т. М.: Мир, 1986. Т.2. 376 с.

Павлинов И.Я., Нанова О.Г., Спасская Н.Н. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 1. Соотношение разных форм групповой изменчивости // Журнал общей биологии. 2008. Т. 69. № 5. С. 344–354.

Пузаченко А.Ю. Инварианты и динамика морфологического разнообразия (на примере черепа млекопитающих) // Автореф. диссер. ... д.б.н., М., 2013. 48 с.

Терентьев П.В. Методические соображения по изучению внутривидовой географической изменчивости // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Труды Всесоюзного совещания. Свердловск, 1966. С. 3–20.

Фалеев В.И., Галактионов Ю.К., Васильев А.Г. Общие проблемы изучения внутривидовой морфологической изменчивости млекопитающих // Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2004. С. 8–26.

Дентальный микрорельеф и трофические адаптации ранних голарктических наземных беличьих (Sciuridae: Xerinae: Marmotini)

В.В. Гусовский

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

Ключевые слова: беличьи, грызуны, микрорельеф, палеозоология, палеоэкология

Целью данной работы было определить трофические предпочтения ранних представителей трибы Marmotini. В качестве объекта исследования был выбран типовой вид мио-плиоценового рода *Spermophilinus* De Bruijn et Mein, 1968 — *S. bredai* (von Meyer, 1848), занимающий ключевое положение среди базальных представителей трибы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пять третьих нижних моляров (m3) *Spermophilinus bredai* из позднемиоценового (ранний валлезий, MN 9) местонахождения Грицев на Западной Украине были исследованы с применением метода анализа микрорельефа эмали по методике Merceron и др. (2004, 2005), адаптированной для мелких млекопитающих, в том числе беличьих (Nelson, Badgley, Zakem, 2005). На каждом зубе рассматривались по три области жевательной поверхности площадью 300x300 мкм (в сумме — пятнадцать), сфотографированные под сканирующим электронным микроскопом (Zeiss Auriga CrossBeam, Уральский центр коллективного пользования «Современные нанотехнологии» УрФУ). В пределах выделенных областей регистрировались микроповреждения четырех типов: крупные ямки, широкие царапины, мелкие ямки и тонкие царапины. Результаты были сопоставлены с данными, полученными от древесных беличьих с рационом из семян и плодов — обыкновенная белка *Sciurus vulgaris* (Linnaeus, 1758): два m3 (шесть областей), а также от зеленоядных представителей специализированных наземных беличьих — большой суслик *Spermophilus major* (Pallas, 1779): один m3 (три области), даурский суслик *Spermophilus dauricus* (Brandt, 1844): один m3 (три области). На основе этих данных был проведен анализ соответствий.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Жевательная поверхность щёчных зубов *Spermophilinus bredai* характеризуется эквивалентным соотношением мелких ямок и тонких царапин при умеренной их доле в общем числе структур микрорельефа. При этом количество крупных ямок было относительно невелико.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По сравнению с контрольными экземплярами, рацион *Spermophilinus bredai* ближе всего к рациону обыкновенной белки (*Sciurus vulgaris*). Это позволяет предполагать для *Spermophilinus* рацион, состоявший преимущественно из семян древесных растений, покрытых твердыми оболочками.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Merceron G., Blondel C., Brunet M., et al. The Late Miocene paleoenvironment of Afghanistan as inferred from dental microwear in artiodactyls // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoeco-logy. 2004. V. 207. P. 143–163.

Merceron G., Blondel C., de Bonis L., et al. A new method of dental microwear analysis: application to extant primates and Ouranopithecus macedoniensis (Late Miocene of Greece) // Palaios. 2005. V. 20. P. 551–561.

Nelson S., Badgley C., Zakem E. Microwear in Modern Squirrels in Relation to Diet // Palaeontologia Electronica 2005. V. 8. № 1. 14A.

Учет частоты эмбриональной смертности у дрозофилы (*Drosophila melanogaster* Fallén, 1823) как биоиндикационный показатель состояния среды

К.А. Дегтярёва, В.В. Клюева

Белгородский государственный национальный исследовательский университет, г. Белгород

Ключевые слова: биотестирование, дрозофила, эмбриональная смертность.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время актуальным вопросом является подбор эффективных методов оценки состояния окружающей среды с помощью различных тест-организмов. Дрозофила активно используется как модельный организм, в том числе для биоиндикационных исследований, благодаря своей чувствительности к компонентам среды, на которой содержится, а также ярко выраженным ответным сигналам, поступающим на различные виды стресса (Стрижельчик, 2005; Бондаренко, Дукельская, 2007; Тарасова, Батлуцкая, 2013 и др). Цель работы — биотестирование проб снежного покрова из точек с различной степенью урбанизации посредством учета эмбриональной смертности (ЭС) у дрозофилы и оценка возможности использования данного метода для биоиндикации состояния среды.

Задачи: 1) рассмотреть влияние исследуемых проб снега на жизнеспособность особей дрозофилы на различных стадиях жизненного цикла; 2) определить частоту возникновения ранних (РЭЛ) и поздних эмбриональных леталей(ПЭЛ) у дрозофилы; 3) выявить зависимость частоты ЭС от уровня антропогенной нагрузки. Гипотеза, проверяемая в работе — частота эмбриональной смертности, индуцированная пробами с урбанизированных территорий, выше, чем с территорий, отнесенных к рекреационным зонам и ООПТ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве объекта исследования использовали имаго дрозофилы (*Drosophila melanogaster*) лабораторной линии дикого типа Canton-S. Регистрировали раннюю и позднюю эмбриональную смертность, а также смертность на стадиях личинки, куколки и имаго.

Отбор проб снега производили в 7 точках. Пробные площадки находились на расстоянии не менее 100 м от автодорог на открытой ровной местности (рис. 1).

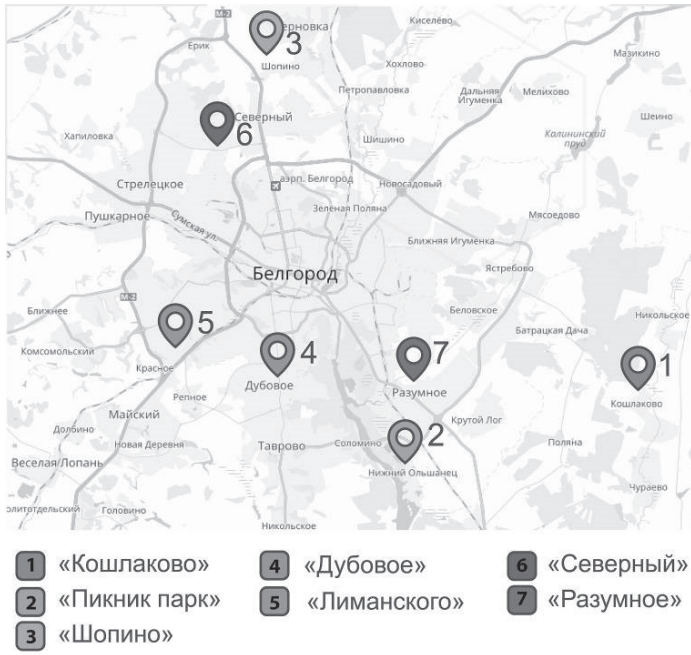


Рис. 1. Расположение пробных площадок.

Площадки «Пикник парк», «Дубовое», «Шопино» находятся в достаточной удаленности от города (в окрестностях отсутствуют промышленные предприятия и крупные автомагистрали)и относятся к рекреационным зонам. Площадки «Лиманского», «Северный», «Разумное» находятся в промышленных зонах города, относятся к урбанизированным территориям. За условную норму принимали площадку «Кошлаково» — окрестности села, находящиеся в зоне ООПТ.

Для отбора проб в каждой точке закладывали пробные площадки 5×5 м. Снег отбирали на всю глубину снежного покрова, не задевая почву, по углам квадрата пробной площадки и в её центре. Далее готовили объединенную пробу, растапливали при комнатной температуре, полученную талую воду фильтровали и использовали для анализа.

Жизнеспособность дрозофилы оценивали по числу погибших особей на каждой стадии развития (яйцо, личинка, куколка, имаго).

Для определения частоты ЭС, самцов трое суток экспонировали на питательной среде, приготовленной на анализируемой воде. Затем исследуемых самцов скрещивали с половозрелыми интактными самками. Через трое суток отбрасывали родительское поколение и производили учет погибших и выживших эмбрионов. Частоту ЭС рассчитывали как отношение неразвившихся эмбрионов к их общему количеству. Также среди нежизнеспособных эмбрионов определяли число РЭЛ и ПЭЛ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для учета частоты ЭС и числа РЭЛ и ПЭЛ было проанализировано 4932 эмбриона дрозофилы. Результаты анализа приведены в таблице.

Таблица. Результаты анализа ЭС и учета РЭЛ и ПЭЛ

Площадка	РЭЛ	ПЭЛ	Кол-во выживших эмбрионов	Общее кол-во проанализированных эмбрионов
Кошлаково	9	4	843	856
Пикник парк	19	1	473	493
Шопино	19	3	766	788
Дубовое	38	17	908	963
Лиманского	40	21	563	624
Северный	51	16	421	488
Разумное	73	19	628	720
ВСЕГО				4932

За ЭЛ принимали как доминантные летальные мутации (ДЛМ), приводящие к гибели потомков на эмбриональных стадиях развития, так и случайную смертность, поскольку существует трудность определения количества ДЛМ, состоящая в том, что нельзя разделить непосредственно гибель зигот от ДЛМ и случайную смертность (Иванов, 2011).

Анализ динамики выживаемости дрозофилы на различных стадиях жизненного цикла показывает, что наибольшая смертность наблюдается на стадиях эмбрионального развития и личинки на пробах, собранных в точках, характеризующихся повышенным уровнем урбанизации («Лиманского», «Северный», «Разумное»). Процент смертностина стадии яйца здесь колеблется от 9.78 до 13.73% от общего количества эмбрионов, на стадии личинки от 7.85 до 15.99% (рис. 2).

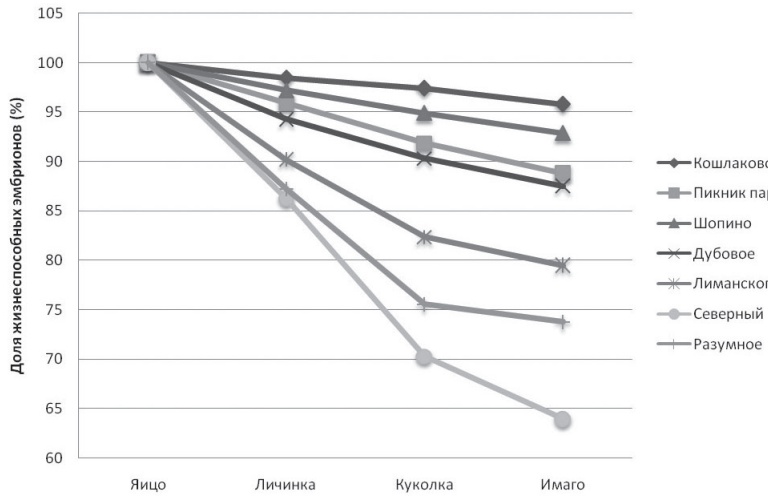


Рис. 2. Динамика выживаемости особей дрозофилы на разных стадиях развития.

Показатели средней ЭС на всех опытных площадках значимо выше, чем на площадке, принятой за условную норму. Наибольшая частота ЭС в пробах, собранных с площадок «Северный» и «Разумное» и составляет 12.98±0.92% и 13.27±1.12% соответственно (рис. 3).

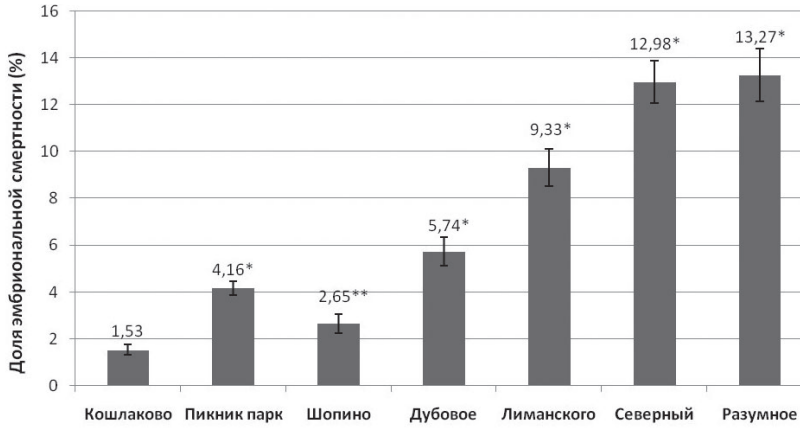


Рис. 3. Средняя ЭС дрозофилы — различия между условной нормой и опытом статистически значимы; при p≤0.05** — различия между условной нормой и опытом статистически значимы при p≤0.01.*

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наибольшая величина среднего показателя частоты ЭС наблюдается на урбанизированных территориях «Северный», «Разумное», «Лиманского», наименьшая на территориях, отнесенных к рекреационным зонам, что не противоречит выдвинутой гипотезе. Показана возможность использования метода учета ЭС у дрозофилы в качестве биоиндикационного показателя состояния среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бондаренко Л. В., Дукельская А. В. Методы тестирования генетической активности факторов окружающей среды // Экологическая генетика. 2007. Т. V. № 1. С. 42–44

Иванов Ю. Н. Определение количества спонтанных доминантных летальных мутаций в геноме *Drosophila melanogaster* // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2011. Т. 15. № 3. С. 595–599

Стрижельчик Н. Г. Drosophila melanogaster (Diptera: Drosophilidae) как тест-система для оценки мутагенности лекарственных препаратов // Известия харьковского энтомологического общества, 2005 (2006). Т. XIII. № 1–2. С. 164–167

Тарасова К. А., Батлуцкая И. В. Изменение частоты доминантных мутаций у дрозофилы под воздействием некоторых продуктов биохимического производства // Вестник Омского университета. 2013. № 4. С. 187–190.

Разнообразие урбанизированных растительных сообществ с доминированием инвазивного *Acer negundo* L.

Д.И. Дубровин[1, 2]

[1] *Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина*

[2] *Институт экологии растений и животных УрО РАН*

Ключевые слова: инвазивные растения, клен ясенелистный, урбанизированные ландшафты.

ВВЕДЕНИЕ

Влияние инвазивных растений на аборигенные сообщества исследовалось неоднократно (обзоры: Vila et al., 2011; Gioria, Osborne, 2014). Важным следствием расширения ареалов инвазивных растений считается снижение разнообразия аборигенных сообществ (Vila et al., 2006) и есть много сообщений о негативных эффектах, сопровождающих инвазии растений (Maron, Marler, 2008; Hejda et al., 2009; Vila et al., 2011;). Существует и альтернативная позиция, в соответствии с которой инвазивные виды могут повышать разнообразие, дополняя сообщества (Davis, 2011). Поэтому вопрос о влиянии инвазивных видов на аборигенные сообщества остается открытым и исследования в этом направлении актуальны.

Инвазивный клен ясенелистный *Acer negundo* L. активно расселяется в России (Колтунова, Кузьмин, 2017) на нарушенных и полуестественных территориях (Виноградова и др., 2009; Гусев и др., 2016). Есть свидетельства, что в сообществах с доминированием *A. negundo* снижается разнообразие аборигенных растений (Емельянов, Фролова, 2017).

Цель: оценить разнообразие растительных сообществ при доминировании вдревостое инвазивного *A. negundo*. Проверяли гипотезу, что в сообществах с доминированием инвазивного *A. negundo* α- и γ-разнообразие растений ниже, чем в сообществах с доминированием других видов деревьев.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для проведения исследований были выбраны 12 пар участков: 8 на территории г. Екатеринбурга, 3 на территории г. Арамиль и 1 участок на

территории пос. Кольцово. Участки для размещения пробных площадей (ПП) подбирали парно с учетом следующих критериев: а) на одном из участков доминировал *A. negundo*, а на парном — другие виды деревьев; б) нахождение пар участков в схожих условиях не далее 0.4 км друг от друга (в единственном случае — 2 км); в) сходные сомкнутости крон деревьев первого и второго ярусов. На участках, контрольных к участкам с *A. negundo*, доминировали следующие виды: вяз гладкий *Ulmus laevis* Pall. (3 участка), яблоня ягодная *Malus baccata* (L.) Borkh. (2 участка), сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L. (2 участка), черемуха обыкновенная *Padus avium* Mill. (1 участок), ива ломкая *Salix fragilis* L. (1 участок), липа сердцевидная *Tilia cordata* Mill. (1 участок), рябина обыкновенная *Sorbus aucuparia* L. (1 участок), ива белая *Salix alba* L. (1 участок).

На каждом участке выполняли геоботаническое описание на ПП 20×20 м. Виды растений и их принадлежность к жизненной форме дерева, кустарника или травянистого растения определяли по Куликову (2010). *A. negundo* учитывали, как вид дерева. Характеристика α-разнообразия — число видов на 400 м^2.

Для оценки γ-разнообразия строили кривые накопления видов для каждого яруса и для сообщества в целом с помощью EstimateS WiN 910 (v. 12.3.97.96, 4DSAS, 2013) с графической интерпретацией в Microsoft Office Excel 2010. Для оценки α-разнообразия использовали однофакторный дисперсионный анализ в STATISTICA (v. 10.0.228.2, StatSoft Inc., 2010).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

γ-разнообразие. В 24 описаниях обнаружено 190 видов растений. На участках с доминированием клена произрастали 88 видов трав и 26 видов древесных растений. На участках без доминирования клена — 138 и 40 видов, соответственно.

В сообществах с доминированием инвазивного клена оценки γ-разнообразия всех ярусов были заметно ниже, чем в сообществах других видов деревьев (рис. 1, а). Список видов трав под инвазивным кленом был на 50 видов (36%) меньше, чем в зарослях других деревьев (рис. 1, б). γ-разнообразие кустарников в зарослях *A. negundo* и других деревьев различалось на 14 видов (35%; рис. 1, в), деревьев — на 6 видов (30%; рис. 1, г). О значимом снижении γ-разнообразия растений в зарослях *A. negundo* свидетельствует то, что диапазоны стандартных отклонений для накопленных чисел видов не перекрываются.

α-разнообразие. Оценки средней плотности видов трав и деревьев были значимо ниже в зарослях *A. negundo*, по сравнению с зарослями других деревьев. Медиана плотности на 400 м^2 всех видов растений под кленом меньше на 11,5 видов (29%; рис. 2, а). Под пологом клена

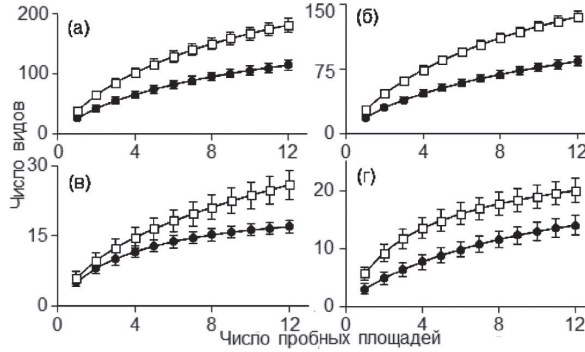


Рис. 1. Кривые разрежения (±SD) для числа видов (а — все виды; б — травы; в — кустарники; г — деревья) в зарослях A. negundo (●) или других видов деревьев (□).

медиана плотности видов трав меньше на 11 видов (39%; рис. 2, б); видов деревьев — меньше на 2 вида (44%; рис. 2, г). Плотность видов кустарников значимо не различается в зависимости от доминирующего дерева (рис. 2, в).

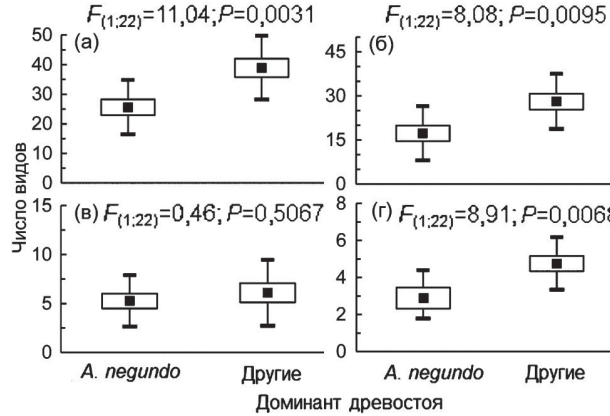


Рис. 2. Число (среднее; ±SE; ±2SD) на 400 м² видов растений разных жизненных форм (а — общее; б — травянистые; в — кустарники; г — деревья).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом, рабочая гипотеза справедлива. В зарослях *Acer negundo* γ-разнообразие растительных сообществ ниже, чем в зарослях деревьев других видов. Гипотеза справедлива как для общего числа видов, так и для видового богатства отдельных ярусов. На 24 площадях выявлено 190 видов растений: 152 вида трав, 18 видов кустарников и 20 видов

деревьев; из них 114 — в зарослях *A. negundo*, 178 — в зарослях разных видов деревьев. Гипотеза о снижении α-разнообразия в зарослях *A. negundo* подтверждена для трав и деревьев, богатство которых в зарослях клена ниже, чем в зарослях других видов деревьев. Для богатства кустарников влияние *A. negundo* на α-разнообразие не подтверждено.

Таким образом, инвазия североамериканского клена *Acer negundo* в урбанизированных ландшафтах Среднего Урала сопровождается снижением разнообразия растений в занятых кленом местообитаниях.

Автор признателен Д.П. Крупиной — за помощь в выполнении полевых работ; Н.В. Золотаревой, А.А. Коржиневской — за помощь в определении растений. Работа выполнена в рамках государственного задания ИЭРиЖУрО РАН и при поддержке программы фундаментальных исследований УрО РАН (проект 18–4–4–24).

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, 2009. 503 с.

Гусев А.П., Шпилевская Н.С., Веселкин Д.В. Инвазия клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) как причина нарушения восстановительных процессов в ландшафтах Беларуси // Актуальные проблемы экологии в XXI веке. 2016. С. 29–32.

Емельянов А.В., Фролова С.В. Клен ясенелистный (*Acer negundo* L.) в прибрежных фитоценозах р. Ворона // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 2. С. 40–43.

Колтунова А.И., Кузьмин Н.И. Клён ясенелистный (*Acer negundo* L.) в Оренбуржье // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2017. № 5 (67). С. 211–213.

Куликов П.В. Определитель сосудистых растений Челябинской области. Екатеринбург: УрО РАН. 2010. 972 с.

Davis M.A., Chew M.K., Hobbs R.J., et al. Don't judge species on their origins // Nature. 2011. V. 474. P. 153–154.

Gioria M., Osborne B.A. Resource competition in plant invasions: emerging patterns and research needs // Frontiers in Plant Science. 2014. V. 5. P. 1–21.

Hejda M. Pysek P., Jarosık V. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities // Journal Ecology. 2009. V. 7. P. 393–403.

Maron J.L., Marler M. Effects of native species diversity and resource additions on invader impact // American Nature. 2008. V. 1172. P. 18–33.

Vila M., Espinar J.L., Hejda M., et al. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems // Ecology Letters. 2011. V. 14. P. 702–708.

Vila M., Tessier M., Suehs C.M., et al. Local and regional assessment of the impacts of plant invaders on vegetation structure and soil properties of Mediterranean islands // Journal Biogeography. 2006. V. 33. P. 853–861.

Отпад деревьев пихты сибирской на начальных стадиях развития очагов массового размножения уссурийского полиграфа

А.А. Ефременко, Д.А. Демидко

Институт леса им. В.Н Сукачева ФИЦ КНЦ Сибирского отделения Российской академии наук (ФИЦ КНЦ СО РАН), г. Красноярск

Ключевые слова: инвазионные виды, отмирание деревьев, таксационные характеристики, *Abies sibirica* Ledebour, *Polygraphus proximus* Blandford.

ВВЕДЕНИЕ

Инвазия насекомых-фитофагов, то есть их умышленное или непреднамеренное внесение человеком за пределы их естественного ареала, может оказывать значительное влияние на аборигенные экосистемы, в том числе, лесные (Liebhold et al., 2017). При этом риск подобного развития событий за последние несколько десятилетий возрос многократно: частота инвазий чужеродных организмов возрастает со временем (Масляков, Ижевский, 2011). Связано это, в случае насекомых, преимущественно с изменениями климата, структуры землепользования и интенсификацией межрегиональной торговли (Seebens et al., 2018).

Чужеродные дендрофильные организмы занимают значительное место среди прочих видов-вселенцев (Масляков, Ижевский, 2011). Многие из них, включая ксилофагов, способны оказывать значительное воздействие на лесные экосистемы, вплоть до смены породного состава лесов (Liebhold et al., 2017). Одним из таких видов является полиграф уссурийский *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae), который по меньшей мере дважды был завезён на территорию Сибири во второй половине XX века (Баранчиков и др., 2014; Kononov et al., 2016). В первичном ареале, который занимает юг российского Дальнего Востока, Хоккайдо, Корею и северо-восток Китая, этот вид селится преимущественно на местных видах пихты. Будучи довольно активным физиологически, он, тем не менее, наносил ущерб, лишь повреждая заготовленные деревья или атакуя пихты в очагах сибирского шелкопряда (Куренцов, 1941; Старк, 1952; Яновский, 1999).

Иная картина сложилась на территории Сибири. Не проявляя себя в течение нескольких десятилетий после вселения, уссурийский

полиграф в конце 1990-х годов дал вспышку массового размножения в пихтовых (*Abies sibirica* Ledebour) лесах нескольких регионов (Баранчиков и др., 2014). Его вторичный ареал на данный момент практически совпал с ареалом *A. sibirica* в Западной Сибири, смежных с ней частях Красноярского края и Хакасии (Кривец и др., 2014б, 2015) и, по-видимому, будет расширяться в дальнейшем. Из-за некоторых особенностей строения тканей ствола *A. sibirica* оказалась неустойчива к полиграфу (Астраханцева и др., 2014). Результатом этого стала прогрессирующая гибель древостоев пихты на больших площадях (Кривец и др., 2014а, 2015).

Для понимания динамики формирования очага массового размножения полиграфа уссурийского в конкретном древостое важно знать, какие деревья заселяются им на разных этапах вспышки. Известно, что вероятность поселения стволовых вредителей может быть связана, в частности, с диаметром дерева-хозяина (Six, Skov, 2009). В ходе этого исследования мы проверяли предположение о том, что на разных этапах развития очага массового размножения уссурийский полиграф предпочитает заселять деревья разных диаметров.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованные древостои расположены на юго-восточной окраине Западно-Сибирской равнины, в зоне подтайги и островной лесостепи Средней Сибири. Для этого региона характерна приуроченность пихтовых древостоев к долинам и надпойменным террасам рек, где условия для лесообразующей породы близки к оптимальным (Назимова и др., 1969).

Первый древостой — пихтарник разнотравный — находился в окрестностях п. Козулька (Козульский район, Красноярский край), далее — «Козулька». Здесь была заложена пробная площадь в 0.25 га. До начала массового размножения полиграфа в древостое доминировала *A. sibirica*, в незначительном количестве в главный полог входили *Pinus sibirica* Du Tour и *Populus tremula* Linnaeus. Хорошо развитый подлесок состоял из *Spirea media* Franz Schmidt, *Rubus idaeus* Linnaeus и *Sorbus sibirica* Hedlund. К началу исследования (2013 год) очаг полиграфа уже прекратил своё существование в связи с практически полной гибелью пихты.

Второй древостой, где мы заложили пробную площадь в 0.6 га, расположен в окрестностях п. Памяти 13 Борцов (Емельяновский район, Красноярский край), далее — «13 Борцов». В древостое господствует *A. sibirica*, небольшое участие принимают *P. sibirica* и *P. tremula*. В подлеске преобладает *S. sibirica*. Исследуемый участок расположен в пределах пихтового разнотравного леса. Ко времени

проведения работ (2017 год) распада древостоя не произошло, хотя значительная часть деревьев пихты была заселена или отработана полиграфом уссурийским.

На площади «Козулька» у всех деревьев были промерены диаметры. Для погибших деревьев пихты устанавливали наличие в прошлом поселений полиграфа уссурийского по характерным ходам, отпечатанным на заболони. После этого дерево валили для взятия спилов с целью установить методами дендрохронологии приуроченность его гибели к определённой фазе развития очага.

На площади «13 Борцов» также измеряли диаметры у всех деревьев и устанавливали наличие поселений полиграфа. Однако, поскольку массовое размножение в этом древостое было на начальной стадии, необходимость датировки года их гибели отсутствовала, и валку не производили.

Спилы, взятые на площади «Козулька», высушивали, шлифовали наждачной шкуркой с постепенно уменьшающимся размером зерна, и сканировали с разрешением от 1200 до 4800 dpi. На отсканированных спилах ширину годичных колец измеряли с помощью специализированной программы CooRecorder (Cybis Dendrochronology, 2018).

Полученные древесно-кольцевые ряды (один или два для каждого дерева) подвергали перекрёстному датированию для установления года гибели дерева, за который принимали год формирования последнего годичного кольца. В ходе этой процедуры каждый ряд мы сопоставляли с эталонной древесно-кольцевой хронологией, ранее построенной по материалам исследования живых деревьев *A. sibirica* в древостое, находящемся на расстоянии 8 км от площади «Козулька». И эталонный, и датируемый временные ряды предварительно подвергались процедуре удаления тренда и проходили через фильтр высоких частот, что позволяло удалить из них компоненты, вносимые как возрастными изменениями, так и случайными воздействиями. В результате древесно-кольцевые ряды сохраняли только общую компоненту, выраженную безразмерными индексами, что обеспечивало корректность датирования (Methods of Dendrochronology, 1992). Для исследуемого ряда подбиралось такое положение относительно эталонной хронологии, в котором коэффициент корреляции Пирсона между ними был максимальным. Если он был равным или большим 0.35, то датировка считалась успешной.

Статистическая значимость различий между диаметрами оценивалась с использованием непараметрического пошагового критерия Гао (Konietschke et al., 2015) в среде статистической обработки R (R Core Team, 2018). В качестве порогового значения принимался уровень значимости 0.05.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На площади «Козулька» доля живых деревьев пихты, рассчитанная по сумме площадей поперечных сечений ствола (СППС), составила на момент обследования 9.23%, на площади «13 Борцов» — 46.47%. При этом на площади «Козулька» доля живых деревьев, рассчитанная по числу стволов, составляла 9.10%, «13 Борцов» — 24.65%.

На пробной площади «Козулька» удалось успешно датировать гибель 139 деревьев пихты из 150 погибших, имеющих следы поселения полиграфа уссурийского. Из них за 26 лет (1976–2001 гг.) погибло 29 деревьев, что суммарно составляет 6.45% (в среднем 0.2% в год) по СППС. В дальнейшем отмирание шло по нарастающей от 2002 года, когда погибло 12 деревьев (2.7% по СППС) до 2005 — 25 деревьев (21.7%). Завершение вспышки массового размножения полиграфа и функционирования очага на площади «Козулька» датируется 2008 годом, когда погибло 11 деревьев (11.9% по СППС). Гибель в последующее время была незначительна. Всего в 2002–2008 годах погибло 105 деревьев пихты, что составило 87.0% по СППС.

Функционирование очага массового размножения на пробной площади «Козулька» чётко разделяется на стадии. В 2002 и 2003 годах (начальная стадия вспышки) отмирание деревьев резко ускорилось по сравнению с прошлыми годами (рис. 1). Следующие три года (2004–2006) характеризуются наивысшей скоростью отмирания деревьев и являются периодом кульминации вспышки. К 2007 году кумулятивное отмирание превысило 70% по СППС. В этом и в 2008 годах вспышка затухала.

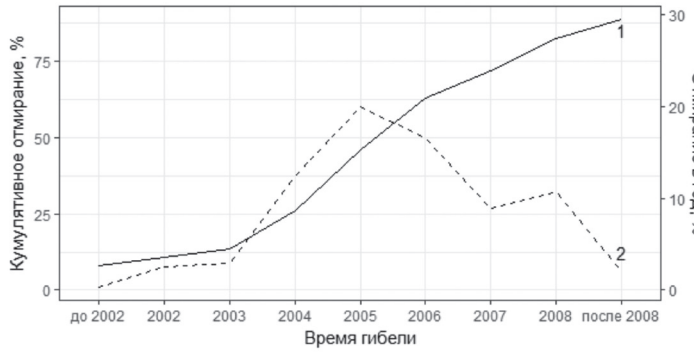


Рис. 1. Динамика отмирания деревьев на пробной площади «Козулька»,% от суммы площадей поперечных сечений. 1 — кумулятивное отмирание; 2 — отмирание за год.

Сопоставление значений кумулятивного отмирания в действующем очаге на пробной площади «13 Борцов» с таковыми для площади «Козулька» показывает, что вспышка массового размножения здесь находится вблизи своей кульминации. Рассчитанное по СППС кумулятивное отмирание для «13 Борцов» на 2017 год близко к значению для «Козульки» в 2005 году (соответственно, 53.5 и 45.9%). Однако, смертность деревьев в 2017 году (3.9%) не соответствует значениям, ожидаемым для максимума развития вспышки. Вероятно, отмирание пихтовой части древостоя на площади «13 Борцов» проходит медленнее, чем на площади «Козулька».

На пробной площади «Козулька» статистически значимые различия по диаметру ствола были найдены между деревьями, погибшими до начала вспышки массового размножения и в её начале, с одной стороны, и деревьями, погибшими на фазе кульминации, затухания либо пережившими вспышку — с другой (рис. 2). Средний диаметр (± стандартное отклонение) деревьев, погибших на площади «Козулька» до кульминации вспышки, равен 13.2±4.6 см, а у погибших на последующих стадиях, либо переживших вспышку, соответственно, 25.9±7.8 см.

Так как очаг полиграфа уссурийского на площади «13 Борцов» продолжал функционировать на момент исследования, мы могли сравнить диаметры только у старого сухостоя, свежего сухостоя и

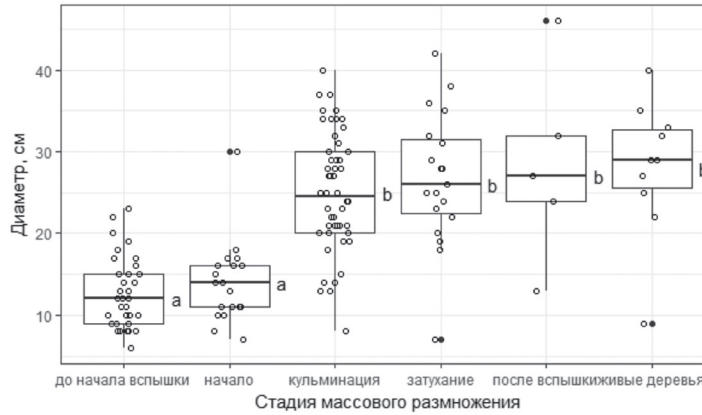


Рис. 2. Диаметр деревьев, выживших или погибших на разных стадиях вспышки массового размножения на площади «Козулька». Поперечные линии обозначают медиану, прямоугольники — границы квартилей, точки с заливкой — резко выделяющиеся измерения (выбросы), точки без заливки — результаты измерений диаметра отдельных деревьев. Разными буквами обозначены группы, статистически значимо различающиеся по диаметру.

живых деревьев. По результатам сравнения было установлено, что диаметр старого сухостоя значимо меньше, чем у свежего сухостоя и живых деревьев (рис. 3). Средний диаметр старого сухостоя был равен 10.9±7.1 см, свежего сухостоя — 25.1±12.4 см, живых деревьев — 18.3±7.4 см.

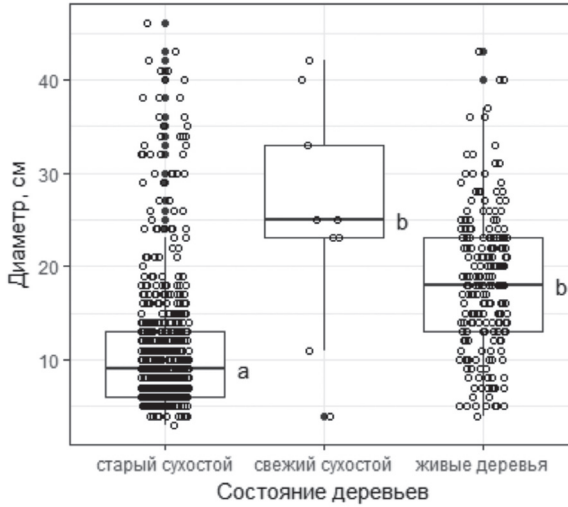


Рис. 3. Диаметр деревьев разных категорий состояния на площади «13 Борцов». Поперечные линии обозначают медиану, прямоугольники — границы квартилей, точки с заливкой — резко выделяющиеся измерения (выбросы), точки без заливки — результаты измерений диаметра отдельных деревьев. Разными буквами обозначены группы, статистически значимо различающиеся по диаметру.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Наиболее полное представление о предпочтениях деревьев полиграфом уссурийским при заселении им пихт дают результаты анализа данных с пробной площади «Козулька». Этот короед до начала массового размножения и на первой его стадии предпочитает заселять преимущественно деревья с диаметрами ниже среднего по древостою (рис. 2).

Незавершённость вспышки массового размножения на участке «13 Борцов» не позволяет настолько же подробно проанализировать особенности выбора деревьев уссурийским полиграфом. Однако, сравнение доли погибших тут деревьев с данными по скорости отмирания деревьев на разных стадиях развития очага (рис.1) позволяют

предположить, что в этом очаге на момент обследования была завершена начальная стадия вспышки и проходила стадия кульминации. Соответственно, старый сухостой здесь соответствует деревьям, погибшим до начала, в начале и частично во время кульминации вспышки на участке «Козулька», свежий сухостой — погибшим во время кульминации вспышки, а живые деревья — деревьям, на площади «Козулька» погибшим в завершении кульминации, во время затухания вспышки и оставшимся живыми после её затухания. Логично допущение, что старый сухостой на площади «13 Борцов», имеющий значимо меньший диаметр по сравнению со свежим сухостоем и живыми деревьями (рис. 3) погиб, главным образом, до вспышки и в её начале.

Известен ряд исследований, в которых показано предпочтение короедов к поселению на деревьях определённого диаметра. Так, крупные жуки *Dendroctonus ponderosae* Hopkins с большей вероятностью атаковали деревья по мере возрастания их диаметра, а сравнительно небольшие жуки *Ips pini* Say демонстрировали противоположную тенденцию (Six, Skov, 2009). Ещё для одного вида дендроктонов (*Dendroctonus rufipennis* Kirby) также показано предпочтение к заселению более крупных деревьев (Hart et al., 2014). Чрезвычайно интересны результаты, полученные на разных стадиях массового размножения *Dendroctonus simplex* LeConte. Если в начале вспышки этот короед предпочитает заселять наиболее крупные деревья, то позднее эта закономерность становится несколько менее выраженной. Авторы связывают переход *D. simplex* на деревья с меньшим диаметром истощением предпочитаемой кормовой базы (Crocker et al., 2016).

Данные, полученные для короедов с разными размерами тела и размножающихся в массе в одних и тех же древостоях (Six, Skov, 2009), однозначно указывают на то, что более мелкие виды предпочитают деревья меньших диаметров. Очевидно, что полиграф уссурийский, более мелкий по сравнению с обсуждаемыми здесь видами *Dendroctonus* и *Ips* должен в первую очередь осваивать деревья наименьших диаметров. Это предположение вполне совпадает с ситуацией, сложившейся на исследованных пробных площадях.

Однако, плотность поселения *P. proximus*, рассчитанная по количеству семей на дм^2, выше на деревьях большего диаметра (Керчев, 2014), что, на первый взгляд, противоречит полученным нами данным. Это кажущееся противоречие может быть объяснено, если принять в расчёт, что на исследованные древостои не воздействовали какие-либо ослабляющие факторы катастрофического характера (пожары, дефолиация и др.). Следовательно, атакам полиграфа уссурийского до начала массового размножения и на первом его этапе должны были подвергаться деревья, ослабленные иными, хронически

действующими факторами, в частности, пихты, отставшие в росте и подвергающиеся мощному конкурентному давлению со стороны более крупных особей. И лишь после накопления достаточной численности и исчерпания оптимальной части кормовой базы популяция *P. proximus* начинает осваивать более крупные деревья, что в древостоях с доминированием пихты приводит к распаду главного полога.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Популяции полиграфа уссурийского (*P. proximus*) в древостоях *A. sibirica* до начала вспышки массового размножения и на начальной её стадии атакуют деревья небольших (до 16 см) диаметров. Это связано с ослабленным состоянием этих деревьев из-за конкуренции со стороны более крупных особей, из чего следует недостаточная способность к формированию защитной реакции. Кульминация вспышки массового размножения в очагах этого короеда начинается только после гибели большинства отстающих в росте, ослабленных деревьев.

Авторы признательны В.М. Петько, Н.С. Бабичеву и Г.А. Антонову за помощь при сборе материала в поле, а также Ю.Н. Баранчикову за полезное обсуждение результатов. Работа была выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ № 17–04–01765а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Астраханцева Н.В., Пашенова Н.В., Петько В.М., Баранчиков Ю.Н. Реакция тканей ствола пихты сибирской и пихты белокорой на инокуляцию фитопатогенным грибом *Grosmannia aoshimae* (Ohtaka, Masuya et Yamaoka) Masuya et Yamaoka — ассоциантом уссурийского полиграфа // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2014. Вып. 207. С. 142–153.

Баранчиков Ю.Н., Демидко Д.А., Лаптев А.В., Петько В.М. Динамика отмирания деревьев пихты сибирской в очаге уссурийского полиграфа // Лесной вестник. 2014. № 6. С. 132–138.

Керчев И.А. Экология полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera; Curculionidae, Scolytinae) в Западно-Сибирском регионе инвазии // Российский журнал биологических инвазий. 2014. Вып. 2. С. 80–95.

Кривец С.В., Бисирова Э.М., Керчев И.А. и др. Популяционные характеристики и влияние уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. на состояние пихтовых лесов Северо-Восточного Алтая // Известия Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии. 2014а. Вып. 207. С. 37–48.

Кривец С.А., Керчев И.А., Бисирова Э.М. и др. Механизмы экспансии и роль уссурийского полиграфа в современных сукцессионных процессах сибирской тайги: итоги трёхлетних исследований. В кн.: VIII Чтения памяти О. А. Катаева. Вредители и болезни древесных растений России. Мат. конф. СПб.: СПбГЛТУ, 2014б. С. 41–42.

Кривец С.А., Керчев И.А., Бисирова Э.М. и др. Уссурийский полиграф в лесах Сибири (распространение, биология, экология, выявление и обследование повреждённых насаждений). Методическое пособие. Томск — Красноярск: Изд-во Умиум, 2015. 48 с.

Куренцов А.И. Короеды Дальнего Востока СССР. М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 234 с.

Масляков В.Ю., Ижевский С.С. Инвазии растительноядных насекомых в Европейскую часть России. М.: ИГРАН, 2011. 289 с.

Назимова Д.И., Речан С.П., Савин Е.Н. и др. Леса Красноярского края. В кн.: Леса СССР. Т. 4. Леса Урала, Сибири и Дальнего Востока. М.: Наука, 1969. С. 248–320.

Старк В.Н. Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. XXXI. Короеды. М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 462 с.

Яновский В.М. Аннотированный список короедов (Coleoptera: Scolytidae) Северной Азии // Энтомологическое обозрение. 1999. Т. 78. Вып. 2. С. 326–362.

Crocker S.J., Liknes G.C., McKee F.R., et al. Stand-level factors associated with resurging mortality from eastern larch beetle (*Dendroctonus simplex* LeConte) // Forest Ecology and Management. 2016. Iss. 375. P. 27–34.

Cybis Dendrochronology. URL: http://www.cybis.se/forfun/dendro/index.php (по состоянию на 04.05.2018).

Hart S.J., Veblen T.T., Kulakowski D. Do tree and stand-level attributes determine susceptibility of spruce-fir forests to spruce beetle outbreaks in the early 21st century? // Forest Ecology and Management. 2014. Iss. 318. P. 44–53.

Konietschke F., Placzek M., Schaarschmidt F., Hothort L.A. nparcomp: An R Software Package for Nonparametric Multiple Comparisons and Simultaneous Confidence Intervals // Journal of Statistical Softrware. 2015. V. 64. Iss. 9. P. 1–17.

Kononov A., Ustyantsev K., Blinov A., et al. Genetic diversity of aboriginal and invasive populations of four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandford (Coloeptera, Curculionidae, Scolytinae) // Agricultural and Forest Entomology. 2016. Iss. 18. P. 294–301.

Liebhold A.M., Brockerhoff E.G., Kalisz S., et al. Biological invasions in forest ecosystems // Biological Invasions. 2017. V. 19. Iss. 11. P. 3437–3458.

Methods of Dendrochronology. Applications in the Environmental Sciences / Eds. E.R. Cook, L.A. Kairiukstis. Springer-Science+Business Media, 1992. 394 p.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: https://www.R-project.org/ (по состоянию на 04.05.2018).

Seebens H., Blackburn T.M., Dyer E.E., et al. Global rise in emerging alien species results from increased accessibility of new source pools. PNAS. 2018. V. 115. Iss. 10. 201719429.

Six D.L., Skov K. Response of bark beetles and their natural enemies to fire and fire surrogate treatments in mixed-conifer forests in western Montana // Forest Ecology and Management. 2009. Iss. 258. P. 761–772.

Генетическое разнообразие *Fomes fomentarius* (L.) J.J. Kickx в Азиатской части Евразии

Е.В. Жуйкова

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

Ключевые слова: внутривидовая изменчивость, лекарственные грибы, субстратная приуроченность, филогеография, *Fomes fomentarius*.

ВВЕДЕНИЕ

Fomes fomentarius (L.) J.J. Kickx (1867) (Polyporaceae, Polyporales, Agaricomycetes, Agaricomycotina, Basidiomycota) или настоящий трутовик — один из наиболее массовых видов ксилотрофных базидиомицетов, развивающийся преимущественно на древесных остатках лиственных в лесах Евразии, Африки и Северной Америки (Ryvarden, Gilbertson, 1993). Космополитизм данного вида дает основание предполагать наличие у него высокой внутривидовой генетической изменчивости.

Действительно, анализ последовательностей внутренних транскрибируемых спейсеров (internal transcribed spacer, ITS) — стандартного маркера для грибного ДНК-штрихкодирования (Bellemain et al., 2010) — выявил наличие у *F. fomentarius* двух генотипов или геновидов: A и B (Judova et al., 2012; Gaper et al., 2016). Распространение генотипа A можно охарактеризовать как голарктическое, а генотипа B — как евразийское (Жуйкова, Мухин, 2017).

Внутривидовая изменчивость *F. fomentarius* остается мало исследованной, необходимо изучать генотипический состав данного вида в разных частях ареала (Gaper et al., 2016), так как подобные работы имеют не только научный, но и практический интерес. Различные вещества и вытяжки из *F. fomentarius* обладают антитромбоцитарными, цитотоксическими, противоопухолевыми и антиоксидантными свойствами (Gregori, 2013), что требует данных о связи внутривидовой изменчивости и фармакологических свойств. Цель данной работы – определить частоты генотипов *F. fomentarius* и их субстратной приуроченности в Азиатской части Евразии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве материала использовали 23 базидиокарпа *F. fomentarius*, собранные на Среднем и Южном Урале, Алтае, Западном Саяне, в окрестностях Байкала и в Японии. Выделение ДНК проводили набором NucleoSpin Plant II (MACHEREY-NAGEL GmbH & Co. KG, Германия). Для ПЦР использовали смесь iQ Supermix (Bio-Rad Laboratories, Inc., США) с праймерами ITS1F и ITS4B (Gardes, Bruns, 1993), T_o=55 °C. Очистку ПЦР-продуктов осуществляли набором GeneJET PCR (Thermo Fisher Scientific, Inc., США). Секвенирование выполняла компания ЗАО Евроген (Россия). 103 последовательности ITS были загружены из базы данных GenBank (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/). Обработку данных проводили в программном обеспечении Sequencing Analysis Software v 5.3.1 (Applied Biosystems, Inc., США) и MEGA 7.0.18 (Kumar et al., 2016).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Данные молекулярно-генетического анализа частичных последовательностей ITS1–5,8S-ITS2 показывают, что в Азиатской части Евразии представлены оба генотипа *F. fomentarius* (рисунок). В целом, образцы с генотипом А встречаются значительно чаще: соотношение А и В составляет 2:1.

Изоляты с генотипом А из азиатской части России принадлежат к одной из его сублиний (sublineage) — А2 (Gaper et al., 2016). За одним исключением (образец EU162056 из Китая), сублиния А2 распространена лишь в европейской части ареала *F. fomentarius*. Однако новые данные показывают, что образцы сублинии А2 широко встречаются и в азиатской части России. Здесь грибы соответствующей сублинии найдены на Среднем и Южном Урале, Алтае, Западном Саяне и в Прибайкалье. Таким образом, ареал сублинии А2 следует значительно расширить на восток, а его распространение охарактеризовать как евразийское. Изоляты из Японии входят в азиатско-североамериканскую кладу сублинии А1, включающую в себя образцы из Кореи, Китая, Канады и США.

Генотип В, который согласно результатам филогенетического анализа, как и генотип А, имеет 2 сублинии: В1 и В2. Первая (В1) представлена небольшой группой изолятов из Азии: Иран, Китай, Непал, Южная Корея и Япония. Сублиния В2, наоборот, включает преимущественно образцы из европейской части ареала (Италия, Латвия, Словакия, Словения) и единично из Азии (Иран, Китай). Именно сублиния В2 представлена в азиатской части России, где встречается только на Урале. Возможно, на его территории пролегает восточная граница распространения этой сублинии.

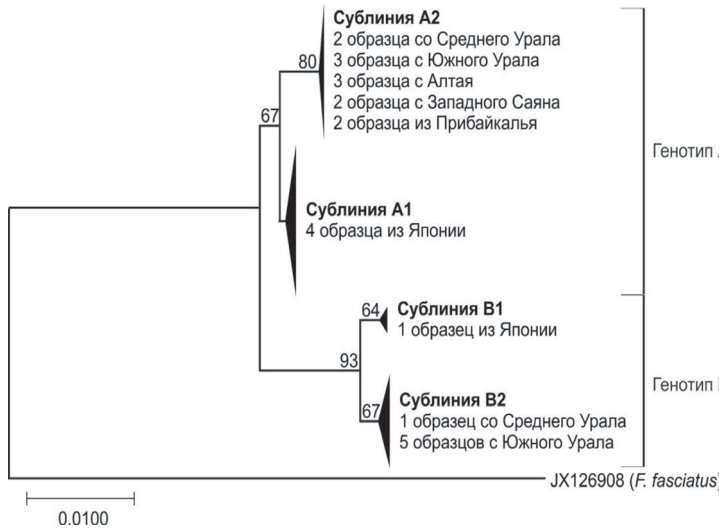


Рисунок. Филогенетическое дерево изолятов Fomes fomentarius, построенное на основании последовательностей ITS (582 п.н.) методом ближайшего соседа; эволюционная дистанция рассчитана методом максимального правдоподобия; над ветвями указаны значения поддержки bootstrap (1000 реплик) выше 50. В группах показаны образцы, последовательности которых получены в данном исследовании.

Генотипы А и В отличаются не только распространением, но и экологическими характеристиками. Так, для генотипа А характерен выраженный субстратный преферендум: он преимущественно встречается у грибов с *Betula* (около 56% всех образцов). Субстратный спектр грибов с генотипом В обширен, однако, не включается в себя *Betula*.

Выше изложенные факты и данные о распространении генотипов говорят об устойчивом, неслучайном характере их географических и экологических особенностей.

ВЫВОДЫ

В азиатской части Евразии генотип А представлен сублинией А1 (Южная Корея, Китай, Япония) и сублинией А2 (Южный и Средний Урал, Алтай, Западный Саян и Байкальский регион).

Генотип В представлен сублинией В1 (Япония, Южная Корея, Непал) и сублинией В2, для которой Средний и Южный Урал, вероятно, является восточной границей распространения.

Соотношение генотипов А и В составляет 2:1.

Генотип А преимущественно приурочен к *Betula*, тогда как генотип В вообще не встречается на ней.

Наличие генотипов и сублиний однозначно указывается на сложную генетическую структуру вида *F. fomentarius*. Нельзя исключать, что он представляет собой комплекс подвидов или криптических видов.

Автор выражает благодарность д.б.н. Мухину В.А. за идею работы и совместное обсуждение результатов. Исследование поддержано программой 211 Правительства Российской Федерации (соглашение № 02.A03.21.0006).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Жуйкова Е.В., Мухин В.А. Генетическая изменчивость *Fomes fomentarius* (L.) J.J. Kickx. // Современная микология в России. Том 6. Материалы 4-го Съезда микологов России. М.: Национальная академия микологии, 2017. С. 41–44.

Bellemain E., Carlsen T., Brochmann C., et al. ITS as an environmental DNA barcode for fungi: an in silico approach reveals potential PCR bases // BMC Microbiology. 2010. V. 10. P. 189.

Gaper J., Gaperova S., Pristas P., Naplavova K. Medicinal Value and Taxonomy of the Tinder Polypore, *Fomes fomentarius* (Agaricomycetes): A Review // Int J Med Mushrooms. 2016. V. 18. № 10. P. 851–859.

Gardes M., Bruns T.D. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes — application to the identification of mycorrhizae and rusts // Mol Ecol. 1993. V. 2. № 2. P. 113–118.

Gregori A. Medicinal mushrooms native to Slovenia // Acta Biologica Slovenica. 2013. V. 56. № 2. P. 9–22.

Judova J., Dubikova K., Gaperova S., et al. The occurrence and rapid discrimination of *Fomes fomentarius* genotypes by ITS-RFLP analysis // Fungal Biology. 2012. V. 116. № 1. P. 155–160.

Kumar S., Stecher G., Tamura K. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets // Mol Biol Evol. 2016. V. 33. № 7. P. 1870–1874.

Ryvarden L., Gilbertson R. European Polypores: Part 1: Abortiporus-Lindtneria. Norway, Oslo: Fungiflora A/S, 1993. 378 p.

Мелкие млекопитающие (Eulipotyphla, Rodentia) позднего голоцена из отложений скального навеса Смотровой (р. Серга, Средний Урал)

Е.П. Изварин, Н.О. Садыкова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: грызуны, насекомоядные, подтаежные экосистемы, Средневековье, фауна.

ВВЕДЕНИЕ

Долина р. Серги (правый приток р. Уфа, юго-западная часть Среднего Урала) изобилует карстовыми полостями и скальными навесами, содержащими костные остатки мелких млекопитающих конца позднего плейстоцена и голоцена, вплоть до современности, поэтому служит удобным объектом для решения задач исторической экологии (Смирнов, 1993; Садыкова, 2011; Изварин, 2017).

Цель работы: уточнить таксономический состав костных остатков мелких млекопитающих отрядов Eulipotiphla и Rodentia в отложениях навеса Смотровой (р. Серга). Предварительные результаты изучения остатков грызунов из части отложений этого местонахождения были опубликованы ранее (Садыкова, 2011), вновь полученные данные позволяют их существенно дополнить и расширить.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ

Долина реки Серги в физико-географическом отношении представляет собой пограничную зону между ландшафтами Среднеуральской низкогорной тайги и Красноуфимской островной лесостепью. Долина расположена в пределах подтаежных смешанных хвойно-широколиственных лесов Среднеуральской низкогорной лесорастительной провинции (Колесников, Зубарева, Смолоногов, 1973). В скальных выходах известняка по берегам р. Серги находится множество карстовых образований (Прокаев, 1963).

Эта территория относится к среднеуральскому низкогорному лесному зоогеографическому району, который по составу млекопитающих характеризуется смешением северных и южных, европейских и сибирских видов (Большаков и др., 2000). Полных локальных данных о современной фауне мелких млекопитающих долины

р. Серги нет. Имеющиеся источники (Садыкова, 2005; Садыкова, Максимова, 2007; Модоров, Садыкова, Собенин, 2008; Садыкова, 2011) свидетельствуют, что здесь обитают 7 видов насекомоядных (отряд Eulipotyphla): *Talpa europaea*, *Neomys fodiens*, *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. isodon*, *S. minutus*, *S. minutissimus*), и 18 видов грызунов (отряд Rodentia): *Pteromys volans*, *Sciurus vulgaris*, *Sicista betulina*, *Rattus norvegicus*, *Mus musculus*, *Apodemus agrarius*, *Sylvaemus uralensis*, *Micromys minutus*, *Cricetus cricetus*, *Myopus schisticolor*, *Ondatra zibethicus*, *Craseomys rufocanus*, *Myodes glareolus*, *M. rutilus*, *Arvicola amphibius*, *Alexandromys oeconomus*, *Microtus arvalis* s.l., *M. agrestis*. Кроме этих видов, для данного зоогеографического района отмечено (Большаков и др., 2000) присутствие *Erinaceus europaeus*, *Sorex tundrensis*, *S. daphaenodon* (Eulipotyphla) и *Eutamias sibiricus* (Rodentia).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Раскопки, полевую и камеральную обработку палеозоологического материала проводили по стандартным методикам (Верещагин, Громов, 1953; Агаджанян, 1979; Смирнов и др., 1990).

При определении костных остатков мелких млекопитающих использовали эталонные коллекции лаборатории палеоэкологии ИЭРиЖ УрО РАН и специальную литературу (Громов, Ербаева, 1995; Бородин, 2009). Для определения остатков насекомоядных также использовали дополнительную литературу (Панасенко, 2011; Zaytsev, 1998; Fadeeva, 2016).

Систематическое положение видов дано в соответствии с современными представлениями (Павлинов, Лисовский, 2012).

Палеотериологический материал получен из рыхлых отложений скального навеса Смотровой. Навес расположен на левом берегу р. Серги, на территории природного парка «Оленьи ручьи», в 4 км к юго-востоку от станции Бажуково Нижнесергинского района Свердловской области (рис. 1).

Навес находится в верхней части скального обрыва на высоте около 15 м над уровнем воды и представляет собой площадку, ориентированную на юго-запад, шириной 4.8 м, глубиной 1.6 м, при максимальной высоте 1.5 м. Площадь пола до раскопок составляла 4 м^2 (рис. 2).

Раскопки проведены летом 2007 г. экспедицией лаборатории исторической экологии ИЭРиЖ УрО РАН. Рыхлые отложения вскрыты на 3 участках (рис. 2) до скального дна. По разрезу отложений зафиксировано 3 слоя (Садыкова, 2011): слой 1 — серая супесь на поверхности отложений со щебнем, растительной трухой, шерстью и костями жи-

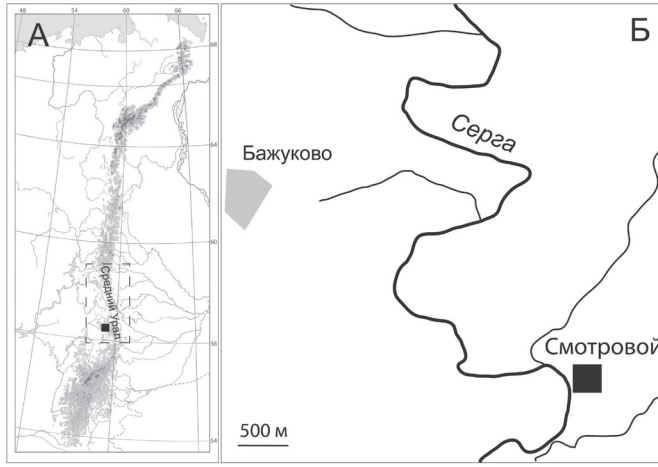


Рис. 1. Схема расположения навеса Смотровой на общей карте Урала (А) и в долине р. Серга (Б).

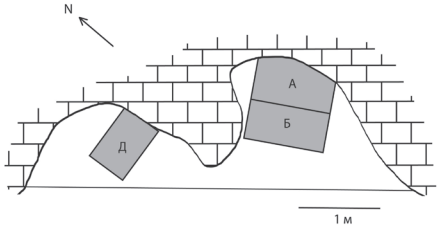


Рис. 2. План навеса Смотровой и расположение участков раскопа (А, Б, Д).

вотных; слой 2 (до глубины 5–7 см) — темно-серая супесь с небольшим количеством мелкого и среднего щебня, костями животных; слой 3 (с глубины 5–7 см до скального дна) — бурая супесь со щебнем и костями животных.

Возраст слоев 1 и 2 определен как современный по наличию в отложениях костных остатков серой крысы (*Rattus norvegicus*) и ондатры (*Ondatra zibethicus*). Возраст слоя 3 определен радиоуглеродным методом по коллагену из костей мелких млекопитающих (табл. 1).

Судя по датам, нижняя часть слоя 3 сформировалась между XII и XV вв. н.э., что соответствует эпохе классического средневековья (Средние века, 1971), а верхняя — между XV и XVII вв. н.э. (позднее средневековье).

Данные о фауне грызунов с участка Б опубликованы (Садыкова, 2011). Для анализа взят материал из колонки Д из нижней части слоя

Таблица 1. Датирование костного материала из слоя 3 (участок Б) отложений навеса Смотровой (Садыкова, 2011)

Образец	Глубина, см	Датировка			Подразделение голоцена	
		C14, л.н.	Калиброванная дата, гг. н.э.		Walker et al., 2012	Хотинский, 1977
			68.2%	95.4%		
ИЭМЭЖ-1406	-5-7	440 ± 90	1400–1630	1380–1650	поздний	субатлантик
ИЭМЭЖ-1405	-7-10	440 ± 70	1410–1620	1390–1640		
ИЭМЭЖ-1404	-10-13	455 ± 30	1420–1460	1410–1480		
ИЭМЭЖ-1403	-13-16	700±90	1220–1400	1150–1430		

3. Обнаружены костные остатки рыб (Pisces), амфибий (Amphibia), рептилий (Reptilia), птиц (Aves) и млекопитающих (Mammalia). Остатки последних преобладают. Общее количество идентифицированных костных остатков (зубов и фрагментов черепа) мелких млекопитающих составило 465 экземпляров.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Обнаружены костные остатки 16 видов мелких млекопитающих: насекомоядные — 4 вида, грызуны — 12 видов (табл. 2).

Фауну составляют зональные лесные (8), интразональные (4) и полизональные виды (3), что согласуется с данными о современной фауне Среднего Урала (Марвин, 1969; Большаков и др., 2000). За исключением остатков черной крысы (*Rattus rattus*) и узкочерепной полевки (*Lasiopodomys gregalis*), обнаруженные в слое остатки принадлежат тем же видам, которые обитают в долине Серги в настоящее время.

На Среднем Урале узкочерепная полевка была широко распространена и являлась доминирующим видом в конце позднего плейстоцена и в раннем голоцене. В среднем голоцене ее численность и ареал сильно сократились (Смирнов, 1993; Изварин, 2017) и сейчас она сохранилась только в его юго-восточной части, в предлесостепных лесах (Смирнов, Кропачева, Бачурин, 2015) и в зональной лесостепи (Большаков и др., 2000). На юго-западе района (в Красноуфимской островной лесостепи и на сопредельных территориях) этот вид в настоящее время не встречается (Большаков, Бердюгин, Кузнецова, 2006), хотя, судя по ископаемым находкам из грота Сухореченский (Красноуфимский р-н, Свердловская обл.) (Смирнов и др., 1992) и из рассматриваемого местонахождения (Садыкова, 2011), он обитал здесь вплоть до XII–XV вв. н.э. в качестве редкого вида.

Таблица 2. Костные остатки мелких млекопитающих из слоя 3 (участок Д) отложений навеса Смотровой (в числителе — общее количество определенных остатков; в знаменателе — минимальное число особей)

Таксон	Глубина, см от пов-ти	
	10–13	13–23
Eulipotyphla		
1. *Talpa europaea*	30/4	21/3
2. *Sorex araneus*	-	1/1
3. *S. isodon*	2/1	1/1
4. *S. caecutiens*	-	2/1
Sorex sp.	11	7
Chiroptera	7	4
Rodentia		
5. *Pteromys volans*	1/1	-
6. *Sicista betulina*	3/2	3/1
7. *Rattus rattus*	-	1/1
8. *Cricetus cricetus*	3/1	2/2
9. *Myodes glareolus*	4/1	7/3
10. *M. rutilus*	5/2	5/2
Myodes sp.	-	6
11. *Myopus schisticolor*	1/1	1/1
12. *Arvicola amphibius*	20/4	9/3
Microtina indet.	136	94
13. *Lasiopodomys gregalis*	-	1/1
14. *Alexandromys oeconomus*	9/6	6/4
15. *Microtus agrestis*	7/3	6/3
16. *M. arvalis* s.l.	16/11	8/5
Microtus sp.	13	12
Итого:	268/37	197/32

Соответственно, вновь полученные данные подтверждают, что узкочерепная полевка еще встречалась в долине реки Серга между XII и XV вв. н.э.

На Среднем Урале наиболее древние находки крыс (без определения вида) обнаружены в материале из 5 горизонта отложений грота Сухореченский, датированном 890–1280 гг. н.э. или 680–1400 гг. н.э. (Смирнов и др., 1992). Сейчас на Урале черная крыса не встречается (Марвин, 1969; Кучерук, 1991), но ранее была отловлена в г. Пермь (Georgi, 1800) и в Оренбургском крае (Зарудный, 1897). Находка

нижней челюсти этого вида в слое 3 отложений навеса Смотровой свидетельствует, что, по крайней мере, в XII–XV вв. вид обитал на Среднем Урале. Сложно судить, каким образом он сюда проник, поскольку задокументированные свидетельства наличия поблизости средневековых поселений человека на данный момент отсутствуют. Однако известно (Савинецкий, Крылович, 2011), что по территории европейской части России черная крыса расселилась по торговым путям именно в Средние века и вероятно с запада — со стороны Новгорода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в XII–XV вв. в долине р. Серга в целом обитали те же виды, что и сейчас. Кроме того, в это время здесь обитала узкочерепная полевка и, по-видимому, она сохранялась здесь с конца позднего плейстоцена и раннего голоцена. Также на данной территории в это время встречалась черная крыса, но имеющиеся единичные находки пока не позволяют судить об истории распространения этого вида на Урале.

БЛАГОДАРНОСТИ

Апробация методик определения костных остатков бурозубок выполнена в рамках госзадания Института экологии растений и животных УрО РАН. Видовая диагностика костных остатков грызунов и формирование окончательного таксономического списка мелких млекопитающих выполнены при финансовой поддержке РФФИ (проект № 18–34–00270 мол_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агаджанян А.К. Изучение истории мелких млекопитающих // Частные методы изучения истории современных экосистем. М.: Наука, 1979. С. 164–193.

Большаков В. Н., Бердюгин К. И., Кузнецова И. А. Млекопитающие Среднего Урала. Справочник-определитель. Екатеринбург, 2006. 224 с.

Большаков В.Н., Бердюгин К.И., Кузнецова И.А., Васильева И.А. Млекопитающие Свердловской области: справ.-определитель. Екатеринбург: Екатеринбург, 2000. 238 с.

Бородин А. В. Определитель зубов полевок Урала и Западной Сибири (поздний плейстоцен — современность). Екатеринбург, 2009. 100 с.

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

Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб., 1995. 522 с.

Зарудный Н.А. Заметки по фауне млекопитающих Оренбургского края // Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. М., 1897. Вып. 3. С. 1–42.

Изварин Е.П. Формирование фауны мелких растительноядных млекопитающих западного склона Среднего Урала в позднем плейстоцене и голоцене: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2017. 20 с.

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

Кучерук В.В. Распространение черной крысы в СССР. Европейская часть и Кавказ // Бюл. МОИП. Отдел биол. 1991. Т. 96, № 6. С. 19–30.

Марвин М.Я. Фауна наземных позвоночных животных Урала. Вып. 1: Млекопитающие. Свердловск, 1969. 156 с.

Модоров М.В., Садыкова Н.О., Собенин С.В. Население мышевидных грызунов природного парка «Оленьи ручьи» по результатам отловов конусами и живоловушками // Биосфера Земли: прошлое, настоящее, будущее: материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2008. С. 139–142.

Павлинов И.Я., Лисовский А.А. Млекопитающие России: систематико-геогр. справ. М.: КМК, 2012. 604 с.

Панасенко В.Е. Землеройки (Eulipotyphla:Soricidae) южного Сихотэ-Алиня в позднечетвертичное время: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2011. 20 с.

Прокаев В.И. Физико-географическая характеристика юго-западной части Среднего Урала и некоторые вопросы охраны природы этой территории. Свердловск: УФАН, 1963. 188 с.

Савинецкий А.Б., Крылович О.А. К истории распространения черной крысы (Rattus rattus L., 1758) на Северо-западе России // Изв. РАН. Сер. биол. 2011. № 2. С. 248–252.

Садыкова Н.О. Локальная фауна грызунов природного парка Оленьи ручьи // Экология: от генов до экосистем: материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Академкнига, 2005. С. 249–255.

Садыкова Н.О., Максимова Е.Г. Население мелких млекопитающих природного парка Оленьи Ручьи (Средний Урал) // Экология в современном мире: взгляд науч. молодежи: материалы Всерос. конф. молодых ученых. Улан-Удэ: Изд-во ГУЗ РЦМП МЗ РБ, 2007. С. 96–97.

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

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

Смирнов Н.Г., Ерохин Н.Г., Быкова Г.В. и др. Грот Сухореченский — памятник истории природы и культуры в Красноуфимской лесостепи // История современной фауны Южного Урала: сб. науч. трудов. Свердловск: УрО РАН, 1992. С. 20–43.

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

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.

Средние века // Советская историческая энциклопедия / гл. ред. Е.М. Жуков. М: Сов. энциклопедия, 1971. Т. 13. С. 764–765.

Fadeeva T.V. Insectivorous mammals (Lipotyphla, Soricidae) of the Perm Pre-Ural in the Late Pleistocene and Holocene time // Quaternary Intern. 2016. V. 420. P. 156–170.

Georgi J.G. Geographisch-physicalische und Naturhistorische Beschreibungen des Russischen Reichs. Königsberg,1800. Tl. III, band. VII–VIII.

Zaytsev M.V. Late Anthropogene Insectivora from the South Urals with the Special Reference to Diagnostics of Red-Toothed Shrews of the Genus Sorex // Illinois State Museum Scientific Papers. 1998. V. 27. P. 145–158.

Таксономическая диагностика костных остатков *Sus* sp. Южного Зауралья

А.В. Кисагулов

Институт истории и археологии УрО РАН, Екатеринбург

Ключевые слова: кости, морфометрия, таксономическая диагностика, *Sus*.

ВВЕДЕНИЕ

В фаунистических исследованиях, посвященных изучению фаун прошлого, первоначальной задачей является определение таксономической принадлежности костей. В таких материалах костные остатки зачастую представлены разрозненными и раздробленными фрагментами, что затрудняет их диагностику. Особенно затруднительна диагностика элементов скелета близкородственных таксонов, имеющих схожее строение и размеры костей. Частный случай таких исследований представляет различение костных элементов диких и домашних видов и форм, например, кабана и домашней свиньи. Дикая и домашняя формы различаются размерами и пропорциями отдельных костей, которые не всегда доступны для измерения на ископаемом материале. По этой причине будет проведено изучение изменчивости размерных характеристик костей кабана и свиньи для выяснения возможности использования их притаксономической диагностике.

Цель исследования — изучить костные остатки представителей рода *Sus* из голоценовых местонахождений Южного Зауралья. Задачи: 1) определить пределы изменчивости размеров костей кабана; 2) сопоставить с полученными данными размеры костных остатков Южного Зауралья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использовались остеологические коллекции, хранящиеся в музее Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург). Ископаемые материалы происходят из 25 местонахождений с территории Южного Зауралья. Все они являются археологическими памятниками, которые датированы по археологическим материалам, а часть из них датирована радиоуглеродным методом. Местонахождения датируются тремя периодами голоцена: середина суббореального периода (SB2, 4100 — 3200 лет назад), конец суббо-

реального периода (SB3, 3200 — 2600 лет назад), начало субатлантического периода (SA1, 2600 — 1800 лет назад).

При работе с костными остатками представителей рода *Sus* было измерено 194 костных остатка, из них 129 зубов. Для сравнительного анализа были измерены зубы современных кабанов (n=822). Краниологические коллекции современных кабанов происходят с территории Западной и Восточной Европы, Европейской части России, Среднего Урала и Казахстана. Краниологические коллекции хранятся в музее Институте экологии растений и животных УрО РАН и в зоологическом музее Московского государственного университета. Также для сравнения были использованы литературные данные (Давид, 1982; Паавер 1965; Цалкин, 1970; Bökönyi 1974; Evin, Cucchi, Cardiniet. al., 2013; Evin, Cucchi, Escarguelet. al., 2014; Evin, Flink, Balasescuet. al., 2015). Измерения проводились с помощью электронного штангенциркуля по схемам, предложенным А. Дриш (Driesch, 1976).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Приведены результаты измерений длины и ширины верхних зубов (табл. 1, 2). Видно, что размеры всех зубов из местонахождений Южного Зауралья перекрываются с размерами зубов современного кабана. Максимальные размеры большей части зубов (кроме M3) приближаются к таковым у кабана. К сожалению, данные по размерам зубов домашней свиньи немногочисленны, и мы можем провести сравнение лишь с длиной M2 и M3. Однако даже по этим показателям единичные M2 из Южного Зауралья превосходят по своим размерам зубы свиньи, что позволяет отнести их к дикому кабану.

Таблица 1. Пределы изменчивости длины верхних щечных зубов, мм

Зуб	*Sus* sp.*		Кабан**		Свинья***	
	n	lim	n	lim	n	lim
P2	1	14.0	70	9.8—15.7	-	-
P3	7	12.6—15.5	76	11.4—16.5	-	-
P4	14	12.5—15.2	78	11.7—17.2	-	-
M1	46	14.0—20.4	98	14.3—21.9	-	-
M2	37	18.2—26.4	339	18.1—28.3	59	16.7—26.0
M3	5	32.6—33.8	157	30.2—50.5	64	27.5—40.9

** — здесь и далее — ископаемые Sussp. Южного Зауралья; ** — современный кабан Восточной Европы и Европейской части России; *** — ископаемые свиньи Восточной Европы.*

Таблица 2. Пределы изменчивости ширины верхних щечных зубов, мм

Зуб	*Sus* sp.		Кабан	
	N	lim	n	lim
P2	1	7.5	69	5.1—9.8
P3	7	10.4—11.8	76	7.4—13.7
P4	15	12.8—15.2	78	12.5—16.5
M1	47	11.7—16.8	98	12.0—18.5
M2	38	14.9—20.8	338	14.6—22.6
M3	5	19.1—21.4	169	17.7—27.9

Далее приведены значения размеров нижних щечных зубов *Sus* sp. Южного Зауралья, современного кабана и свиньи из местонахождений Восточной Европы (Паавер 1965; Цалкин, 1970) (табл. 3, 4). Размеры большей части зубов из ископаемой выборки Зауралья попадают в пределы изменчивости зубов кабана. Размеры отдельных ископаемых m2 и m3 превышают максимальные размеры этих зубов у свиньи, что позволяет относить их к кабану. Один m3 по своей ширине (22.9 мм) превосходит максимальную ширину (22.1 мм) зубов современного кабана.

Таблица 3. Пределы изменчивости длины нижних щечных зубов, мм

Зуб	*Sus* sp.		Кабан		Свинья	
	n	lim	n	lim	n	lim
p2	1	11.0	66	10.4–15.0	-	-
p3	14	13.6–16.7	75	13.0 –16.7	-	-
p4	33	13.8–16.4	81	13.7–17.4	-	-
m1	113	14.0–23.3	100	14.9–21.1	-	-
m2	93	18.6–26.5	339	19.4–28.2	53	18.3—26.3
m3	12	32.1—42.9	166	30.7—52.8	156	22.0—41.0

Таблица 4. Пределы изменчивости ширины нижних щечных зубов, мм

Зуб	*Sus* sp.		Кабан		Свинья	
	n	Lim	n	Lim	n	Lim
p2	1	4.9	66	4.3 — 7.3	-	-
p3	14	6.3 — 8.1	75	6.4 — 10.4	-	-
p4	33	8.0 — 10.6	81	8.8 — 12.8	-	-
m1	111	9.5 — 13.0	101	9.3 — 13.8	-	-
m2	91	12.2 — 17.2	335	13.5 — 18.8	53	11.7 — 16.7
m3	13	13.5 — 22.9	174	14.8 — 22.1	94	13.5 — 18.3

Лопатка. Результаты измерения ширины шейки лопатки были сравнены с размерами из местонахождений Восточной Прибалтики (Паавер, 1965) (табл. 5). Видно, что максимальное значение данного промера на лопатках *Sus* sp. Южного Зауралья превышает максимальное значение промера у субфоссильных свиней Восточной Прибалтики, попадая в зону изменчивости костей кабана. Согласно этим результатам, 4 кости отнесены к кабану.

Таранная кость. Для сравнения были привлечены данные по костным остаткам представителей рода *Sus* из местонахождений Европы (Albarella, Davis, Detry, 2005; Bökönyi, 1974; Magnell, 2004; Peters, 1992) и Европейской части России. Результаты показывают, что максимальная длина таранной кости *Sus* Южного Зауралья превышает длину таранных костей свиньи Восточной Европы (табл. 6), попадая в пределы изменчивости длины таранной кости кабанов. Ширина таранных костей *Sus* Южного Зауралья не выходит за пределы изменчивости ширины костей свиней Восточной Европы, за исключением размеров костей свиней субатлантического периода. Ширина таранной кости *Sus* Южного Зауралья незначительно перекрывается с шириной таранных костей кабанов. Вероятно, наиболее крупные единичные таранные кости из местонахождений Зауралья принадлежат кабану.

Таблица 5. Изменчивость ширины шейки лопатки, мм

Таксон	Регион	Период	n	lim
Sus sp.	Южное Зауралье	SB2-SB3-SA1	22	14.6—33.5
Кабан	Восточная Прибалтика	атлантический	55	27.0—38.0
		суббореальный	63	22.0—38.0
Свинья	Восточная Прибалтика	суббореальный	47	25.0—28.0

Таблица 6. Пределы изменчивости длины и ширины таранной кости, мм

Таксон	Регион	Период	Длина		Ширина	
			n	lim	n	lim
Sus sp.	Южное Зауралье	SB2-SB3-SA1	29	42.3—55.5	25	25.1—29.8
Свинья	Восточная Европа	атлантический	7	42.5—52.0	6	25.0—32.5
		суббореальный	8	41.0—50.0	7	23.0—32.0
		субатлантический	5	34.0—40.5	5	21.5—25.0
Кабан	Восточная Прибалтика	атлантический	88	47.0—58.0	88	27.0—35.0
		суббореальный	47	47.0—59.0	46	27.0—36.0
		субатлантический	68	47.5—61.0	29	29.0—35.0

Морфометрический анализ костей представителей рода *Sus* sp. показал, что единичные кости из местонахождений Южного Зауралья принадлежат кабану. Часть костей обладают крупными размерами, однако в силу большой трансгрессии между размерами костей свиньи и кабана, нет возможности однозначно отнести эти кости к домашней или дикой форме.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что размеры зубов, лопатки и таранной кости могут быть использованы для таксономической диагностики кабана и домашней свиньи, позволяя выделять наиболее мелкие кости домашней свиньи и крупные кости кабана. Уточнен таксономический состав костных остатков *Sus* sp. из местонахождений второй половины голоцена Южного Зауралья. Морфометрическая обработка коллекций выполнена при финансовой поддержке РНФ, проект № 16–18–10332.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Давид А.И. Формирование териофауны Молдавии в антропогене. Кишинев: Штиинца, 1982. 152 с.

Паавер К.Л. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту: Изд-во АН Эст. ССР, 1965. 467 с.

Цалкин В.И. Древнейшие домашние животные Восточной Европы. М.: Изд-во «Наука», 1970. 280 с.

Albarella U., Davis S.J.M., Detry C., et al. Pigs of the 'Far West': the biometry of *Sus* from archaeological sites in Portugal // Anthropozoologica, 2005. V. 40, № 2. P. 27–54.

Bökönyi S. History of domestic mammals in Central and Eastern Europe. Budapest: Akadémiai Kiadó, 1974. 596 p.

Driesch A. von den. A guide to the measurement of animals bones from archaeological sites. Cambrige: Peabody Museum of Archaelogy and Ethnology, 1976. 136 p.

Evin A, Cucchi T., Cardini A., et al. The long and winding road: identifying pig domestication through molar size and shape // J. Archaeol. Sci., 2013. V. 40, № 1. P. 735–743.

Evin A., Cucchi T., Escarguel G., et al. Using traditional biometrical data to distinguish West Palearctic wild boar and domestic pigs in the archaeological record: new methods and standards // J. Archaeol. Sci., 2014. V. 43. P. 1–8.

Evin A., Flink L.G., Balasescu A., et al. Unravelling the complexity of domestication: a case study using morphometrics and ancient DNA analyses of archaeological pigs from Romania // Phil. Trans. R. Soc. B., 2015. V. 370. № 20130616.

Magnell O. The body size of wild boar during the Mesolithic in southern Scandinavia//Acta Theriol. (Warsz), 2004. V. 49. № 1. P. 113–130.

Peters J. Spatneolthishe Tierknochen vom Götschenberg bei Bischofshofen (Salzburg). 1992. P. 157–168.

Краевой эффект для гамма-разнообразия травяно-кустарничкового яруса пригородных и городских лесов города Екатеринбурга

А.А. Коржиневская

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: кривые накопления, лесопарки, растительные сообщества, синантропные виды, урбанизация.

ВВЕДЕНИЕ

На границах лесных и нелесных местообитаний создаются особые микроклиматические условия, что может приводить к изменению разнообразия растительных сообществ (Young, Mitchell, 1994; Marozas, 2014). Краевой эффект в лесах, в том числе, городских, обычно выражается в увеличении богатства видов растений на пробной площади на границах насаждений (Pauchard, Alaback, 2006; Meng et al., 2015). Такие перестройки должны приводить к возрастанию гамма-разнообразия сообществ краевых зон.

Анализ видового богатства с использованием больших серий описаний однотипных сообществ применяют для малонарушенных (Смирнов и др., 2014; Okimura et al., 2016) и фрагментированных урбанизированных (Herrera, Laterra, 2011) территорий. В пригородных и городских лесах г. Екатеринбурга количество описаний в краевых и внутренних участках значительно и сопоставимо. Это позволяет проанализировать разнообразие на более высоком, чем масштаб пробной площади, уровне. Настоящая работа — часть комплексного проекта по изучению краевых эффектов в пригородных и городских лесах г. Екатеринбурга (Шавнин и др., 2015; Веселкин и др., 2017; Коржиневская (Мельникова), 2017).

Цель исследования: оценить краевой эффект для параметров γ-разнообразия травяно-кустарничкового яруса пригородных и городских лесов г. Екатеринбурга. Проверяли две гипотезы: 1) общее γ-разнообразие травяно-кустарничкового яруса в краевых зонах пригородных и городских лесов выше, чем во внутренних; 2) разнообразие синантропных видов на границах пригородных и городских лесов выше, чем во внутренних зонах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Город Екатеринбург расположен на Среднем Урале, в южнотаежной подзоне бореально-лесной зоны. Вокруг города много небольших поселений (города Сысерть, Арамиль, поселки Светлый, Медный и др.). Пригородные леса считали относительным контролем для городских лесов г. Екатеринбурга, поскольку они менее нарушены и фрагментированы, чем городские лесопарки. Исследования городских лесов проведены в четырех пространственно разделенных массивах лесопарка «Юго-Западный». Сосновые древостои пригородных и городских лесов имеют естественное происхождение. Участки подбирались на основании сопоставимости основных характеристик древесного яруса (возраст, бонитет и т.п.), типов почв и напочвенной растительности.

Для оценок краевого эффекта использован метод трансект. Трансекты (серии из (6) 8–10 учетных площадей радиусом 11.3 м) заложены от границ лесных фрагментов (дорога, пустырь) вглубь на (90)140–268 м. В июне — августе 2016 –2017 гг. выполнено 236 геоботанических описаний на постоянных пробных площадях размером 400 м^2. Исследованы городские леса г. Екатеринбурга (14 трансект, n=129) и пригородные леса в его окрестностях (15 трансект, n=107). На первых площадях каждой трансекты описания выполнены на прямоугольных участках площадью 400 м^2. Анализируемые оценки разнообразия — суммарное число видов в группах площадей (краевые, срединные, внутренние).

Разделение площадей на три группы проводили, основываясь на реальных расстояниях каждой площади до ближайшей границы леса (рассчитаны в программе GoogleEarth на основе GPS-координат). По нашим оценкам (Коржиневская (Мельникова), 2017), глубина проявления краевых эффектов для разных показателей альфа-разнообразия составила первые десятки (20–40) метров, поэтому порогом для выделения краевых площадей выбрано расстояние в 40 м. К краевым площадям отнесено 29 описаний в пригородных и 30 описаний в городских лесах. Разделение срединных и внутренних площадей проведено формально. Оставшиеся описания делили на две примерно равные по числу описаний группы (порог — 121 м от границы). Получили 40 срединных и 38 внутренних площадей за городом, 49 срединных и 50 внутренних — в городе.

Интерполяционные оценки видового разнообразия получены в программе EstimateS 9 (Colwell, 2013). Для сравнения разнообразия групп, представленных разным числом геоботанических описаний,

использовали статистический подход (Colwell et al., 2012) без экстраполяции. Характеристики изменчивости на графиках — 95%-ные доверительные интервалы. Сопоставление оценок богатства групп видов проводили при n=29 (минимальный размер выборки). Вывод о наличии либо отсутствии краевого эффекта за городом и в городе формулировали на основании анализа доверительных интервалов, что обычно для работ такого рода (Смирнов и др., 2014; Kaufmann et al., 2017). Сравнение доверительных интервалов — приблизительный и консервативный критерий статистической значимости (Colwell et al., 2012).

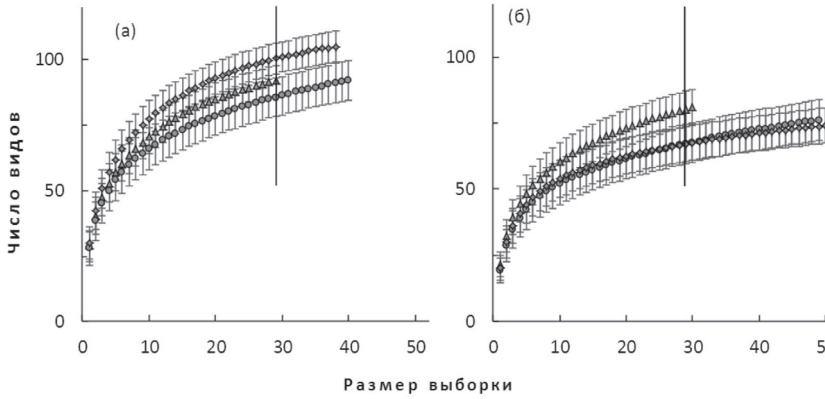
РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В городских лесах на 129 площадях (общая площадь учета — 5.16 га) выявлено 186 видов растений травяно-кустарничкового яруса. 10 видов относятся к адвентивным (чужеродные виды), 175 — к аборигенным (виды местной флоры), из которых 99 — индигенные (виды, встречающиеся исключительно на участках естественной растительности) и 76 — апофитные (местные виды, обилие которых возрастает в антропогенных местообитаниях). В пригородных лесах на 107 площадях (общая площадь учета — 4.28 га) выявлен 221 вид. 19 видов относятся к адвентивным, 199 — к аборигенным, из них 122 — индигенные и 77 — апофитные. Несколько образцов (1 в городе и 3 за городом) не определены до вида и поэтому не отнесены к конкретной группе.

Термин «гамма-разнообразие» в экологии понимается широко: и как разнообразие сообществ в пределах ландшафта, и как совокупность видов в более однородной серии описаний (Okimura et al., 2016). Мы придерживаемся последней, более узкой точки зрения, понимая под гамма-разнообразием суммарное число видов во всех обследованных участках пригородных и городских лесов. Для оценки краевого эффекта и понимания реакций изменения общего разнообразия на границах все описания разделены на три группы: краевые, срединные, внутренние; все виды — на две группы: индигенные и синантропные; к последним относили апофитные и адвентивные виды.

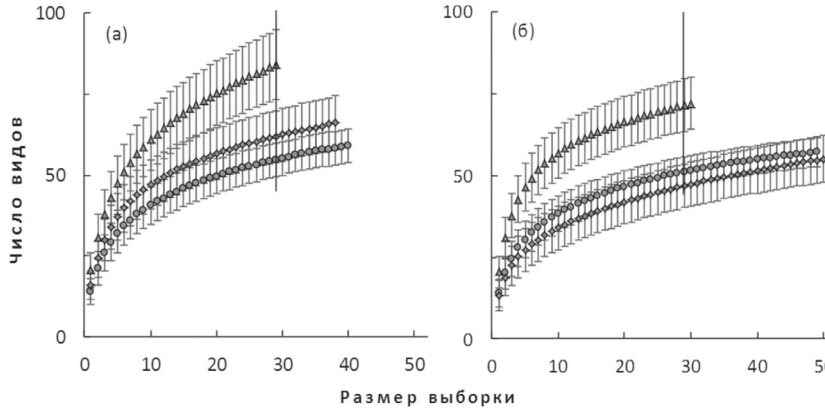
Ход построенных для группы индигенных видов кривых накопления (разрежения) и пересечение 95%-х интервалов свидетельствуют, что γ-разнообразие этих видов не различается в краевых, срединных и внутренних зонах как пригородных (рис. 1а), так и городских лесов (рис. 1б), т. е. для них краевой эффект не обнаружен. При этом индигенных видов больше в пригородных лесах (86 — 100), чем в лесопарках (67 — 80), что объяснимо более высокой нарушенностью последних.

Богатство синантропных видов на границах лесов выше, чем во внутренних частях (рис. 2). И за городом, и в городе кривая накопления синантропных видов в краевых зонах идет значительно выше,



▲ — краевые, ● — срединные, ♦ — внутренние площади; вертикальные линии — 95%-ные доверительные интервалы

Рис. 1. Зависимость между количеством описаний и числом индигенных видов травяно-кустарничкового яруса в пригородных (а) и городских (б) лесах.



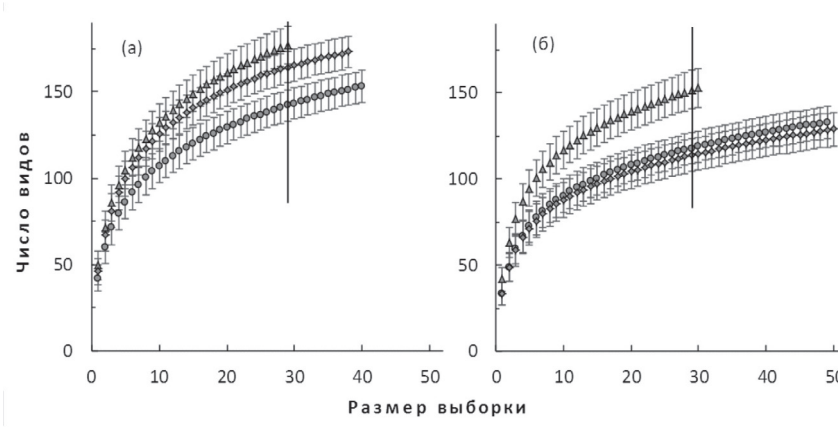
▲ — краевые, ● — срединные, ♦ — внутренние площади; вертикальные линии — 95%-ные доверительные интервалы

Рис. 2. Зависимость между количеством описаний и числом синантропных видов травяно-кустарничкового яруса в пригородных (а) и городских (б) лесах.

чем две другие кривые. Доверительные интервалы не пересекаются с интервалами кривых для срединных и внутренних площадей. Синантропных видов также больше в пригородных лесах (84 в краевых,

55 в срединных и 62 во внутренних зонах при n=29) по сравнению с городскими (72 в краевых, 51 в срединных и 47 во внутренних зонах при n=29). Это, вероятно, связано с более высоким общим γ-разнообразием за городом.

Общее γ-разнообразие травяно-кустарничкового яруса краевых зон городских лесов существенно выше, чем срединных и внутренних (рис. 3б). На краевых площадях при 29 описаниях обнаружено 152 вида; при том же объеме выборок на срединных площадях — 118 видов, а на внутренних — 114. В пригородных лесах общее γ-разнообразие травяно-кустарничкового яруса в краевых зонах (177) выше, чем в срединных (142) зонах (рис. 3а), но во внутренних вновь повышается (164) и не отличается от краевых зон. Причины повышенного разнообразия в глубине пригородных лесов могут быть как естественного, так и антропогенного характера; их выявление — отдельная задача.



▲ — *краевые*, ● — *срединные*, ♦ — *внутренние площади; вертикальные линии — 95%-ные доверительные интервалы*

Рис. 3. Зависимость между количеством описаний и общим числом видов травяно-кустарничкового яруса в пригородных (а) и городских (б) лесах.

Следовательно, в пригородных лесах краевой эффект для общего γ-разнообразия краевых площадок может обсуждаться, хотя и менее выражен, чем в городских лесах.

Для α-разнообразия травяно-кустарничкового яруса на границах городских лесов ранее (Коржиневская (Мельникова), 2017) установлены аналогичные тенденции: видовое богатство индигенных растений травяно-кустарничкового яруса не меняется от границ на-

саждений до удалений 200 — 250 м, а богатство синантропных видов, как и общее богатство, повышены в краевых зонах, т. е. на удалениях до 20 — 40 м от границ насаждений. Таким образом, для исследованных нами участков анализ γ-разнообразия травяно-кустарничкового яруса с позиций краевого эффекта в более крупном масштабе отражает изменение точечного α-разнообразия. Такое совпадение, с одной стороны, понятно, но с другой — совсем не обязательно. Например, в одном из национальных парков Японии (Okimura et al., 2016) разнообразие местных и чужеродных видов в сообществах вдоль обочин дорог неодинаково на разных уровнях: общее гамма-разнообразие чужеродных (35) видов существенно ниже, чем местных (101), хотя среднее число чужеродных растений на пробной площади, или α-разнообразие, значимо выше (6 на 1 м^2) числа аборигенных (3 вида на 1 м^2).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Краевой эффект для гамма-разнообразия травяно-кустарничкового яруса пригородных и городских лесов г. Екатеринбурга проявляется однонаправленно. Общее гамма-разнообразие растений травяно-кустарничкового яруса выше в краевых зонах лесов, по сравнению со срединными (пригородные и городские леса) и внутренними (только городские леса). Краевой эффект проявляется, прежде всего, в отношении разнообразия синантропных растений. Именно повышенное богатство синантропных растений вблизи лесных границ обуславливает общее увеличение здесь оценок γ-разнообразия.

Автор признателен к.б.н. Н.В. Золотаревой, к.б.н. Е.Н. Подгаевской, студентам УрФУ Е.Н. Кокшиной и Д.И. Дубровину за участие в выполнении описаний и определении растений и д.б.н. Д.В. Веселкину за всестороннюю помощь. Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных Уро РАН и при поддержке Комплексной программы УрО РАН (проект 18–4–4–24).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Веселкин Д.В., Шавнин С.А., Воробейчик Е.Л. и др. Краевые эффекты для сосновых древостоев в крупном городе // Экология. 2017. № 6. С. 405–412.

Коржиневская (Мельникова) А.А. Краевой эффект для видового богатства травяно-кустарничкового яруса городских лесов Екатеринбурга // Экология: факты, гипотезы, модели. Материалы конф. молодых ученых, 27–31 марта 2017 г. / ИЭРиЖ УрО РАН — Екатеринбург: ИД «ЛИСИЦА», 2017. С. 59–64.

Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Бобровский М.В. Оценка видового разнообразия растительности на основе интегрального статистического подхода в условиях неоднородных данных (на примере заповедника «Калужские засеки») // Вестн. Томск. гос. ун-та. 2014. № 4 (28). Р. 70–87.

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.

Colwell R.K., Chao A., Gotelli N.J., et al. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages // Journal of Plant Ecology. 2012. V. 5. № 1. P. 3–21.

Colwell R.K. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. 2013. Version 9. URL: http://purl.oclc.org/estimates (accessed: 20.05.2018)

Herrera L.P., Laterra P. Relative influence of size, connectivity and disturbance history on plant species richness and assemblages in fragmented grasslands // Applied Vegetation Science. 2011. V. 14. № 2. P. 181–188.

Kaufmann S., Hauck M., Leuschner C. Comparing the plant diversity of paired beech primeval and production forests: Management reduces cryptogam, but not vascular plant species richness // Forest Ecology and Management. 2017. V. 400. P. 58–67.

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

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.

Okimura T., Koide D., Mori A.S. Differential processes underlying the roadside distributions of native and alien plant assemblages // Biodiversity and conservation. 2016. V. 25. № 5. P. 995–1009.

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.

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.

Поиск генов и филогенетический анализ ферментов катаболизма растительных аминокислот у представителей рода *Methylobacterium*

М.А. Крохалева[1], Г.А. Екимова[2], Д.Н. Федоров[2]

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

[2] *Институт биохимии и физиологии микроорганизмов имени Г.К. Скрябина Российской академии наук, г. Пущино*

Ключевые слова: АЦК-дезаминаза, D-цистеиндесульфогидраза, *Methylobacterium*.

Аэробные метилотрофные бактерии используют окисленные и замещенные производные метана в качестве источников углерода и энергии. Многие из них являются симбионтами растений. Один из механизмов благоприятного воздействия бактерий на растения– снижение уровня «стрессового» гормона этилена в тканях за счет активности 1-аминоциклопропан-1-карбоксилат(АЦК)-дезаминазы. Эффективным методом оценки способности бактерий к фитосимбиозу является поиск генов, продукты которых могут стимулировать рост растений, с помощью ПЦР с вырожденными праймерами. Идентификация АЦК-дезаминазы затрудняется высоким уровнем сходства аминокислотной последовательности с другим ферментом, D-цистеиндесульфогидразой, активность которого приводит к образованию сероводорода, обладающего фунгицидным действием.

Цель работы — проанализировать распространение генов АЦК-дезаминаз и D-цистеиндесульфогидразу представителей рода *Methylobacterium*. Задачи: 1) провести ПЦР-скрининг на наличие генов *acdS*и *dcyD*у типовых штаммов различных видов рода *Methylobacterium*; 2) клонировать полученные ПЦР-фрагменты и секвенировать их; 3) провести филогенетический анализ аминокислотных последовательностей АЦК-дезаминаз и D-цистеиндесульфогидраз у представителей рода *Methylobacterium*.

С помощью вырожденных праймеров был проведен ПЦР-скрининг 28 типовых штаммов различных видов рода *Methylobacterium*. Фрагменты генов *acdS* и *dcyD* клонировали в векторе ZErO-2 и секвенировали. Для филогенетического анализа аминокислотных и нуклеотидных последовательностей применяли методы Neighbor-Joining/ UPGMA, реализованные в программе MEGA6, для тестирования

надежности построенных деревьев использовали значения bootstrap для 1000 повторностей.

В результате ПЦР-скрининга, а также анализа геномных данных гены *acdS* и *dcyD* были обнаружены и/или секвенированы у 29 из 48 типовых штаммов рода *Methylobacterium*. Из них 18 штаммов обладают геном *acdS*, 13 штаммов геном *dcyD*, два вида имеют оба гена одновременно и, следовательно, могут стимулировать рост и развитие растений за счет активности этих ферментов. Показано, что распределение генов *acdS* и *dcyD* среди бактерий рода *Methylobacterium* подчиняется определенным филогенетическим закономерностям, так как обнаружены две группы видов, содержащих ген *acdS* и одна — ген *dcyD,* что коррелирует с филогенией гена 16SрРНК соответствующих видов.

Таким образом, система ПЦР-детекции генов АЦК-дезаминазы и D-цистеиндесульфогидразы позволит проводить анализ новых изолятов и расширить спектр метилотрофов-фитосимбионтов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 18–34–00998 мол_а).

Охота грызунов на насекомых как эволюционно стабильная стратегия

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

[1]*Институт систематики и экологии животах СО РАН, Новосибирск*

[2]*Новосибисркий государственный университет, Новосибирск*

Ключевые слова: грызуны, охотничье поведение, поведенческий стереотип, эволюционно стабильная стратегия.

ВВЕДЕНИЕ

Многочисленные данные о спектрах питания мышевидных грызунов, основанные, главным образом, на анализе желудков, говорят о значительной роли беспозвоночных в их рационе (Башенина, 1977; Landry, 1970). В то же время детальные исследования охотничьего поведения по отношению к подвижным насекомым проводились ранее либо на специализированных хищных грызунах — кузнечиковых хомячках (*Onychomys* ssp.), либо на эврифагах: оленьем (*Peromys cusmaniculatus* Wagner, 1845) и белоногом хомячках (*P. leucopus* Rafinesque, 1818). Важно отметить, что роль опыта в формировании охотничьего поведения оказалась различна. Хищные кузнечиковые хомячки проявляли врожденный охотничий стереотип по принципу «все и сразу» (Langley, 1986), тогда как у вышеупомянутых видов-эврифагов эффективное взаимодействие с добычей в различной степени требовало накопления опыта (Kreiter, Timberlake, 1988; Timberlake, Washburne, 1989). Эксперименты по направленному отбору особей европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) с хорошо выраженным охотничьим поведением показали, что на протяжении 13 поколений наблюдалось пятикратное увеличение числа «охотников» по сравнению с контрольными линиями (Sadowska et al., 2008; Konczal et al., 2016). В совокупности это указывает на то, что у разных видов грызунов координация моторных актов при охотничьем поведении управляется генетическими программами в различной степени.

В работах нашей лаборатории впервые было показано наличие у зерноядных полевых мышей (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) врожденного охотничьего стереотипа по отношению к опасной, но, по всей видимости, ценной добыче — рыжим лесным муравьям (*Formica polyctena* Forster, 1850) (Пантелеева и др., 2011; Panteleeva et al., 2013). Эффективность охоты на более крупную подвижную добычу

(таракана) у этого вида оказалась сопоставима с насекомоядным — обыкновенной бурозубкой (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) (Reznikova et al., 2017). Важно отметить, что в отличие от бурозубки, у полевой мыши охотничье поведение проявлялось не у всех особей, наблюдалось факультативно.

В природе может возникнуть ситуация, когда популяция сталкивается с резким изменением окружающей среды. Если пища, к которой вид приспособлен, временно недоступна, то несколько особей, которые «решают» использовать другую пищу, могут значительно увеличить свое селективное преимущество, даже если их эффективность охоты низка по сравнению со специализированными видами (истинными хищниками). Таким образом, в популяциях могут сохраняться признаки, в данном случае — поведенческие, способные обеспечивать формирование адаптивного разнообразия наземных позвоночных. Эволюционно стабильная стратегия (ЭСС) — стратегия поведения, которая, будучи принята достаточно большим числом членов популяции, не может быть вытеснена никакой другой стратегией (Smith, Price, 1973). Мы предположили, что наличие стереотипного охотничьего поведения в популяциях грызуновможет быть рассмотрено как ЭСС. Цель нашей работы –исследовать охотничье поведение у пяти видов грызунов с различными типами питания и оценить его адаптивные возможности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в лабораторных условиях в 2012–2017 гг. В качестве объектов были выбраны разновозрастные грызуны с различными типами питания: эврифаги — серая крыса (*Rattus norvegicus* Berkenhout, 1769) (n=81) и хомячок Кэмпбелла (*Phodopus campbelli* Thomas, 1905) (n=19), зерноядная полевая мышь (*Ap. agrarius*) (n=26), а также зеленоядные виды –плоскочерепные (*Alticola strelzowi* Kastschenko, 1899) (n=20) и тувинские полевки (*A. tuvinicus* Ognev, 1950) (n=16).

Крысы, хомячки Кэмпбелла, а также 9 полевых мышей, 14 плоскочерепных и 12 тувинских полевок были рождены в лаборатории и не имели опыта охоты, таких животных принято называть «наивными». Полевые мыши и хомячки Кэмпбелла содержались в индивидуальных клетках, серые крысы по 3–4 особи в клетке, а плоскочерепные и тувинские полевки семейными группами от 2 до 7 особей. Животные имели свободный доступ к воде и пище: стандартным гранулам для лабораторных животных, зерносмеси (семена подсолнечника, овса), сочным кормам (морковь, свекла, капуста, разнотравье), вареным яйцам и творогу.

Для наблюдения и видеозаписи охотничьего поведения животных по одному помещали в прозрачную пластиковую арену 45×45×50 см для серых крыс, плоскочерепных и тувинских полевок, и 30×30×35 см для остальных видов. После пятиминутной передержки в арену помещали добычу — имаго мраморного таракана (*Nauphoeta cinerea,* Olivier, 1789), со средней длиной тела 27.93±0.22 мм. Тем особям, которые демонстрировали охотничье поведение в первом же тесте, последовательно предъявляли до трех единицы добычи. Действия животных фиксировались с помощью видеокамеры Sony HDR–AS200V (частота кадров при съемке 60 кадров/с). Наблюдения длились до завершения поедания жертвы, либо, если животное не проявляло интерес к добыче, прекращались через 10 мин. Полевых мышей тестировали два раза, а хомячков Кэмпбелла — семь. Остальные виды тестировались один раз. Различное количество тестов для разных видов обусловлено тем, что для сравнения необходимо получить сопоставимое количество случаев охоты, а исследуемые виды различались степенью проявления охотничьего поведения.

Для описания поведения в качестве элементарной единицы выделялись элементарные двигательные акты и позы (Tinbergen, 1951) — для краткости, *«элементы поведения». Поведенческой последовательностью* обозначается произвольный набор последовательно совершаемых элементов поведения. Внутри поведенческих последовательностей мы выделяем *поведенческие стереотипы*, состоящие из устойчиво повторяющихся «цепочек» элементов поведения (подробно см.: Резникова и др., 2014; Reznikova et al., 2017). Обработка видеоматериала проводилась при 5-ти и 25-ти кратном замедлении в программе Noldus Observer XT 12.5. Используя полученный «алфавит» из элементов, мы преобразовали демонстрируемое поведение в последовательности букв, где каждая буква соответствовала одному элементу поведения. Полученные последовательности символов через пробел перемещались в отдельные для каждого вида «суммарные» текстовые файлы (в формате.txt). Для анализа отбирались только случаи успешной охоты, закончившейся поимкой и поеданием добычи. Для построения схемы стереотипа с применением «суммарных» текстовых файлов рассчитывались матрицы вероятностей перехода от одного поведенческого элемента к другому (Марковский процесс первого порядка) (Casarrubea et al., 2008).

Доли охотившихся и не охотившихся особей у разных видов, а также успешных и неуспешных атак, сравнивали с помощью точного теста Фишера с поправкой Холма. Сравнение количества элементов в стереотипах и «скорости охоты» (количества элементов поведения в единицу времени), проведен с помощью *H*-критерия Краскела-Уол-

лиса с поправкой Холма. При сравнении представлены медиана, первый и третий квартили: Me (Q_1–Q_3).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Репертуар охотничьего поведения у исследованных видов оказался сходен. Было выделено 17 элементов поведения, разделенных на 3 типа. «Ключевые», без которых совершение стереотипа невозможно: сближение с добычей бегом (Q) или спокойным шагом (S), укус (W), захват добычи лапами (E). «Дополнительные» элементы («приготовления»к охоте и поеданию добычи), присутствующие не во всех стереотипах: принюхивание (D), перенос добычи в зубах (G), перехват (R), откусывание конечностей добычи (H). «Шумовые» элементы (не влияющие на совершение стереотипа): замирание (C), поворот корпуса на 90° (V), разворот корпуса 180° (B), поворот головы (F), вертикальная стойка (I), стойка с опорой на арену (Y), движения назад (U), прыжок (J) и чистка (X).

У всех исследованных грызунов при первом предъявлении добычи охотничий стереотип проявлялся факультативно: у серой крысы — охотились 68% (55 из 81) особей, полевой мыши — 65% (17 из 26), хомячка Кэмпбелла – 37% (7 из 19), 70.0% (14 из 20) и 75.0% (12 из 16) плоскочерепных и тувинских полевок соответственно. Успешность охоты у всех исследованных видов не различалась (рис. 1).

Значения полученных показателей: количества элементов в охотничьем стереотипе (его длины), «скорости охоты» — количества совершаемых элементов в единицу времени, содержанию отдельных элементов в одном стереотипе представлены в таблице.

Рис. 1. Соотношение успешных и неуспешных актов охоты у исследованных видов грызунов в первом тесте. Цифрами обозначены количества актов.

Таблица. Параметры охотничьего поведения грызунов

Показатель	Серая крыса	Полевая мышь	Хомячок Кэмпбелла	Плоско-черепная полевка	Тувинская полевка
Длина стереотипа	16 (9–8)	31 (19–50.5)	28 (16–46)	9 (5–11)	6 (3–11)
Скорость охоты	1.2 (0.9–1.5)	2.1 (1.5–2.8)	1.4 (1–1.9)	1.6 (1.2–2.2)	1.6 (0.9–2.2)
Кол-во «укусов» (W)	5 (2–8)	20 (10–30)	8 (4.5–14)	3 (1–5)	2 (1–4.5)
Кол-во «захватов лапами» (E)	5 (3–10)	7 (4–11)	10 (5.5–18)	2 (1–3)	1 (1–2)
Кол-во «перехватов» (R)	3 (1–4)	1 (0–2)	1 (0–2)	0 (0–2)	0 (0–0)
Кол-во «откусывания конечностей» (H)	0 (0–1)	1 (0–2)	3 (2–6)	0 (0–1)	0 (0–1)

Длины охотничьих стереотипов плоскочерепных итувинских полевок не различались, но были меньше, чем у других исследованных грызунов: серых крыс (H=7.5, p<0.005; H=29, p< 0.001 соответственно), полевых мышей (H=23, p< 0.001; H=59, p< 0.001) и хомячков Кэмпбелла (H=16, p< 0.001; H=38, p< 0.001).Скорость охоты у полевых мышей, плоскочерепных и тувинских полевок не различалась. Полевые мыши охотились с большей скоростью, чем серые крысы (H=57, p<0.001) и хомячки Кэмпбелла (H=20, p<0.001). Оба вида полевок по этому показателю не различалась с крысами и хомячками.

По количеству элементов поведения «укус», приходящихся на один стереотип, полевые мыши опережали другие исследованные виды: серых крыс (H=87, p<0.001), хомячков Кэмпбелла (H=18, p<0.001), плоскочерепных (H=28, p<0.001) и тувинских полевок (H=60, p<0.001). Наименьшее содержание элемента поведения «укус» зафиксировано в охотничьих стереотипах у плоскочерепных и тувинских полевок: меньше чем у хомячков Кэмпбелла (H=9, p<0.005; H=24, p<0.001 соответственно). Хомячки Кэмпбелла захватывали добычу лапами чаще, чем серые крысы (H=14, p<0.001),плоскочерепные (H=12, p<0.001) и тувинские полевки (H=43, p<0.001). Реже всего этот элемент поведения встречался в стереотипах у исследованных полевок. В охотничьих стереотипах у серых крыс перехваты добычи

встречались чаще, чем у других исследованных грызунов: полевых мышей (H=37, p<0.001), хомячков Кэмпелла (H=18, p<0.001), плоскочерепных (H=12, p<0.001) и тувинских полевок (H=38, p<0.001). Наибольшее количество элементов поведения «откусывание конечностей» зафиксировано у хомячка Кэмпбелла, больше чем у серых крыс (H=65, p<0.001), полевых мышей (H=34, p<0.001), плоскочерепных (H=22, p<0.001) и тувинских полевок (H=43, p<0.001). Результаты представлены на рисунке 2.

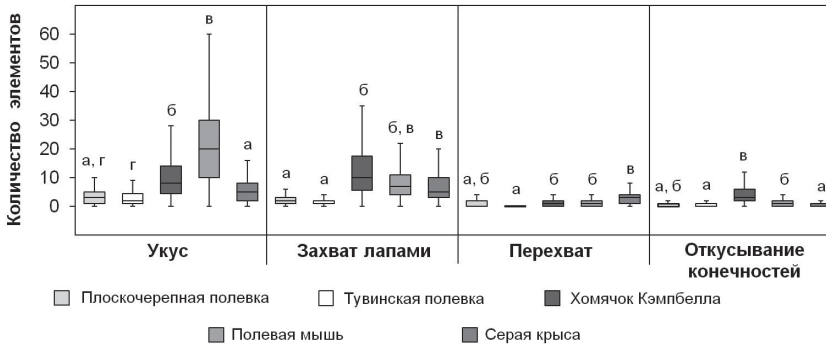


Рис. 2. Количество различных элементов поведения в одном охотничьем стереотипе. Указаны некоторые наиболее важные различия, данные, отмеченные буквами а, б, в и г, значимо различаются (H-тест с поправкой Холма, p <0.001).

На основании рассчитанных матриц вероятностей переходов между элементами поведения в поведенческих последовательностях построены схемы охотничьего стереотипа (рис. 3).

У всех исследованных грызунов охотничий стереотип начинался сосближенияс добычей бегом (Q) или спокойным шагом (S). Режеохотничий стереотип мог начаться без фазы сближения. Далее могло следовать принюхивание (D). Затем, у серых крыс и полевых мышей, плоскочерепных и тувинских полевок захват добычи, в основном, происходит зубами — «укус» (W) (один или несколько подряд). У хомячковКэмпбелла, кроме захвата зубами (с большей вероятностью), атака могла начинаться с захвата лапами (E) (с меньшей вероятностью). В отличие от хомячков, попытки начать атаку с захвата лапами у других исследованных видов грызунов были крайне редки и притом, как правило, безуспешны. Если атака начиналась с «укуса», в дальнейшем грызуны захватывают добычу обеими передними конечностями (E) для поедания. После захвата добычи лапами чаще всего

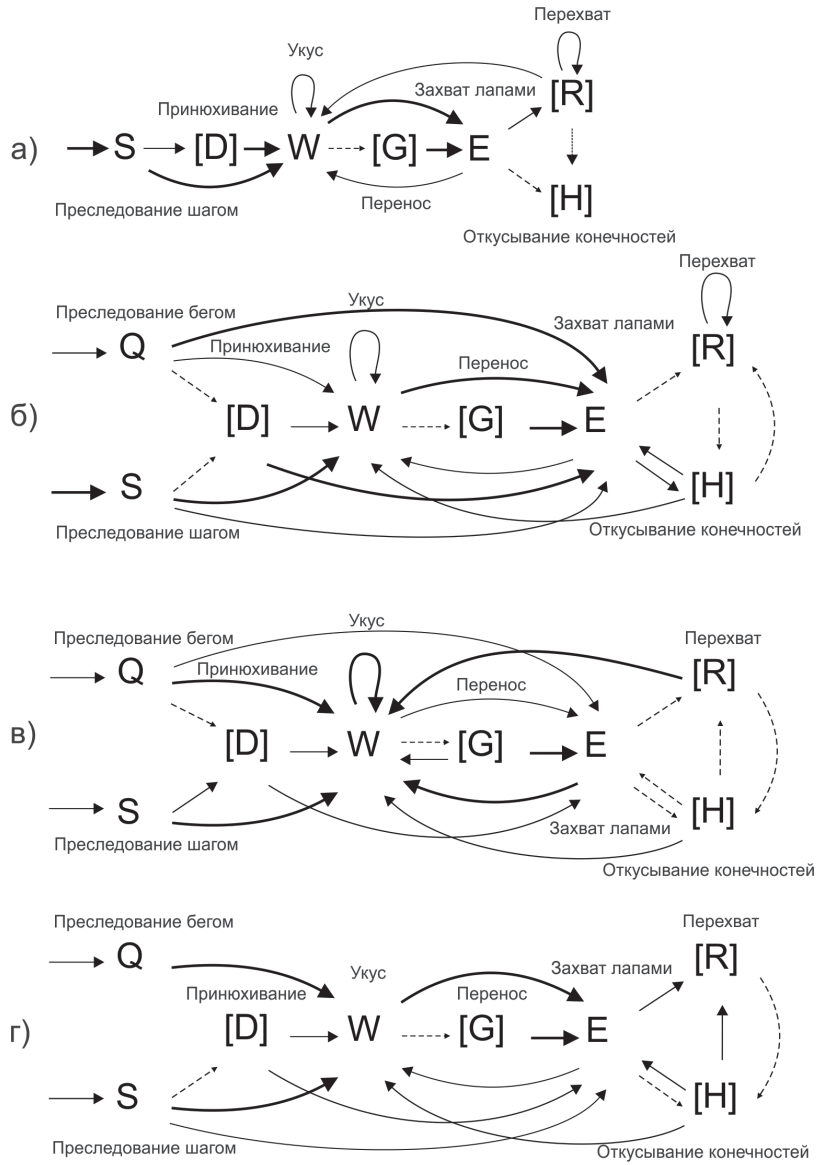


Рис. 3. Схемы охотничьего стереотипа: а) плоскочерепной и тувинской полевок, б) хомячка Кэмпбелла, в) полевой мыши, г) серой крысы. На схемах тонкой пунктирной линией обозначены некоторые неустойчивые, но важные для совершения стереотипа связи между элементами ($p<0.2$), простой линией — устойчивые связи ($0.2 \le p<0.5$), жирной — высоко устойчивые связи ($p \ge 0.5$). В скобках указаны дополнительные элементы поведения.

встречались перехваты (R) — манипуляции с удерживаемой в лапах добычей (повороты, перевороты). После поимки добычи животные могли переносить ее в зубах (G) или начать откусывать конечности (H). Стереотипы охоты могли оканчиваться «укусом» (W), «захватом лапами» (E), «перехватом» (R) или «откусыванием конечностей добычи» (H).

На основе этих данных мы составили представление о тактике охоты у разных видов, то есть, совокупности приемов для быстрого повреждения или умерщвления добычи. Тактика охоты полевой мыши — быстрое повреждение добычи продолжительной серией укусов. Тактика охоты серых крыс заключается в захвате добычи зубами и затем лапами, манипуляциями с ней и последующим поеданием живьем. Тактику охоты плоскочерепной и тувинской полевок можно описать как быстрый захват и последующее повреждение добычи одним или несколькими точными укусами. Высокая эффективность и точность укусов достигается за счет манипуляций с добычей. Тактика охоты хомячка Кэмпбелла отличается откусыванием конечностей для обездвиживания добычи.

ОБСУЖДЕНИЕ

В исследовании, несмотря на отсутствие предварительных контактов с насекомыми, проявление охотничьего поведения у всех пяти видов грызунов включало в себя все основные компоненты характерные для хищников: сближение с добычей (преследование), нападение, обработку (обездвиживание и перехваты добычи), умерщвление и поедание (Caro, 1980). Возможность проявления успешного охотничьего поведения без предварительного опыта указывает на его врожденный характер.

Успешность охотничьего поведения у исследованных грызунов высока и сопоставима с истинно хищными видами: кузнечиковыми хомячками (*Onychomys* ssp.) с одной стороны (Langley, 1986, 1987) и облигатным насекомоядным — обыкновенной бурозубкой (Левенец и др., 2016; Reznikova et al., 2017) с другой. Основным отличием охотничьего поведения исследованных видов является факультативность его проявления.

Результаты количественного анализа состава элементов поведения и порядок совершения элементов поведения выявленный на схемах охотничьего стереотипа позволили выявить тенденцию к хищнической специализации у исследованных грызунов. В филогенетическом плане использование для захвата добычи только зубов считается более примитивной чертой, появление в охотничьем стереотипе захвата добычи лапами — более прогрессивной (Eisenberg,

Leyhausen, 1972). На примере специализированных хищных кузнечиковых хомячков было показано, что начало атаки с захвата добычи лапами является одним из показателей хищнической специализации и, соответственно, эволюционной продвинутости охотничьего поведения (Langley, 1994). Хомячки Кэмпбелла наряду с началом атаки с укуса (захвата добычи зубами), могли сперва захватывать добычу в передние лапы. Остальные исследованные грызуны, наоборот, практически всегда начинали атаку с «укуса». Можно полагать, что охотничий стереотип исследованных хомячков наиболее близок к эволюционно продвинутому среди грызунов поведению хищных кузнечиковых хомячков *Onychomys*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Охотничье поведение исследованных грызунов обладает чертами высокой специфичности, а для отдельных видов специализации и может рассматриваться как поведенческая адаптация, позволяющая расширить спектр пищевых ресурсов путем активной охоты на насекомых.

Можно полагать, что в популяциях грызунов постоянно поддерживается присутствие носителей врожденного высоко эффективного охотничьего стереотипа, что дает основание рассматривать активную охоту на насекомых как эволюционно стабильную стратегию.

Авторы выражают благодарность д.б.н. Ю.Н. Литвинову и к.б.н. Н.В. Лопатиной (ИСиЭЖ СО РАН) за возможность работы с плоскочерепными и тувинскими полевками.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 18–34–00119, № 17–04–00702 и программы ФНИ государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект № VI.51.1.10. (АААА-А16–116121410120–0).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Башенина Н.В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука. 1977. 354 с.

Левенец Я.В., Пантелеева С.Н., Резникова Ж.И. Сравнительный анализ стереотипного поведения на примере процесса охоты у мелких млекопитающих // Экспериментальная психология. 2016. Т. 9. № 4. С. 68–78.

Пантелеева С.Н., Выгоняйлова О.Б., Резникова Ж.И. Рыжие лесные муравьи как потенциальная массовая добыча полевых мышей: результаты лабораторных экспериментов // Евразиатский энтомологический журнал. 2011. Т. 10. С. 99–103.

Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н., Левенец Я.В. Анализ поведенческих стереотипов на основе идей Колмогоровской сложности: поиск общего методического подхода в этологии и психологии // Экспериментальная психология. 2014. Т. 7. № 3. С. 112–125.

Caro T.M. The effects of experience on the predatory patterns of cats // Behavioral and Neural Biology. 1980. V. 29. № 1. P. 1–28.

Casarrubea M., Sorbera F., Crescimanno G. Multivariate analysis of the modifications induced by an environmental acoustic cue on rat exploratory behavior // Physiology & Behavior. 2008. V. 93. № 4. P. 687–696.

Eisenberg J.F., Leyhausen P. The phylogenesis of predatorybehavior in mammals // Zeitschrift für Tierpsychologie. 1972. V. 30. № 1. P. 59–93.

Konczal M., Koteja P., Orlowska-Feuer P., et al. Genomic response to selection for predatory behavior in a mammalian model of adaptive radiation // Molecular Biology and Evolution. 2016. V. 33. № 9. P. 2429–2440.

Kreiter N., Timberlake W. Form and development of predation on crickets in adults of *Peromyscus maniculatus bairdi* and *P. leucopus noveboracensis* // Journal of Comparative Psychology. 1988. V. 102. № 3. P. 269–278.

Landry S.O. The Rodentia as Omnivores // Quarterly Review of Biology. 1970. V. 45. P. 351–372.

Langley W.M. Development of predatory behavioral in the southern grasshopper mouse (*Onychomys torridus*) // Behaviour. 1986. V. 99. P. 275–295.

Langley W.M. Specializations in the predatory behavior of grasshopper mice (*Onychomys leucogaster* and *O. torridus*): a comparison with the golden hamster (*Mesocricetus auratus*) // Journal of Comparative Physiology and Psychology. 1987. V. 101. P. 322–327.

Langley W.M. Comparison of predatory behaviors of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) and grasshopper mice (*Onychomys leucogaster*) // Journal of Comparative Psychology. 1994. V. 108. № 4. P. 394–400.

Panteleeva S., Reznikova Z., Vygonyailova O. Quantity judgments in the context of risk/reward decision making in striped field mice: first «count,» then hunt // Frontiers in Psychology. 2013. V. 4. P. 45–53.

Reznikova Z., Levenets J., Panteleeva S., Ryabko B. Studying hunting behaviour in the striped field mouse using data compression // Acta ethologica. 2017. V. 20(2). P. 165–173.

Sadowska E.T., Baliga, Klimczyk K., et al. Laboratory model of adaptive radiation: a selection experiment in the bank vole // Physiological and Biochemical Zoology. 2008. V. 81. № 5. P. 627–640.

Smith M.J., Price G.R. The logic of animal conflict // Nature. 1973. V. 246(5427). P. 15–8.

Timberlake W., Washburne D.L. Feeding ecology and laboratory predatory behavior toward live and artificial moving prey in seven rodent species // Animal Learning & Behavior. 1989. V. 17. P. 2–11.

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

Особенности роста инвазивного *Heracleum sosnowskyi* и местного *Heracleum sibiricum* на начальных этапах онтогенеза

М.В. Малыгин

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

Ключевые слова: борщевик, длина поглощающих корней, относительная скорость роста в высоту, площадь листьев, *Heracleum sosnowskyi*.

ВВЕДЕНИЕ

Скорость роста является важной характеристикой растений. Чаще всего скорость роста используют для определения прироста биомассы растений (Reich, Cornelissen, 2014), прирост растений в высоту обсуждается реже, хотя высокие размеры надземной части играют важную роль в обеспечении конкурентоспособности вида (Hejda et al., 2009). Часто большая биомасса коррелирует с увеличением линейных размеров стеблей (Li et al., 2012; Reich, Cornelissen, 2014), площади листьев (Reich, Cornelissen, 2014) и листового полога (Tracey et al., 2016), что позволяет угнетать рост растений конкурентных видов (Rijal et al., 2017) вследствие их затенения. В литературе отсутствуют данные о скорости роста в высоту у большинства инвазивных растений, в том числе об экономически важном борщевике Сосновского *(Heracleum sosnowskyi* Manden).

Биология и экология *H. sosnowskyi* хорошо изучена. Выявлено, что *H. sosnowskyi* активно расселяется по Евразийскому континенту, вытесняет местные виды (Baležentienė et al., 2013). Высокая конкурентоспособность *H. sosnowskyi* реализуется за счет развития большой биомассы, размеров в высоту и высоких темпов фотосинтеза, что связано с особенностями строения фотосинтетических органов и поглощающих корней (Veselkin et al., 2017). Однако отсутствуют комплексные исследования относительной скорости роста, листовых и корневых параметров, которые ее определяют.

Целью данной работы было измерить относительную скорость роста в высоту, параметры листьев и корневой системы у проростков инвазивного *H. sosnowskyi* и сравнить с аналогичными показателями аборигенного борщевика сибирского (*H. sibiricum* L.)

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Эксперимент проводился по стандартной методике на песчаной культуре (Grime, Hunt, 1975). Недельные проростки исследуемых видов собрали 17 мая 2017 г. на участке с зарослью борщевиков в ботаническом саду УРО РАН и выращивали в песчаной культуре в течение 28 дней. В течение эксперимента производилось измерение высоты растений на 14-ой, 21-ый и 35-ой день роста, на основании чего была рассчитана относительная скорость роста растений в высоту для двух интервалов выращивания (для начального периода роста $RGR_{h1}=(H2-H1) \div (H1\times7)$, где H1 — средняя высота 14-дневных растений, см; H2 — средняя высота 21-дневных растений, см; для следующего периода роста $RGR_{h2}=(H2-H1) \div (H1\times14)$, , где H1 — средняя высота 21-дневных растений, см; H2 — средняя высота 35-дневных растений, см). Далее производилась фиксация растительного материала: растения выкапывали и фотографировали, предварительно выдерживая корни в растворе метиленового синего (112мл/л) для лучшего контрастирования корневой системы. На фотографиях была измерена площадь листьев и длина поглощающих корней с помощью системы цифрового анализа изображений Simagis MesoPlant (ООО «Сиамс», Россия, Екатеринбург). Статистическая обработка данных выполнена в программе STATISTICA 10 (StatSoft Inc.) с использованием двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты эксперимента показали, что 21-дневые растения инвазионного вида не отличались от местного вида по высоте, а 35-дневные растения были на 2 см выше у *H. sosnowskyi* в сравнении с *H. sibiricum*. RGR_h также зависела от вида и от времени выращивания: у обоих видов это показатель был выше в период с 14 по 21 день роста, но у *H. sosnowskyi* скорость роста в высоту сначала была выше в сравнении с местным видом, а потом снижалась (рисунок).

Сравнительный анализ 21-дневных растений показал, что растения *H. sosnowskyi* отличались в 2 раза большей поверхностью листьев в сравнении с *H. sibiricum*. По остальным показателям 21-дневные *H. sosnowskyi* и *H. sibricum* не отличались. Растения инвазивного вида возрастом 35 дней отличались большей площадью листьев, которая была больше у инвазивного вида на 83%, также длиной поглощающих корней, которая была выше в 2 раза у *H. sosnowskyi* (таблица).

В эксперименте с проростками было выявлено, что у инвазивного вида наблюдается ускоренный рост в высоту в начальный период выращивания. Ранее было показано, что ускоренное удлинение побега позволяет обеспечить большие размеры, необходимые для перехва-

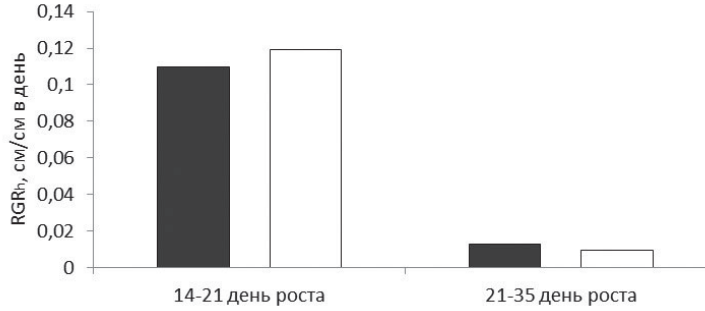


Рисунок. Относительная скорость роста в высоту (RGRh) в разные периоды выращивания. Белый ряд — Heracleum sosnowskyi, темный ряд — H. sibiricum. Дни выращивания означают даты (от начала эксперимента) измерения высот растений для вычисления RGRh (7, 14 и 28 день выращивания).

Таблица. Параметры роста растений *Heracleum sosnowskyi* и *H. sibiricum* (среднее ± SE ошибка среднего). Буквами обозначена достоверность различий по критерию Тьюки при p <0.05; разные буквы — отличия между видами достоверны, одинаковые буквы указывают на отсутствие отличий

Показатели	*H. sosnowskyi*		*H. sibiricum*		Значимость различий (*P*) в ANOVA	
	Возраст растений, дни				Вид (1)	Дата (2)
	21 (*n*=10)	35 (*n*=10)	21 (*n*=10)	35 (*n*=10)		
Высота растения, см	14.7±0.8 a	16.7±0.1 в	12.3±0.6 a	14.5±1.2 a	p=0.009	p=0.029
Площадь листьев, см^2	26±3 a	55±5 в	15±2 c	30±6 a	p<0.001	p<0.001
Длина корней, см	82.5±10.2 a	211.3±52.2 в	58.1±5.7 a	106.5±31.0 a	p=0.006	p<0.001

та фотосинтетически активной радиации и одновременно сократить расходы на биомассу целого растения, поскольку конструкционная цена стеблей ниже, чем в листьях и семенах (Ronzhina, 2017). В последние две недели выращивания скорость RGR_h у двух видов значительно упала и при этом у инвазивного вида несколько сильнее, чем у местного. Более высокие темпы роста в начальные периоды развития объясняются тем, что ускоренный рост на ранних этапах онтогенеза

дает растению конкурентные преимущества в захвате имеющихся ресурсов (Васильева, Панченков, 2011).

Большая площадь листьев, зафиксированная нами у инвазивного вида — особенность, характерная для большинства быстрорастущих видов, которая позволяет в дальнейшем развивать высокую интенсивность фотосинтеза, биомассу и линейные размеры (Dalke et al., 2015). Зависимость скорости роста от площади листьев неоднократно показана на инвазивных растениях (Matzek, 2012).

Длина поглощающих корней борщевика Сосновского также превышает этот показатель у аборигенного вида. Как известно, увеличение длины корневой системы способствует повышению поглощения веществ из почвы (Comas et al., 2002), что положительно влияет на скорость роста (Matzek, 2012).

Выражаю благодарность к.б.н. Бетехтиной А.А., к.б.н. Ивановой Л.А., к.б.н. Ронжиной Д.А., к.б.н. Иванову Л.А. за помощь в проведении эксперимента и консультационную поддержку.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ № 15–04–07770.

СПИСОК ЛИТЕРИТУРЫ

Васильева Н.В., Панченков В.Г. Механизмы воздействия инвазионной *Bidens frondosa* L. на аборигенные виды череды // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 1. С. 15–22.

Baležentienė L., Stankevičienė A., Snieškienė V. Heracleum sosnowskyi (Apiaceae) seed productivity and establishment in different habitats of central Lithuania // Ekologija. 2013. V. 59. № 3. P. 123–133.

Comas L., Bouma T., Eissenstat D. Linking root traits to potential growth rate in six temperate tree species // Oecologia. 2002. V. 132. № 1. P. 34–43.

Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhozhiy I.G., et al. Traits of *Heracleum sosnowskyi* Plants in Monostand on Invaded Area // PLoS ONE. 2015. V. 10. № 11. P. e0142833.

Grime J.P., Hunt R. Relative Growth-Rate: Its Range and Adaptive Significance in a Local Flora // Journal of Ecology. 1975. V. 63. № 2. P. 393–422.

Hejda M., Pyšek P., Jarošík V. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities // Journal of Ecology. 2009. V. 97. № 3. P. 393–403.

Li H., Li M., Luo J., et al. N-fertilization has different effects on the growth, carbon and nitrogen physiology, and wood properties of slow- and fast-growing *Populus* species // Journal of Experimental Botany. 2012. V. 63. № 17. P. 6173–6185.

Matzek V. Trait Values, Not Trait Plasticity, Best Explain Invasive Species' Performance in a Changing Environment // PLoS ONE. 2012. V. 7. № 10. P. e48821.

Reich P., Cornelissen H. The world-wide 'fast–slow' plant economics spectrum: a traits manifesto // Journal of Ecology. 2014. V. 102. № 2. P. 275–301.

Rijal D.P., Alm T., Nilsen L., Alsos I.G. Giant invasive *Heracleum persicum*: Friend or foe of plant diversity? // Ecology and Evolution. 2017. V. 7. № 13. P. 4936–4950.

Ronzhina D.A. Distribution, competitive ability, and seed production of *Bidens frondosa* L. in the Middle Urals // Russian Journal of Biological Invasions. 2017. V. 8. № 4. P. 351–359.

Tracey A.J., Stephens K.A., Schamp B.S., Aarssen L.W. What does body size mean, from the «plant's eye view»? // Ecology and Evolution. 2016. V. 6. № 20. P. 7344–7351.

Veselkin D.V., Ivanova L.A., Ivanov L.A., et al. Rapid use of resources as a basis of the *Heracleum sosnowskyi* invasive syndrome // Doklady Biological Sciences. 2017. V. 473. № 1. P. 53–56.

Проблемы сохранения редких и исчезающих растений Белгородской области в условиях «in vitro»

Е.В. Маслова, Н.И. Гуля

Белгородский государственный национальный исследовательский университет (НИУ «БелГУ»), г. Белгород

Ключевые слова: введение в культуру in vitro, микроклональное размножение растений, оптимизация питательных сред, подбор стерилизующих агентов, сохранение редких и исчезающих видов.

Проблема сохранения редких и исчезающих видов растений является актуальной как для отдельныхрегионов, так и в целом для страны (Присный, 2004). Решить ее можно, используя клеточные технологии, которые основываются на введении в культуру in vitro растительных организмов и их микроклональном размножении (Новикова, 2013).

Цель исследования – получение культур некоторых редких и исчезающих видов флоры Белгородской области в условиях in vitro.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал исследования – эксплантыредких видов растений Белгородской области: *Astragalus dasyanthus* Pall., *Astragalus albicaulis* DC., *Linum ucranicum* Czern., *Centaurea taliewii* Kleop., *Androsace koso-poljanskii* Ovcz., *Hyssopus cretaceus* Dubj, *Prunella grandiflora* L., *Bellevalia sarmatica* (Georgi) Woronow.

Работы были проведены в лаборатории «Инновационных методов исследования растительных объектов» (НИУ «БелГУ») с соблюдением правил асептики. Для выбора эффективного стерилизатора, эксплантыобрабатывали лизоформином 3000, биоцидом, диацидом, гипохлоритом натрия, хлорамином Б, нитратом серебра. После стерилизации эксплантыкультивировали на питательной среде Мурасиге-Скуга (Murashige, Skoog, 1962) без содержания гормонов до их прорастания и на среде Мурасиге-Скугас 6-бензиламинопурин ииндолил-3-уксуснойкислотой после их прорастания.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате исследования установлено, что эффективными стерилизующими агентами для *A. albicalius* являются гипохлорит натрия

(5–15%) и нитрат серебра (0,1%), для *A. dasyanthus* – гипохлорит натрия (5–15%), для *L. ucranicum* – гипохлорит натрия (5–15%) и нитрат серебра (0.1%), для *C. taliewii* – хлорамин (6%) и диацид (0.1%), для *A. koso-poljanskii* – гипохлорит натрия (5–15%), нитрат серебра (0,1%) и хлорамин (6%), для *B. sarmatica* – гипохлорит натрия (5–15%) и лизоформин (10%), для *P. grandiflora* – биоцид (3%), для *H. cretaceus* – нитрат серебра (0.1%) и лизоформин (10%) при действии в 20–30 минут. Результаты, приведенные выше, основаны на учете количества стерильных эксплантов и жизнеспособных проростов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Одним из результативных решений проблемы сохранения видов является применение технологии микроклонального размножения для сохранения ценных, редких и эндемичных генотипов растений, создавая банки в условиях in vitro.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Новикова Т.И. Использование биотехнологических подходов для сохранения биоразнообразия растений // Растительный мир азиатской России. 2013. № 2 (12). С. 119–128.

Присный А.В. Красная книга Белгородской области. Редкие и исчезающие растения, грибы, лишайники и животные. Официальное издание. Белгород, 2004. 532 с.

Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and with tobacco tissue cultures / Physiologia Plantarum. 1962. № 15. P. 473–397.

Половозрастная характеристика лысухи, зимующей в Узбекистане: анализ по сборам плечевых костей от охотников

М.Г. Митропольский

Тюменский государственный университет, г. Тюмень

Ключевые слова: лысуха, плечевая кость, половозрастная характеристика.

ВВЕДЕНИЕ

Водоемы Узбекистана являются местом массовой зимовки казахстано-западносибирской популяции лысухи номинативного подвида (*Fulica atra atra* Linnaeus, 1758). В отдельные годы здесь концентрируется от 50000 до 90000 птиц. Лимитирующими факторами для водоплавающих на зимовках являются ухудшение водного режима водоемов, аномальные температуры в северной зоне южных зимовок, охота и браконьерство (Курочкин, Кошелев, 1987; Мекленбурцев, 1990; Караваев, 2007).

По данным о спортивной охоте в Узбекистане, лысуха является одним из основных объектов добычи среди водоплавающих и составляет 7–9% от добываемых птиц (Митропольский, Митропольский, 2014).

Вместе с тем, анализ состояния популяций охотничьих видов птиц, в том числе и лысухи, во время учетов численности и распределения по территории ранее не проводился. Однако при планировании объемов использования вида, эти данные весьма значимы.

Нами разработана методика определения вида, пола и возраста птиц по плечевым костям (Митропольский, 2005). Основной объем исследуемых костей, поступает от охотников, что позволяет формировать репрезентативную выборку без дополнительного изъятия птиц из природы. Предлагаемый метод был использован нами впервые.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В анализе использованы кости лысух, собранных у охотников в период зимовки (октябрь–март) на водоемах Узбекистана в 2002–2004 годах, в количестве 271 экз.

Принимая во внимание, что из семейства пастушковые камышница (*Gallinula chloropus* Linnaeus, 1758) имеет более мелкие размеры, а сул-

танка (*Porphyrio porphyrio* Linnaeus, 1758) более крупные, сложностей в видовой идентификации плечевых костей лысухи не возникает.

Плечевые кости лысухи имеют общую длину от 68 до 84 мм, диафиз кости слегка изогнут, вытянут, округлой формы. Проксимальный эпифиз узкий, вытянут вдоль кости. *Crista deltopectoralis* в форме трапеции с выраженными углами и загибами. *Crista bicipitalis* направлен к дистальному концу кости. *Fossa pneumotricipitalis* закрытое. Дистальный эпифиз заужен. *Condylus ventralis* всегда выше, чем *Condylus dorsalis* и *Epicondylus ventralis*. *Epicondylus dorsalis* выражен в виде слабозаметного гребня *Proctssus supracondularis dorsalis*.

Морфометрические показатели снимали по общепризнанной схеме (Woelele, 1967; Митропольский, Митропольский, 2017).

Промер 1.0 — общая длина кости; промер 2.0 — ширина проксимального эпифиза; промер 3.0 — ширина дистального эпифиза; промер 4а — ширина диафиза в средней части кости; промер 4в — толщина диафиза в средней части кости. Далее для обработки данных мы используем два индекса: ∑ 1–4а — сумму основных промеров (1.0+2.0+3.0+4а) и ∑ 4а-4в — сумму промеров диафиза (4а+4в). Эти индексы нивелируют исключение при статистической обработке одного или нескольких промеров из анализа.

В программе STATISTICA 10.0 по стандартной методике (Буреева, 2007) проведены расчеты дискриминантных функций на модельной группе, кости в которой имели точное определение пола (по 30 костей самцов и самок). В результате переменные (промеры) с большим значением лямбды Уилкса и меньшим значением частной лямбды были выбраны для составления дискриминантной функции.

Дендрограммы половозрастных структур рассчитаны по всей выборке, достоверность которой была оценена с использованием апостериорной вероятности со значениями от 0.97 до 1.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенного анализа для модельных групп плечевых костей самцов и самок лысухи были составлены дискриминантные функции, общий вид которых следующий:

для самцов: $DF♂ = -1152.36+24.41X_{1-2}45.85X_4+6.63X_5+89.37X_6$

для самок: $DF♀ = -946.44+22.09X_{1-2}14.22X_4+5.79X_5+79.35X_6$,

где X_1 — промер 1.0; X_4 — промер 4а; X_5 — сумма ∑ 1–4а; X_6 — сумма ∑ 4а-4в.

Значение дискриминирующих функций у модельных групп составили для самцов — DF♂ = 2113.85, для самок — DF♀ = 949.54.

Ниже (табл. 1) приведены значения лимитирующих и средних морфометрических показателей плечевых костей лысухи, которые позволят применять данную методику в дальнейшем.

Таблица 1. Половозрастные морфометрические показатели плечевых костей лысухи. Возрастные группы меньше года и годовалые объединены в молодых (Subad), все остальные группы — во взрослых (Ad).

Промеры	Самки (n=34)						Самцы (n=40)					
	Subad (n=75)			Ad (n=40)			Subad (n=116)			Ad (n=46)		
	min	max	mid	min	max	mid	min	Max	mid	min	max	Mid
1.0	68.6	75.1	72.3	73.7	76.6	75.0	75.8	80.9	78.3	79.4	84.1	81.1
2.0	12.6	14.2	13.4	13.4	14.8	14.0	13.5	15.5	14.6	14.3	15.8	14.9
3.0	8.9	10.3	9.4	9.6	10.4	9.9	9.7	11.2	10.4	10.2	11.3	10.6
4a	3.9	5.0	4.3	4.2	5.0	4.6	4.3	5.2	4.7	4.4	5.3	4.9
∑ 1–4a	94.6	102.9	99.5	101.6	106.0	103.7	104.3	110.6	107.9	108.9	115.9	111.6
∑ 4а-в	7.5	9.0	8.1	7.8	9.4	8.6	8.0	10.2	8.8	8.7	9.7	9.2

На основании построенных дендрограмм, методом полной связи между переменными отдельно для самцов и самок были определены возрастные группы. В таблице 2 для каждой из возрастных групп приведено процентное соотношение от числа самцов и самок в объеме добычи.

Таблица 2. Добыча самцов и самок лысухи по месяцам в Узбекистане (в процентах)

Месяц	Самки (n=115)				Самцы (n=156)				
	<1	1+	2+	3+	<1	1+	2+	3+	4+
X	12.2	0.9	3.5		5.8	7.0	1.9		
XI	13.9	6.1	7.8	2.6	7.0	10.3	1.3	1.3	0.6
XII	16.5	4.3	13.9	3.5	12.3	22.5	8.3	8.9	
I-III	8.7	2.6	2.6	0.9	4.5	1.3	3.2	3.8	
	n=59	n=16	n=32	n=8	n=46	n=64	n=23	n=22	n=1

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, полученные результаты могут быть использованы при проведении расчетов объема использования лысухи с учетом процентного соотношения в исследуемой выборке молодых птиц, самцов и самок. При наличии выборок плечевых костей возможно проведение подобного анализа и для других охотничьих видов птиц.

В заключение хочется выразить благодарность основоположнику методики — моему учителю — Олегу Вильевичу Митропольскому, а также всем тем, кто не забывал оставлять плечевые кости после охоты и любезно предоставлял этот материал для наших исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буреева Н.Н. Многомерный статистический анализ с использованием ППП «STATISTICA. Учебно-методический материал по программе повышения квалификации «Применение программных средств в научных исследованиях и преподавании математики и механики». Нижний Новгород, 2007, 112 с.

Караваев А.А. Лысуха. Птицы Средней Азии. Алматы: издательство «Thetys», 2007. Т. 1. С. 379–387.

Курочкин Е.Н., Кошелев А.И. Семейство Пастушковые. Птицы СССР. Курообразные, журавлеобразные. Ленинград: издательство «Наука», 1987. С. 335–465.

Мекленбурцев Р.Н. Семейство Пастушковые. Птицы Узбекистана. Ташкент: издательство «ФАН», 1990. Т. 2. С. 265–291.

Митропольский М.Г., Митропольский О.В. Объемы и методика определения видового состава птиц в добыче охотников в Узбекистане // Вестник Тюменского государственного университета. Тюмень, 2014. Вып. 12. С. 103–113.

Митропольский М.Г., Митропольский О.В. Морфометрическая характеристика плечевых костей отдельных видов птиц в различных популяциях // Эволюционная и функциональная морфология животных. Материалы Всероссийской конференции и школы для молодых ученых памяти Феликса Яновича Дзержинского. Москва, 2017. С. 221–226.

Митропольский О.В. Проведение экологического мониторинга по плечевым костям. Методическое руководство. Бишкек, 2005. 43с.

Woelele E. Verleichend morphologische Untersuchugen an Einzelknochen des postkranialen Skeletts in Mitteleuropa vorkommender Elten, Halbganse und Sager // Inaugural-Dissertation. Paleontological Museum. Munchen, 1967. 203 p.

Сравнительный анализ природоохранной эффективности Ильменского и Южно-Уральского государственных заповедников

Д.А. Молчанова

Федеральное государственное бюджетное природоохранное учреждение науки «Ильменский государственный заповедник», г. Миасс

Ключевые слова: Ильменский заповедник, природоохранная эффективность, природоохранные функции, Южно-Уральский заповедник.

ВВЕДЕНИЕ

Оценка и сохранение биоразнообразия на популяционном, видовом и экосистемном уровнях решается на особо охраняемых природных территориях (ООПТ). В России их насчитывается более 13000, и их основной задачей является охрана природы. Анализ литературы показывает, что в настоящее время среди множества подходов нет ни одного, который позволяет комплексно оценить эффективность выполнения ООПТ этой основополагающей функции (Хоккингс, 2000; Степаницкий, 2000; Дэви, 2002; Губко, 2009; Кузнецова и др., 2015).

Методика, включающая объективные показатели состояния природы ООПТ, была разработана при содействии Всемирного фонда дикой природы (WWF) России М.С. Стишовым (2012). Результаты оценки природоохранной ценности, значимости и эффективности являются основанием для дальнейшей работы по повышению статуса, созданию новых и расширению или оптимизации площади существующих ООПТ. Цель исследования состояла в сравнительном анализе природоохранной эффективности Ильменского (ИГЗ) и Южно-Уральского государственных заповедников (ЮУГПЗ). Задачи: 1) оценить базовые показатели основных природоохранных функций заповедников и их компоненты; 2) дать оценку относительного вклада каждой из функций в суммарные для ООПТ значения природоохранной ценности и значимости; 3) выявить функции с наибольшими и наименьшими значениями природоохранной эффективности; 4) оценить природоохранную ценность и эффективность для разных функций ИГЗ и ЮУГПЗ.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Южно-Уральский государственный природный заповедник образован 1 июня 1979 года. Расположен на западном макросклоне

Урал-тау в виде двух горных цепей. Это самый большой по площади (252.8 тыс.га) заповедник Башкортостана и всего Южного Урала. Ильменский государственный заповедник создан 14 мая 1920 года. Расположен на восточном макросклоне Ильменского хребта. Общая площадь заповедника 33.7 тыс.га. До настоящего времени продолжает оставаться единственным минералогическим заповедником в стране и одним из немногих минералогических резерватов в мире.

Рассматривались 5 основных природоохранных функций: 1) эталонная функция предполагает видовое и ландшафтное разнообразие, наличие чуждых и синантропных элементов, а также сохранение ненарушенных и мало нарушенных природных комплексов территории; 2) рефугиумная функция характеризуется сохранением редких и исчезающих таксонов, сообществ и экосистем; 3) резерватная функция характеризует охотничье-промысловые виды животных и растений, имеющие утилитарную ценность; 4) «монументальная» функция определяет научно-познавательное значение природоохранных объектов и ландшафтов; 5) эколого-стабилизирующая функция предусматривает оценку экосистемных услуг. Для каждой из составляющих природоохранных функций ООПТ определялись базовые показатели: репрезентативность, контраст с окружением, текущее состояние, на основании которых рассчитывались природоохранные ценность, значимость и эффективность.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При анализе природоохранной эффективности Ильменского и Южно-Уральского государственных заповедников выявлены максимальные и минимальные значения базовых показателей таких как репрезентативность, контраст с окружением, текущее состояние всех сравниваемых природоохранных функций, реализующихся в достаточно полном объеме. В исследованных ООПТ наибольшая репрезентативность свойственна эталонной и эколого-стабилизирующей функциям, наименьшая проявляется у рефугиумной (рис.1). Это связано с тем, что встречаемость большинства краснокнижных видов единичная (особенно трудно диагностируемая у беспозвоночных), поэтому объективно не представляется возможным оценить роль ООПТ в поддержании региональной популяции сохраняемого таксона.

При оценке показателя «контраст с окружением» установлено, что самые высокие значения проявляют эталонная и эколого-стабилизирующая функции. Рассматриваемые ООПТ приурочены к бореальной зоне, в связи с чем основным типом сохраняемых экосистем выступают естественные леса, занимающие от общей территории ИГЗ — 86%, а ЮУГПЗ — 89%. Отсутствие крупных скоплений промысловых жи-

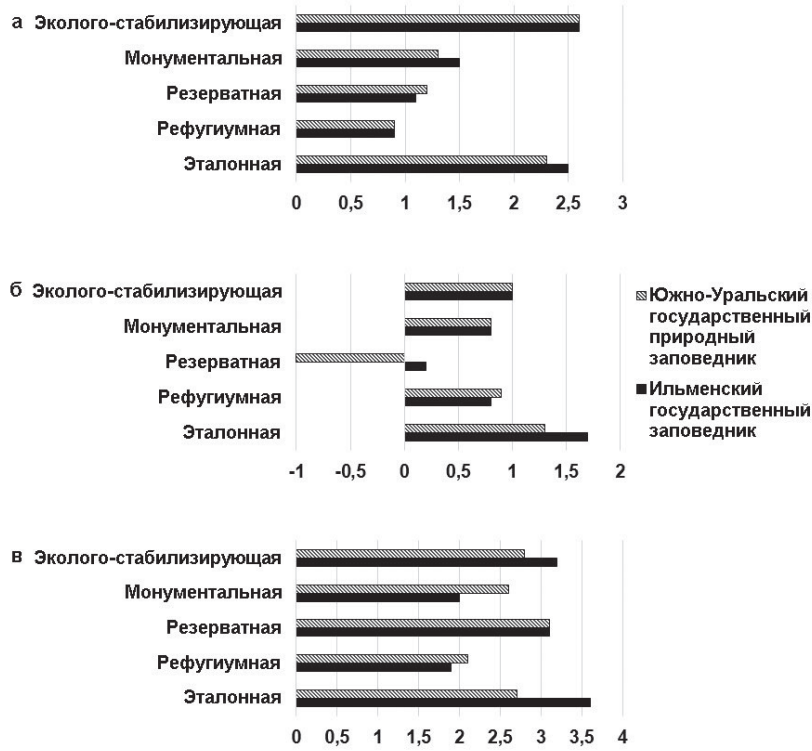


Рис. 1. Характеристика базовых показателей (а — репрезентативность, б — контраст с окружением, в — текущее состояние). Примечание: ось ординат — природоохранные функции, ось абсцисс — баллы.

вотных в заповедниках определяет низкие значения контраста с окружением для резерватной функции. Среди всех сравниваемых функций только у рефугиумной анализируемый показатель выше в ЮУГПЗ, в связи с тем, что на его территории встречено немного больше редких таксонов (122 вида: 33 КК РФ и 89 КК Башкортостана), чем в ИГЗ (109 видов: 35 КК РФ и 74 КК Челябинской области).

Наиболее высокая оценка среднего текущего состояния в ИГЗ свойственна эталонной функции, тогда как в ЮУГПЗ — резерватной функции. Наименьший показатель в заповедниках у рефугиумной функции. Для сравниваемых ООПТ наибольший вклад как в природоохранную ценность, так и в значимость, вносят эталонная, рефугиумная и эколого-стабилизирующая функции, наименьший вклад — резерватная функция. Ни одна из реализуемых заповедниками функций не достигает 100-процентной эффективности (рис. 2).

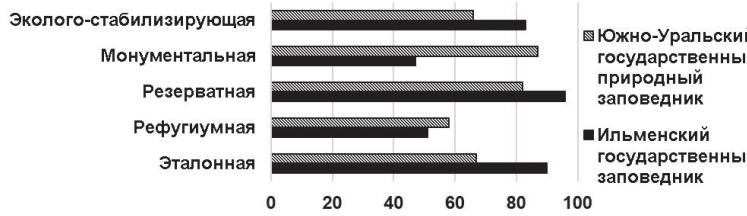


Рис. 2. Оценка природоохранной эффективности. Примечание: ось ординат — природоохранные функции, ось абсцисс –%.

Высокие значения текущей эффективности установлены в ИГЗ для резерватной функции (96%), а в ЮУГПЗ у монументальной функции (87%), в тоже время в Ильменском заповеднике эта функция среди всех характеризуется наиболее низким показателем — 47%.

Большинство копей с полудрагоценными и драгоценными минералами, относящиеся к геолого-геоморфологическим природным объектам «сознательно» не включены в Кадастр заповедника, при этом на территории широко представлены гидрологические природные объекты. Из всех анализируемых функций у ЮУГПЗ наименьшая эффективность выявлена для рефугиумной.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ильменский государственный заповедник и Южно-Уральский государственный природный заповедник соответствуют своим природоохранным целям, характеризуются высокой природоохранной эффективностью, направленной на сохранение естественных природных комплексов Южного Урала.

Работа выполнена при поддержке Комплексной программы фундаментальных исследований Уральского отделения РАН (проект 18–5–5–43).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Губко Г.В. Организационные модели и механизмы управления: эколого-просветительская деятельность Ильменского государственного заповедника. Миасс: ИГЗ УрО РАН, 2009. 126 с.

Дэви А. Планирование национальной системы охраняемых природных территорий. М.: МСОП, 2002. 60 с.

Кузнецова И.А., Головатин М.Г., Гилев А.В. и др. Особо охраняемые территории Свердловской области: мониторинг состояния природной среды: [монография] / отв. ред. И. А. Кузнецова // Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2015. 189 с.

Степаницкий В.Б. Сборник руководящих материалов по заповедному делу. 3-е изд., доп. и перераб. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2000. 703 с.

Стишов М.С. Методика оценки природоохранной эффективности особо охраняемых природных территорий и их региональных систем. М.: WWF России, 2012. 284 с.

Хоккингс М. Оценка эффективности: схема оценки менеджмента охраняемых природных территорий. Руководство по охраняемым территориям. Серия «Лучший опыт». Вып. 6. Международный союз охраны природы, 2000. 75 с.

Изменчивость солодки голой по морфологическим, биохимическим и ресурсным признакам в природных популяциях Волгоградской области

О.В. Недилько

Волгоградский государственный медицинский университет, г. Волгоград

Ключевые слова: изменчивость, ценопопуляция, *Glycyrrhiza glabra* L.

ВВЕДЕНИЕ

Среди лекарственных растений Волгоградской области особого внимания заслуживает солодка голая (*Glycyrrhiza glabra* L.), которая распространена в поймах Дона и его крупных притоков, Волги, Ахтубы (Яницкая и др., 2015, 2016). Потребности в сырье солодки голой (корни и корневища) высокие, но сырьевая база этого фармакопейного вида в Российской Федерации исследована слабо (Толстиков и др., 2007). Волгоградская область в этом плане не изучена. Однако на территории области имеется значительное разнообразие местообитаний и фитоценозов с солодкой. Разнообразие условий произрастания может обуславливать и высокую изменчивость солодки голой по морфологическим, биохимическим и ресурсным характеристикам, что важно учитывать при планировании и организации заготовок сырья, воспроизводстве ресурсов лекарственного растения (Яницкая и др., 2016).

Цель исследования — оценить характер популяционной изменчивости морфологических, биохимических и ресурсных признаков солодки голой в условиях естественного произрастания в Волгоградской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В период с 2012 по 2017 гг. были проведены маршрутно-рекогносцировочные исследования в семи административных районах Волгоградской области с целью поиска зарослей (ценопопуляций) солодки. Географические координаты выявленных ценопопуляций определяли с помощью GPS-навигатора (GARMIN GPSMAP 64st). Плотность запаса (урожайность) солодкового корня оценивали по величине сырой фитомассы подземных органов, полученной с единицы площади, методом учетных площадок размером от 0.25 до 1 м^2 (Зо-

рин, Самылина, Ермакова, 1988). В пределах каждой ценопопуляции (ЦП) закладывали от 10 до 15 таких площадок. На этих же площадках оценивали густоту (плотность) стояния побегов. Изменчивость морфометрических признаков солодки для каждой ЦП оценивали по выборкам из 50 генеративных побегов, взятых от разных парциальных кустов в среднегенеративном возрастном состоянии. Изучены следующие признаки: длина побега, число сложных листьев на побеге, длина и ширина сложного листа в средней части побега, длина и ширина листочка в средней части сложного листа, число цветков в соцветии, длина соцветия, число плодов на побеге. Содержание глицирризиновой кислоты (основного действующего вещества лекарственного сырья солодки голой) определяли для каждой ЦП методом дифференциальной спектрофотометрии (Яницкая и др., 2015). Статистическую обработку данных проводили в программе MS Excel 2010 с оценкой стандартных показателей описательной статистики.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе проведенных экспедиционных работ выявлено 13 ценопопуляций солодки голой. Наиболее крупные из них (шесть ЦП площадью от 0.14 до 6.5 га) обнаружены в Кумылженском и Алексеевском районах на участках низких уровней пойменных лугов рек Хопер и Дон, а также на территории Среднеахтубинского района на среднем уровне поймы реки Ахтуба. В Ольховском районе выявлены две небольшие (70 — 86 м^2) ценопопуляции солодки на среднем уровне поймы реки Иловли. Михайловский, Городищенский и Даниловский районы характеризуются развитым сельским хозяйством, в этих районах пахотные земли занимают до 80–90% площади. Здесь встречены только очень небольшие ценопопуляции солодки голой (площадью от 12 до 26 м^2). Они находятся за пределами речных пойм на участках луговых степей, а также в узких полосах растительности вдоль дорог. Таким образом, выявленные в ходе исследования ЦП солодки голой в зависимости от их местообитания нами были разделены на пойменные и надпойменные.

Пойменные ценопопуляции солодки имеют высокую плотность стояния побегов (в среднем 10 — 23 шт/м^2). Надпойменные ценопопуляции характеризуются более низкой плотностью размещения побегов (в среднем 7 — 10 шт/м^2). Это согласуется с данными для Уральского региона (Беляев, Васфилова, 2010).

Среди исследованных морфологических признаков генеративных побегов наиболее вариабельными (при оценке коэффициента вариации — CV) признаками являются длина побега (CV=5.6 — 26%), число листьев на побеге (CV=25.9 — 41.4%), число цветков в соцветии

(CV=20.3– 41.5%) и количество плодов на побеге (CV=25.6 — 41.3%). Максимальными средними значениями перечисленных признаков характеризуются растения пойменных ценопопуляций в Кумылженском, Алексеевском и Среднеахтубинском районах. Минимальные средние значения этих признаков установлены для надпойменных ценопопуляций в Городищенском, Михайловском и Даниловском районах. Ценопопуляции Ольховского района по перечисленным выше признакам занимают промежуточное положение.

Наиболее высокое содержание глицирризиновой кислоты (в среднем от 9 до 14%) выявлено в образцах подземных органов солодки голой из пойменных ценопопуляций. Небольшим содержанием глицирризинововй кислоты (менее 8%) характеризуются образцы сырья из надпойменных ценопопуляций. Это можно объяснить, по-видимому, тем, что условия пойменных местообитаний наиболее благоприятны для синтеза вторичных метаболитов у солодки.

Оценку сырьевого потенциала подземных органов солодки голой проводили для наиболее крупных пойменных ЦП Кумылженского, Алексеевского и Среднеахтубинского районов. Эти популяции могут иметь промысловое значение для планирования и организации заготовки данного вида растительного сырья.

Важным показателем продуктивности заросли лекарственного растения является урожайность (выход сырьевой фитомассы с единицы площади). Средние значения данного параметра для исследованных пойменных ЦП варьируют в пределах от 0.9 до 2.3 кг/м^2. Биологический запас солодкового корня в данных ценопопуляциях варьирует от 2 до 72 т, а эксплуатационный запас — от 1.7 до 70 т. В надпойменных ЦП урожайность подземных органов оказалась значительно ниже, чем в пойменных ЦП (средние значения варьируют от 0.15 до 0.45 кг/м^2). Эти различия могут объясняться более мощным развитием надземных органов у солодки голой в пойменных условиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе проведенного исследования на территории Волгоградской области установлены местонахождения 13 ценопопуляций солодки голой. Наиболее крупные по площади и по запасам солодкового корня ценопопуляции лекарственного растения выявлены в поймах рек Хопер и Ахтуба. Ценопопуляции солодки, обнаруженные в сообществах луговой степи на значительном удалении от пойменных экотопов, характеризуются небольшими размерами и низкой плотностью (густотой) размещения побегов. Анализ изменчивости основных морфологических признаков генеративных побегов солодки

голой показал, что их максимальные средние значения характерны для пойменных ценопопуляций, минимальные — для надпойменных. Уровень накопления глицирризиновой кислоты в подземных органах солодки голой существенно зависит от типа местообитания ценопопуляции. Наибольшее содержание данного биологически активного вещества отмечается у солодки в пойменных ценопопуляциях. Таким образом, между пойменными и надпойменными ценопопуляциями солодки голой наблюдаются существенные различия по исследованным признакам, что определяется условиями их местообитания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беляев А.Ю., Васфилова Е.С. Особенности клоновой структуры и некоторые характеристики куртин-клонов солодки в популяциях на Южном Урале и в Приуралье //Вестник Оренбургского государственного университета. 2010. № 5 (111). С. 87–93.

Зорин Е.Б., Самылина И.А., Ермакова В.Е. Определение запасов лекарственных растений и заготовка лекарственного растительного сырья. М., 1988. 44 с.

Толстиков Г.А., Балтина Л.А., Гранкина В.П. и др. Солодка: биоразнообразие, химия, применение в медицине. Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2007. 311 с.

Яницкая А. В., Куркин В.А., Недилько О.В. и др. Оценка содержания глицирризиновой кислоты в корнях солодки голой, произрастающей в некоторых районах Волгоградской области //Вестник Волгоградского государственного медицинского университета. 2015. № 4 (56). С. 116–118.

Яницкая А. В., Землянская И В., Недилько О.В. и др. Использование ГИС-технологий для оценки потенциальной продуктивности зарослей ценозообразующих лекарственных растений на примере солодки голой // Вестник Волгоградского государственного медицинского университета. 2016. № 4 (60). С. 128–131.

Размерно-возрастные показатели и состояние репродуктивной системы сига-пыжьяна в озерах верхнего и нижнего течения Енисея

И.С. Некрасов

ФГАОУ ВО «Тюменский государственный университет», г.Тюмень

Ключевые слова: гистологический анализ, размерно-возрастные показатели, разноширотные озера, репродуктивная система, *Coregonus lavaretus pidschian*.

ВВЕДЕНИЕ

Лососеобразные рыбы — лососевые и сиговые — являются конечным звеном трофической цепи высокобореальных и арктических континентальных водоемов Сибири, экологические условия в которых значительно трансформируются под влиянием возрастающих техногенных нагрузок. В связи с тем, что эти виды отличаются высокой чувствительностью и, одновременно, низкой устойчивостью к загрязнениям и другим антропогенным воздействиям (Решетников, 1980, Селюков, 2002 а, б; Селюков, Шуман, Некрасов, 2012), их исследование имеет важное теоретическое и практическое значение. Сиговые рыбы, интенсивно изымаемые промыслом, подвержены значительным сезонным флуктуациям водного режима. Поскольку функционирование генеративной системы и специфика половых циклов являются важными индикаторами репродуктивного потенциала вида, необходимы их эталонные параметры для ключевых водоемов определенной природно-климатической зоны в относительно чистых, не затронутых антропогенным влиянием регионах.

Цель работы заключалась в оценке размерно-возрастного состава и состояния репродуктивной системы у сига-пыжьяна *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1788) в разноширотных озерах бассейна реки Енисей в период летнего нагула.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования были проведены в озерах Азас и Кутарамакан.

Олиготрофное проточное озеро Азас (Тоджа) — самое крупное озеро Тоджинской котловины (Тува). Климат котловины резко континентальный, умеренно влажный. Площадь водного зеркала составляет 51 км^2 (Вода России, 2015). Озеро ледникового проис-

хождения, с большим количеством мелководных заливов, береговая линия плавная, изрезанная только в местах выхода коренных пород. С северо-востока в него впадает р. Азас, с северо-запада вытекает р. Тоора-Хем. Ложе озера выполнено галечно-валунным, реже — щебнистым материалом с примесью песка, плотные глинистые отложения встречаются преимущественно на мелководье, на глубинах свыше 4 м преобладают илы. Вода озера хорошо насыщена кислородом, концентрация которого от 7,2 до 9 мг O_2/л, некоторые другие показатели приведены в таблице 1. В составе зоопланктона доминирует *Daphnia galeata*, в зообентосе – личинки хирономид и моллюски, также широко представлены олигохеты, пиявки.

Кутарамакан — олиготрофное глубоководное озеро за Полярным кругом на плато Путорана, в северо-западной части Среднесибирского плоскогорья. Площадь водного зеркала — 90 км^2 (Вода России, 2015). Среди наиболее крупных впадающих рек — Иркинда. Из озера вытекает р. Кутарамакан, впадающая в Хантайское озеро (бассейн р. Хантайки — правого притока р. Енисей). Озеро ледниково-тектонического происхождения, находится в узкой тектонической впадине, разработанной эрозией и ледником. Берега преимущественно крутые, обрывистые, в некоторых местах поднимаются над водой на высоту более 1 км. Озеро проточное, с чистой прозрачной водой низкой минерализации, с благоприятным кислородным режимом и низким уровнем биогенных элементов (табл. 1). В составе зоопланктона доминируют ветвистоусые ракообразные: преимущественно, дафнии иголопедиевые; из веслоногих ракообразных представлены циклопы, мегациклопы, гарпактициды. Биомасса зоопланктона низкая. В составе бентоса встречаются хирономиды, моллюски, олигохеты.

Отлов сига-пыжьяна был проведен в озерах Азас и Кутарамакан 5–8 августа 2014 г. и 2–14 августа 2016 г., проанализировано 30 и 38 особей, соответственно. На разных участках водоема выставлялись ставные жаберные сети с ячеей от 35 до 55 мм и проверялись дважды в сутки. Общий биологический анализ проводили только на свежем

Таблица 1. Основные показатели исследованных озер бассейна р. Енисея (июль-август)

Озеро	Глубина, м*	Прозрачность, м*	Температура воды (поверхность), °С*	pH**
Азас	24	2,8	21,5	7,4
Кутарамакан	150	5,5	10	7,1

*Примечание: * — результаты полевых измерений, ** — литературные данные (Вода России, 2015).*

материале. Были проведены измерения их линейных размеров и массы; возраст определяли по чешуе; гонады фиксировали в смеси Бродского. Гистологический анализ проводили по стандартным методикам (Микодина, 2009). Серийные парафиновые срезы толщиной 5 мкм готовили на автоматизированном ротационном микротоме HM 335S («MICROM»), препараты окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну, заключали в среду BioMount («BioOptica») и анализировали на микроскопе AxioImager A1 («Zeiss») при увеличениях 40×, 100×, 200×, 400× и 1000×. Препараты фотографировали камерой AxioCam MRc5 («Zeiss»).

Всего был исследован 61 экземпляр сига-пыжьяна. Все расчеты проводили с помощью программы MS Excel 2007.

Сиг-пыжьян, или сибирский сиг *Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1788) чрезвычайно полиморфный вид. Он относится к группе сиговых с нижним ртом (Решетников, 1980; Атлас пресноводных рыб России, 2003). По типу питания он в обоих озерах является эврифагом (Бочкарев, Зуйкова, 2009).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Размерно-возрастные показатели особей сига-пыжьяна, отловленного в начале августа в озерах бассейна реки Енисей, приведены в таблице 2. В наших уловах из озера Азас преобладали рыбы в возрасте 2+ — 5+, по размерным показателям соответствующие литературным данным (Бочкарев, Зуйкова, 2009), что свидетельствует о

Таблица 2. Размерно-возрастные показатели сига-пыжьяна из озер бассейна р. Енисея

Параметры	пол	Озера			
		Азас		Кутарамакан	
		Возрастные группы, лет			
		2+ — 3+ (8♀, 2♂)	4+ — 5+ (4♀, 12♂)	4+ — 5+ (4♀, 10♂)	6+ — 7+ (11♀, 10♂)
Длина по Смитту, мм	♀	249.1 ± 2.97	265.0 ± 8.02	346.8 ± 3.59	347.9 ± 5.09
		233 — 260	256 — 281	338 — 354	314 — 370
	♂	253.0 ± 1.00	252.2 ± 1.85	338.3 ± 3.92	342.1 ± 5.85
		252 — 254	240 — 260	321 — 360	309 — 369
Масса, г	♀	184.0 ± 4.23	220.7 ± 18.05	470.2 ± 13.03	448.7 ± 16.42
		166 — 194	192 — 254	437 — 493	342 — 511
	♂	185.0 ± 9.00	183.2 ± 6.20	414.1 ± 14.92	436.7 ± 27.55
		176 — 194	150 — 228	357 — 486	320 — 637

Примечание: над чертой приведены средняя арифметическая и стандартная ошибка, под чертой — пределы варьирования.

нормальном развитии этого вида в данном водоеме Тувы. Несмотря на холодноводный режим озера Кутарамакан, темп роста у выловленных нами особей значительно превышал таковой в озере Азас. Это может свидетельствовать о благоприятных условиях для роста, несмотря на влияние устойчиво низких температур воды в течение года. Также отмечено преобладание в уловах более старших возрастных групп, нежели в озере Азас.

Самки сига-пыжьяна в оз.Азас созревают на четвертом году. В уловах из этого водоема был отмечен ряд неполовозрелых особей, тогда как в оз. Кутарамакан большинство выловленных самок были половозрелыми, что объясняется разновозрастными выборками изученных озер. В яичниках II стадии зрелости у неполовозрелых рыб старшей генерацией половых клеток были превителлогенные ооциты, между которыми находились гнезда оогониеви ооцитов ранней профазы мейоза (рис. 1).

В оз. Кутарамакансамки, несмотря на бóльшие размеры, половой зрелости достигают на год позже, чем в оз. Азас, что являетсяследствием различий условий местообитаний сигов.

Развитие гонад у самок из оз. Азас опережаетразвитие яичников у одновозрастных особей из оз. Кутарамакан (рис. 2), т.к. у первых старшей генерацией являются вителлогенные ооциты фазы накопления желтка, достигшие дефинитивных размеров, а у самок из оз. Кутарамакан незначительная часть ооцитов старшей генерации только начала переходить в фазу накопления желтка.

Половина отловленных самок сига-пыжьяна в оз. Азас созревает на четвертом году, остальные — в более позднем возрасте. В яичниках III стадии зрелости старшей генерацией половых клеток были ооциты фазы накопления желтка (рис. 3). Согласно полученным гистологическим данным, только 40% выловленных самок в оз. Кутарамакан примут участие в предстоящем нересте. У самок в обоих

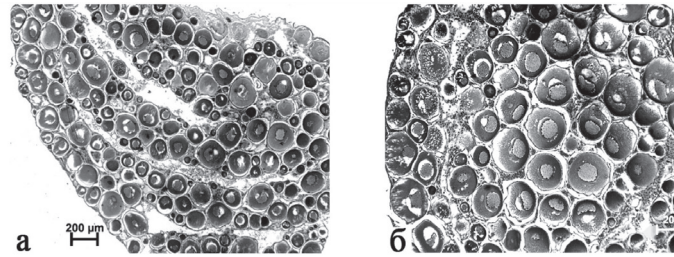


Рис. 1. Яичники неполовозрелых особей из оз. Азас (а) и оз. Кутарамакан (б).

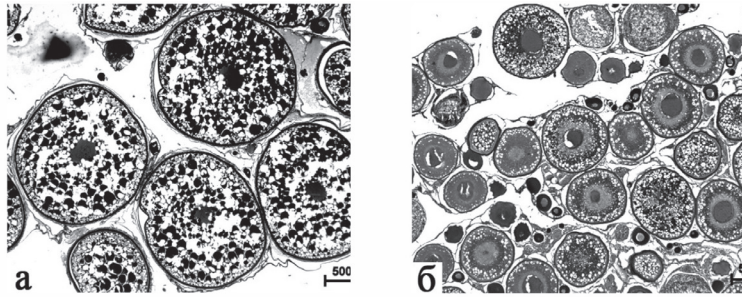


Рис. 2. Яичники одновозрастных (4+) самок сига-пыжьяна из оз. Азас (а) и оз. Кутарамакан (б).

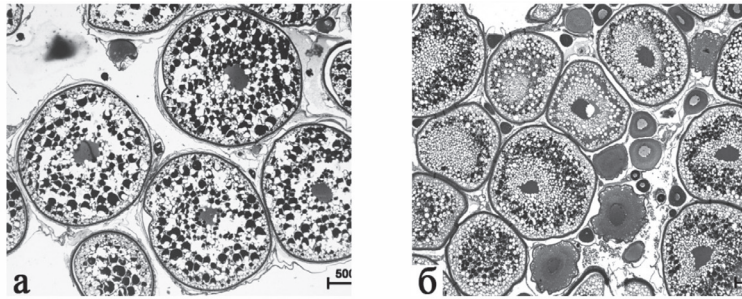


Рис. 3. Яичник сига-пыжьяна III стадии зрелости из оз. Азас (а) и оз. Кутарамакан (б); старшая генерация половых клеток представлена ооцитами фазы накопления желтка.

озёрах очередная генерация половых клеток была представленамногочисленными ооцитами периода превителлогенеза, которые отражают высокий репродукционный потенциал популяций сига-пыжьяна.

У всех выловленных в оз. Азас половозрелых самок в 4+ были отмечены следы прошедшего нереста в виде опустевших фолликулов. Тогда как в оз. Кутарамакан следы прошедшего нереста встречали только у 40% отловленных половозрелых рыб (рис. 4).

У 86% половозрелых самок в оз. Азас отмечены единичные резорбирующиесявителлогенные ооциты фазы вакуолизации цитоплазмы. Тогда как в оз. Кутарамакан резорбция большинства вителлогенных ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы обнаружена у всех рыб. Причем у большей части наблюдалась картина, представленная на рис. 5, что свидетельствует о неблагоприятных условиях среды в этом заполярном водоеме. Подобное явление демонстрирует влияние

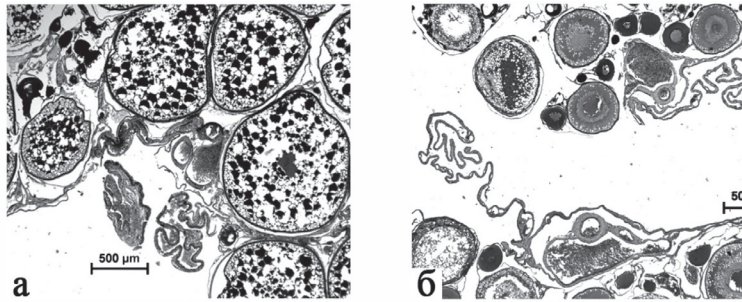


Рис. 4. Следы прошедшего нереста в виде опустевших фолликулов в яичниках самок из озер Азас (а) и Кутарамакан (б).

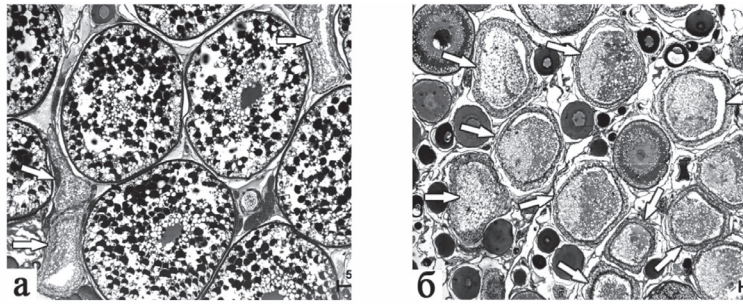


Рис. 5. Атрезия вителлогенных ооцитов (стрелки) у сига-пыжьяна из оз. Азас (а) и оз. Кутарамакан (б).

антропогенных факторов на популяцию сига-пыжьяна из озера нижнего течения бассейна Енисея. Поскольку именно репродуктивная система, в частности яичники, является наиболее чувствительным, индикаторным органом.

Все самцы, за исключением ювенальных, принимали участие в прошедшем нересте и с большой долей вероятности примут в следующем нерестовом сезоне.

На рис. 6 показаны семенники неполовозрелых особей возрастной группы 4+. Можно видеть, что основная масса половых клеток представлена сперматогониями и сперматоцитами.

У половозрелых самцов из обоих озер в семенниках проходила волна сперматогенеза (рис. 7, 8). Гонады большинства самцов также находились на III стадии зрелости — в семенных канальцах накапливались сперматиды и спермии. В незначительном количестве присутствовали сперматогонии.

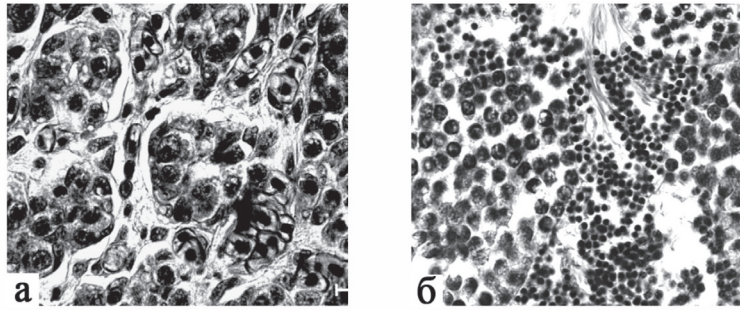


Рис. 6. Семенники неполовозрелых особей сига-пыжьяна из оз. Азас (а) и оз. Кутарамакан (б).

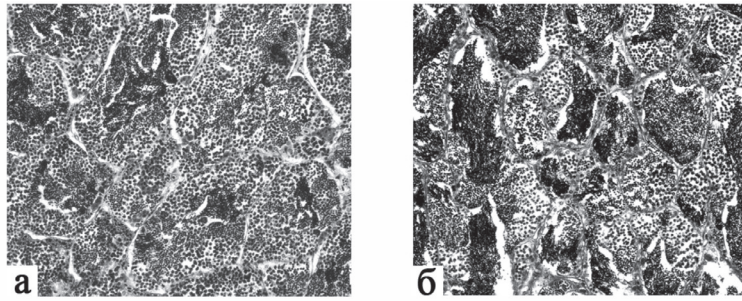


Рис. 7. Семенники половозрелых особей сига-пыжьяна из оз. Азас (а) и оз. Кутарамакан (б); основная масса половых клеток представлена сперматоцитами I-, II-порядков, сперматидами и спермиями.

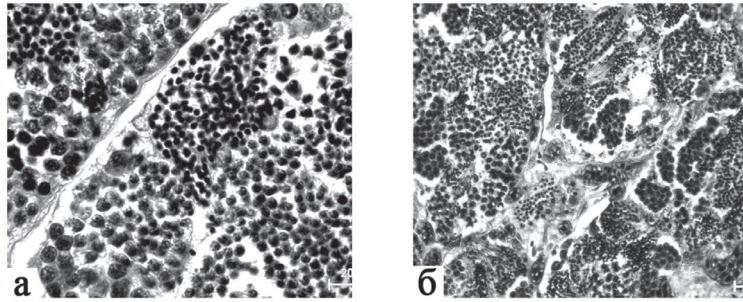


Рис. 8. Семенники половозрелых особей сига-пыжьяна из озер Азас (а) и Кутарамакан (б).

В целом, в половых железах самцов сига какие-либо патологические изменения нами не были выявлены.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, выявлены существенные различия в размерно-весовых показателях одновозрастных рыб из разных популяций. Установлено, что в оз.Азас самки созревают в возрасте 3+, а к 5+ –6+ созревают все особи, в оз.Кутарамакан — в среднем на год позже, но при больших размерах. У неполовозрелых и пропускавших очередной нерестовый сезон самок в летний период накапливались молодые генерации превителлогенных ооцитов, что свидетельствовало об их высоком репродукционном потенциале. В яичниках половозрелых рыб из обоих водоемов в августе старшей генерацией половых клеток были ооциты фазы накопления желтка. У всех самок из оз. Кутарамакан наблюдали резорбцию большинства вителлогенных ооцитов фазы вакуолизации цитоплазмы. Несмотря на это, в оз. Кутарамакан до 40% самок, вероятнее всего, примут участие в предстоящем нересте, тогда как в оз.Азас должны отнереститься все самки сига.

В семенниках в этот период проходит волна сперматогенеза. Какие-либо патологические изменения в развитии генеративной системы самцов не выявлены.

В целом, состояние репродуктивной системы у сига в исследованных озерах отражает широтную зональность. В озере верхнего течения Енисея репродуктивная система находится в приемлемом состоянии и его можно принять в качестве эталона, тогда как в водоеме нижнего течения необходимы более детальные и продолжительные исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас пресноводных рыб России: в 2 т. Т.1. / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука, 2003. 379 с.

Бочкарев Н.А., Зуйкова Е.И. Популяционная структура сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian,* Coregonidae) в озерах Тоджинской котловины и в верхнем течении реки Большой Енисей (республика Тыва) // Зоологический журнал, 2009. Т. 88, № 1. С. 47–60.

Вода России. Научно-популярная энциклопедия. 2015. 703 с. (режим доступа: http://water-rf.ru)

Микодина Е.В. и др. Гистология для ихтиологов: Опыт и советы. М.: ВНИРО, 2009. 112 с.

Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.

Селюков А.Г. Репродуктивная система сиговых рыб (Coregonidae, Salmoniformes) как индикатор состояния экосистемы Оби. I. Половые циклы пеляди *Coregonus peled* // Вопр. ихтиологии. 2002а. Т. 42. № 1. С. 85–92.

Селюков А.Г. Репродуктивная система сиговых рыб (Coregonidae, Salmoniformes) как индикатор состояния экосистемы Оби. II. Половые циклы муксуна *Coregonus muksun* // Вопр. ихтиологии. 2002 б. Т. 42. № 2. С. 225–235.

Селюков А.Г., Шуман Л.А., Некрасов И.С. Состояние гонад у лососевидных рыб в субарктических озерах Ямала и Гыдана // Вестник Тюменского государственного университета. 2012. № 6. С. 31–40.

Индивидуальная изменчивость факультативного охотничьего поведения у общественных видов грызунов

А.А. Новиковская[1], С.Н. Пантелеева[1,2], Ж.И. Резникова[1,2]

[1] *Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск*

[2] *Новосибирский государственный университет, Новосибирск*

Ключевые слова: когтистая песчанка, охотничье поведение, плоскочерепная полевка, поведенческие стереотипы, тувинская полевка.

ВВЕДЕНИЕ

В поведении животных большую роль играют видотипические стереотипы (Зорина и др., 2013), в различной степени основанные на процессах созревания генетически обусловленных программ и на приобретении индивидуального и социального опыта. Впервые видоспецифические модели поведения выделил К. Лоренц у птиц (Lorenz, 1932), а понятие о видотипическом стереотипе поведения было введено А.Н. Промптовым (Промптов, 1940), также на примере птиц. Облигатные стереотипы поведения, такие как брачные ритуалы, криптические реакции, захват добычи у специализированных хищников, подвержены жесткому давлению отбора и мало изменчивы, тогда как факультативные стереотипы, необязательно присутствующие в поведенческом репертуаре, проявляются с различной степенью индивидуальной и популяционной изменчивости.

У разных видов грызунов охотничье поведение по отношению к подвижной добыче проявляется по-разному. У специализированных хищных видов, таких как кузнечиковые хомячки рода *Onychomys*, охотничье поведение не требует предварительного опыта и проявляется у всех особей по принципу «все и сразу» (Langley, 1986). Среди всеядных, зерноядных и зеленоядных видов охотничье поведение проявляется факультативно: «наивные» особи (то есть не имевшие прежде опыта охоты)могут либо охотиться по принципу «все и сразу», либо начинать охоту, но не доводить ее до успешного завершения — поимки и поедания добычи,либо не охотиться вовсе (Резникова и др., 2014; Левенец и др., 2016).

Охотничье поведение грызунов может служить хорошей моделью для изучения изменчивости факультативных поведенческих стерео-

типов, что позволит развить представления о путях адаптации поведения (Reznikova, 2007).

Цель работы — исследовать индивидуальную изменчивость стереотипов охотничьего поведения у общественных видов грызунов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводили на трех видах общественных грызунов: когтистых песчанках (*Meriones unguiculatus* Milne-Edwards, 1867) и двух видах скальных полевок (*Alticola* Blanford, 1881): тувинских полевках (*Alticola tuvinicus* Ognev, 1950) и плоскочерепных полевках (*Alticola strelzowi* Kastschenko, 1899). Были протестированы 29 песчанок (2 семейные группы из 13 и 16 особей, состоящие из родительской пары и разновозрастного потомства), 39тувинских полевок (18 взрослых и 21 неполовозрелая особь в возрасте от 1 до 6 месяцев) и 13 плоскочерепных полевок (7 взрослых и 6 неполовозрелых особей в возрасте 30-ти дней). Когтистые песчанки были беспородны, тувинские и плоскочерепные полевки являются потомками первого и второго поколения диких животных, отловленных в Кош-Агачском районе Республики Алтай в 2015 году и вШиринском районе Республики Хакасия в 2014 году соответственно.

Когтистые песчанки содержались семейными группами в прозрачных аренах135х70х50 см, с подстилкой из древесной стружки. Тувинские и плоскочерепные полевки содержалисьпарами или семейными группами в клетках 55х39х27 см, с подстилкой из древесной стружки и сена. Животные имели неограниченный доступ к воде и корму: зерносмеси, овощам и фруктам, в летнее время –свежему разнотравью.

Для тестирования животных по одному помещали в прозрачную пластиковую арену 45х45х50 см, передерживали на ней в течение 5 минут, после чего предъявляли добычу: имаго и нимф старших возрастов мраморного (*Nauphoeta cinerea* Olivier, 1789) или туркменского тараканов (*Blatta lateralis* Walker, 1868). Вся добыча была примерно одного размера, в среднем 2.5–3 см. Поведение на арене фиксировали на видеокамеру. Наблюдения длились до начала поедания добычи или, если животное не охотилось, прекращались спустя 10 минут. С каждым животным было проведено 10 тестов не чаще одного раза в сутки.

Полученные видеозаписи обрабатывали в программе The Observer XT 12.5, позволяющей преобразовывать поведение в последовательность из символов. Для описания поведения в качестве элементарной единицы были выделены элементарные двигательные акты и позы (*«элементы поведения»*) (Tinbergen, 1951). *Поведенческой последовательностью* мы называем произвольный набор последовательно

совершаемых элементов поведения. Внутри поведенческих последовательностей, полученных для каждого вида, мы выделяем *поведенческий стереотип*, состоящий из устойчиво повторяющихся «цепочек» элементов поведения (подробно см. Резникова и др., 2014). Было выделено 19 элементов поведения, которые разделили на четыре типа. «Ключевые» элементы, без которых совершение стереотипа невозможно: сближение с добычей спокойным шагом (S) или бегом (Q), укус (W), захват добычи передними лапами (E). «Дополнительные» элементы(«приготовления» к охоте и поеданию добычи), встречались не во всех стереотипах: принюхивание (D), перенос добычи в зубах (G), перехват добычи (R), откусывание конечностей добычи (H). «Шумовые» элементы не влияют на успешность совершения стереотипа: замирание (C), вертикальная стойка (I), стойка с опорой на арену (Y), чистка (X), поворот корпуса на 90° (V), разворот корпуса на 180° (B), поворот головы (F), прыжок (J) и движение назад (U). Элементы запасающего поведения не относятся к охотничьему поведению (встречались только у полевок): опускание добычи на пол в углу арены (Z), подталкивание добычи носом (K).

Полученные поведенческие последовательности переносились через пробел в «суммарные» текстовые файлы в формате *txt, отдельно для каждого вида. С помощью специальной программы строилась матрица вероятностей перехода от одного элемента поведения к другому (Марковская цепь первого порядка) (Cassarubea, 2009). На основании полученных матриц были построены схемы охотничьих стереотипов, в которых показан порядок совершения элементов поведения и вероятность перехода от одного элемента к другому. Статистические сравнения составаразличных типов элементов поведения в полученных стереотипахпроводили с помощью точного теста Фишера.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Все полученные стереотипы охотничьего поведения были разделены на *«полные»*, которые содержали в себе все ключевые элементы и закончились поеданием или запасанием добычи, и *«неполные»*, в которых выпадали некоторые ключевые элементы, такие стереотипы заканчивались потерей добычи. Всего у когтистой песчанки было зафиксировано 53 полных и 39 неполных стереотипов, у тувинской полевки — 200 и 131, у плоскочерепной полевки — 16 и 12 соответственно.

На основании полноты проявляемого стереотипа все животные были разделены на три группы. *«Прирожденные охотники»*– в первом же предъявлении успешно ловили и умерщвляли или запасали добычу, не теряя ее в процессе. *«Не-прирожденные охотники»* под-

разделились на *особей с «неполным достроившимся стереотипом»* — теряли добычу при первом предъявлении, но ловили и умерщвляли или запасали ее в дальнейшем, совершенствуя стереотип, и *особей с «неполным недостроившимся стереотипом»* — начинали охоту, но ни разу не довели ее до умерщвления или запасания добычи. *«Не-охотники»* за все десять предъявлений добычи ни разу не приступили к охоте.

Доли «прирожденных охотников» и особей с «неполным недостроившимся стереотипом» у трех видов одинаковы, доля особей с «неполным достроившимся стереотипом» достоверно выше у тувинской полевки (46/2%, $p<0/01$), чем у когтистой песчанки (13/8%), а доля «не-охотников» у тувинской полевки достоверно ниже (5/1%, $p<0,01$), чем у когтистой песчанки (34/5%).

На основании рассчитанных матриц вероятностей переходов между элементами поведения в поведенческих последовательностях были построены схемы охотничьего стереотипа (рис. 1–3). Поскольку по предварительным данным схемы охотничьего стереотипа плоскочерепной и тувинской полевок схожи, в дальнейшем будут рассмотрены только схемы стереотипа тувинской полевки. У тувинских полевок было выявлено только одно животное с «неполным недостроившимся стереотипом», в дальнейшем будет рассмотрена только схема стереотипа когтистой песчанки.

На схемах тонкой пунктирной линией обозначены некоторые неустойчивые, но важные для совершения стереотипа связи ($p<0.2$), простой линией — устойчивые связи ($0.2\leq p<0.5$), жирной линией — высоко устойчивые связи ($p \geq 0.5$). В квадратных скобках указаны дополнительные элементы, в кавычках — элементы запасающего поведения; шумовые элементы в схему стереотипа не вносились.

Среди тувинских полевок полный охотничий стереотип у «прирожденных охотников» (рис. 1а) по общей структуре не отличается от охотничьего стереотипа других исследованных в лаборатории видов грызунов — полевых мышей, узкочерепных полевок (Левенец и др., 2016). Стереотип начинается с преследования добычи бегом (Q) или спокойным шагом (S). В случаях, когда таракан сам подходил близко, стереотип мог начинаться без фазы преследования. Затем могло следовать принюхивание (D). Далее следует укус (один или несколько подряд) (W), после чего животное либо сразу захватывает добычу обеими передними лапами (E) для поедания, либо переносит ее в зубах (G) и только после этого захватывает передними лапами (E). После захвата добычи лапами изредка следуют перехваты (R) — манипуляции с удерживаемой в лапах добычей (повороты, перевороты). Также возможно альтернативное завершение стереотипа через

«запасание»: после переноса в зубах (G) животное опускает добычу на пол в углу арены (Z) с возможным подталкиванием ее носом (K).

Полный стереотип «прирожденных охотников» у когтистых песчанок (рис. 1б) отличается от стереотипа скальных полевок и похож на охотничье поведение хомячков Кэмпбелла (Левенец и др., 2016): после сближения с добычей (Q или S) и принюхивания (D) с большей вероятностью следует не захват добычи зубами — «укус» (W), а захват добычи передними лапами (E). Такой способ захвата является чертой, более характерной для специализированных хищных видов: на примере северного кузнечикового хомячка было показано, что начало атаки с захвата добычи лапами является одним из показателей хищнической специализации и, соответственно, эволюционной продвинутости охотничьего поведения (Langley, 1994). Эти данные дают основание считать охотничий стереотип когтистой песчанки более прогрессивным по сравнению со стереотипом скальных полевок.

«Полный достроившийся стереотип»у тувинских полевок (рис. 2а) по составу и порядку совершения элементов существенно не отличается от стереотипа «прирожденных охотников». Можно предположить, что у скальных полевок в развитии охотничьего стереотипа большую роль играет созревание и развертывание врожденных программ поведения.

Полный достроившийся стереотип у песчанок (рис. 2б) отличается от стереотипа «прирожденных охотников»: животные с равной вероятностью начинают атаку как с захвата лапами (E), так и с укуса (W), то есть наравне с «прогрессивным» началом охоты с захвата добычи передними лапами, песчанки с «достроившимся стереотипом»

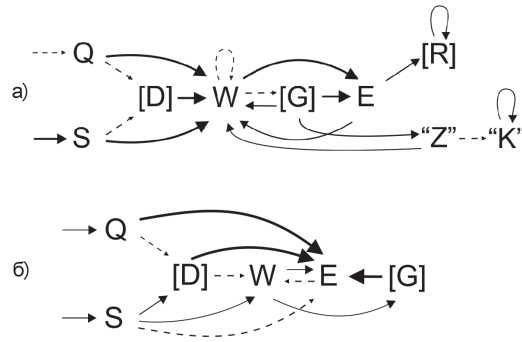


Рис. 1. Схемы полного стереотипа «прирожденных охотников»: а) тувинских полевок, б) когтистых песчанок.

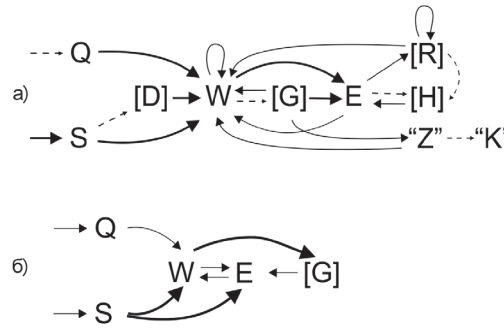


Рис. 2. Схемы полного стереотипа особей с достроившимся стереотипом а) тувинских полевок и б) когтистых песчанок.

также демонстрируют более «примитивный» тип атаки, начинающийся с захвата зубами (Eisenberg, Leyhausen, 1972, цит. по Левенец и др., 2016).

Таким образом, песчанки, умевшие охотиться изначально, и песчанки, достроившие стереотип до полного в процессе тестирования, охотятся по-разному.

У песчанок с «неполным недостроившимся стереотипом» (рис. 3), как и у «прирожденных охотников», атака на добычу начинается с захвата передними лапами (E). Отличие «недостроившегося» стереотипа в том, что на повторяющихся захватах лапами он обрывается. По-видимому, в отличие от «прирожденных охотников», песчанки с «недостроившимся» стереотипом обладают неэффективным захватом добычи лапами, но и начать атаку с захвата зубами, как особи с «неполным достроившимся стереотипом», они не могут.

Количественный анализ различных типов элементов поведения в полученных стереотипах (рис. 4) указывает на достоверные различия

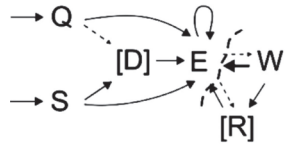


Рис. 3. Схема неполного стереотипа особей с недостроившимся стереотипом когтистых песчанок. Жирной пунктирной линией обозначено место «разрыва» стереотипа, после которого чаще всего следует потеря добычи.

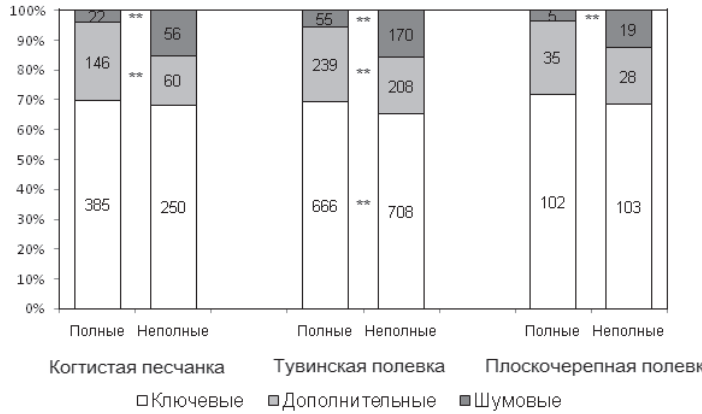


*Рис. 4. Доли элементов в полных и неполных стереотипах. ** p<0.01.*

между полными и неполными стереотипами у всех трех изученных видов. У когтистых песчанок в полных стереотипах доля дополнительных элементов выше, а шумовых — ниже, чем в неполных ($p<0.01$). У тувинской полевки в полных стереотипах доля ключевых и дополнительных элементов выше, а шумовых — ниже, чем в неполных. У плоскочерепной полевки в полных стереотипах доля шумовых элементов ниже, чем в неполных. Таким образом, у всех трех видов в полных стереотипах меньшая доля активности приходится на шумовые элементы, не влияющие на успешность его совершения, а у когтистых песчанок и тувинских полевок в полных стереотипах больше активности приходится на «подготовку» к поимке и поеданию добычи.

ВЫВОДЫ

Охотничьи стереотипы когтистой песчанки (*M. unguiculatus*), тувинской (*A. tuvinicus*) и плоскочерепной полевок (*A. strelzowi*) фрагментированы. На основании полноты проявляемого стереотипа выделены «прирожденные охотники», особи с «неполным достроившимся стереотипом», особи с «неполным недостроившимся стереотипом» и «не-охотники». Соотношение долей выделенных групп одинаково для трех исследованных видов.

У когтистой песчанки охотничьи стереотипы «прирожденных» и «не-прирожденных охотников» различаются порядком ключевых элементов; у скальных полевок эти различия незначительны. Можно предположить, что у скальных полевок в развитии охотничьего стереотипа большую роль играет созревание и развертывание врож-

денных программ поведения, а у когтистых песчанок — приобретение индивидуального опыта.

У когтистой песчанки неполные стереотипы отличаются структуройот полных. У скальных полевок явных структурных различий между полными и неполными стереотипами не обнаружено. Выявлено различие по долям элементов между полными и неполными стереотипами у всех трех исследованных видов; можно предположить, что фрагментированность стереотипа, и, как следствие, неуспешность охоты животных с неполным стереотипом обусловливается «выпадением» важных для его успешного завершения элементов.

Автор выражает благодарность д.б.н. Литвинову Ю.Н., к.б.н. Лопатиной Н.В. и коллективам лаборатории экологии сообществ позвоночных животных и лаборатории структуры и динамики популяций ИСиЭЖ СО РАН за предоставление скальных полёвок, а также всем сотрудникам лаборатории поведенческой экологии сообществ ИСиЭЖ СО РАН за всестороннюю помощь и поддержку.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов Российского фонда фундаментальных исследований № 18–34–00119, № 17–04–00702 и Программы фундаментальных научных исследований государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект № VI.51.1.10. (АААА-А16–116121410120–0).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И. Основы этологии и генетики поведения: Учебник. / 3-е изд., испр. и доп. М.: Изд-во Московского университета, 2013. 384 с.

Левенец Я.В., Пантелеева С.Н., Резникова Ж.И. Экспериментальное исследование питания насекомыми у грызунов // Евразиатский энтомологический журнал. 2016. Т. 15. № 6. С. 550–554.

Промптов А.Н. Видовой стереотип поведения и его формирование у диких птиц // Доклады академии наук СССР. 1940. Т. 27. № 2. С. 240–244.

Резникова Ж.И., Пантелеева С.Н., Левенец Я.В. Анализ поведенческих стереотипов на основе идей колмогоровской сложности: поиск общего методического подхода в этологии и психологии // Экспериментальная психология. 2014. Т. 7. № 3. С. 112–125.

Casarrubea M., Sorbera S., Crescimanno G. Multivariate data handling in the study of rat behavior: an integrated approach // Behavior Research Methods. 2009. V. 41. № 3. P. 772–781.

Eisenberg J.F., Leyhausen P. The phylogenesis of predatory behavior in mammals // Zeitschrift für Tierpsychologie. 1972. V. 30. № 1. P. 59–93.

Langley W.M. Development of predatory behavioral in the southern grasshopper mouse (*Onychomys torridus*) // Behaviour. 1986. V. 99. P. 275–295.

Langley W.M. Comparison of predatory behaviors of deer mice (*Peromys cusmaniculatus*) and grasshopper mice (*Onychomys leucogaster*) // Journal of Comparative Psychology. 1994. V. 108. № 4. P. 394–400.

Lorenz K. Betrachtungen über das Erkennen der arteigenen Triebhandlungen der Vögel // Journal für Ornithologie. 1932. V. 80. P. 50–98.

Reznikova Zh. Animal intelligence: from individual to social cognition. Cambridge: Cambridge University Press, 2007. 488 p.

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

Фауна и ареалогический состав клопов-слепняков (Heteroptera, Miridae) Южного Зауралья

Н.А. Обанина, В.А. Балахонова

ФГБОУ ВО Курганский государственный университет, г. Курган

Ключевые слова: ареал, клопы, распространение, Miridae

Цель работы: проанализировать таксономический и ареалогический состав клопов семейства Miridae Южного Зауралья в пределах Курганской области.

Материалом для данной работы послужили собственные полевые исследования, проведенные в период 2015–2017 гг. на территории Курганской области. При сборе полужесткокрылых применялись стандартные методики. Всего собрано и обработано 1446 экземпляров 59 видов клопов из 5 подсемейств сем. Miridae (таблица). По числу видов наиболее богато представлено подсемейство Mirinae (15 родов, 35 видов). Представители этого подсемейства занимают доминирующее положение и по доле собранных экземпляров (59,6%).

В результате анализа распространения 49 видов клопов-слепняков, обитающих на территории Южного Зауралья(оставшиеся 10 видов нам не удалось отнести к определенным типам ареала из-за нехватки информации об их распространении), нами было выделено 4 хорологических комплекса (рис. 1). Внутри каждого из них выделены более мелкие группы. Типология ареалов принята по Городкову (1984). Данные по распространению слепняков взяты из работ Есембековой (2013), Винокурова (1995), Kerzhner&Josifov(1999).

Таким образом, большинство видов слепняков имеют широкие зональные ареалы (рис. 2), поэтому их наличие в Южном Зауралье не удивительно.

Таблица. Распределение клопов-слепняков (сем. Miridae) по подсемействам

Подсемейство	Количество родов	Количество видов
Bryocorinae Baerensprung, 1860	1	1
Deraeocorinae Douglas & Scott, 1865	1	2
Mirinae Hahn, 1833	15	35
OrthotylinaeVan Duzee, 1916	9	13
Phylinae Douglas & Scott 1865	7	8
Всего:	33	59

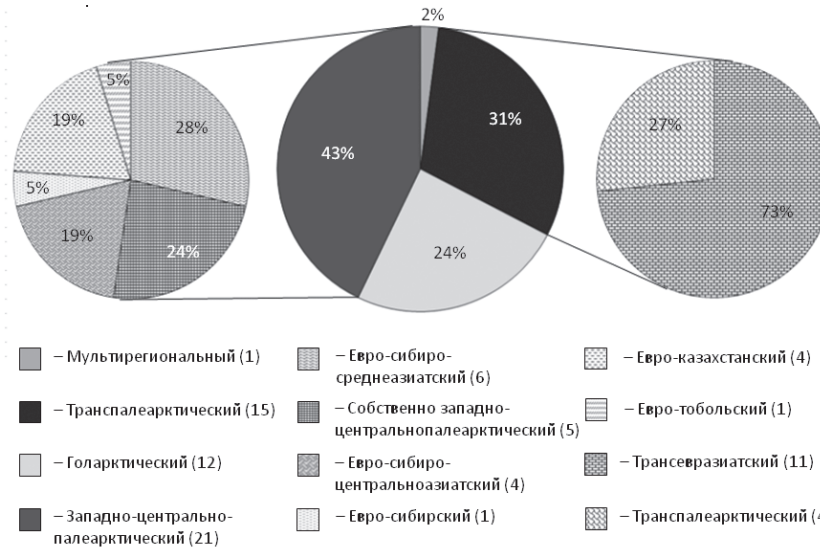


Рис. 1. Ареалогическое распределение клопов сем. Miridae по долготной составляющей (за 100% принято 49 видов).

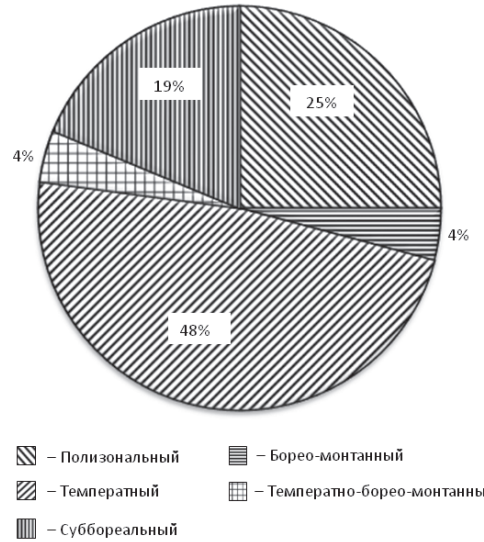


Рис. 2. Ареалогическое распределение клопов сем. Miridae по широтной составляющей (за 100% принято 49 видов).

В результате анализа полученных данных было установлено, что подавляющее большинство видов клопов сем. Miridae имеют трансевразиатские и циркумареалы, что указывает на принадлежность их к палеарктическому и голарктическому комплексу, соответственно.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Винокуров Н.Н., Канюкова Е.В. Полужесткокрылые насекомые (Heteroptera) Сибири. Новосибирск: Наука, 1995. 238 с.

Городков К.Б. Ареалы насекомых европейской части СССР. Атлас. Карты 179–221 Л.: Наука, 1984. 61 с.

Есенбекова П.А. Полужесткокрылые (Heteroptera) Казахстана. Алматы: «Нур-Принт». 2013. 349 с.

Kerzhner I.M., Josifov M. Family Miridae //Catalogue of the Heteroptera of the palaearctic Region. 1999. V. 3. Miridae. Amsterdam: Netherlands Entomological Society. P. 1–577.

Фитопатогенность компонентов микобиоты уссурийского полиграфа во вторичном ареале

А.А. Перцовая, Н.В. Пашенова

Институт леса им. В.Н. Сукачёва ФИЦ КНЦ СО РАН, г. Красноярск

Ключевые слова: инвазия, офиостомовые грибы, фитопатогены, *Polygraphus proximus.*

ВВЕДЕНИЕ

Жизнедеятельность большинства короедов связана с офиостомовыми грибами. Работы по изучению представителей семейства *Ophiostomataceae* Nannf. на хвойных касаются, в первую очередь, грибов, связанных с агрессивными видами стволовых вредителей, нападающих на живые деревья. Многолетние наблюдения показали, что некоторые виды офиостомовых грибов способны распространяться в тканях ствола вокруг повреждений, вызванных насекомыми-переносчиками, что, с одной стороны, увеличивает площадь отмерших проводящих тканей ствола, а с другой стороны вызывает повышенные энергетические и пластические затраты хозяина на защитный ответ. Все это способствует успеху втачивания короеда и выживаемости личинок насекомого–переносчика (Six, Wingfield, 2010).

В последние десятилетия в Южной Сибири появился новый вредитель —уссурийский полиграф (*Polygraphus proximus* Blandf.), дальневосточный пришелец. В пределах своего природного ареала (российский Дальний Восток, север Китая, Северная Корея и Япония) этот короед, поселяющийся на различных видах пихт, не рассматривается как экономически важный вид. Но в инвазийном ареале – Южная Сибирь (Алтайский край, Кемеровская область, республики Алтай и Хакасия, юг Красноярского края), Новосибирская и Томская области – он формирует очаги массового размножения и поражает здоровые пихты с отпадом деревьев до 99.8% (Кривец и др., 2015). Подобно многим короедам, уссурийский полиграф связан с офиостомовыми грибами (Masuya et al., 2013).

Цель настоящей работы заключалась в оценке фитопатогенных свойств грибов-ассоциантов уссурийского полиграфа в его вторичном ареале и выявлении видов, потенциально опасных для хвойных пород в зоне инвазии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования были чистые культуры офиостомовых грибов, изолированные нами в период 2015 — 2016 гг. в ходе работ по изучению видового состава микоассоциантов уссурийского полиграфа в естественном и инвазийном ареалах (Пашенова и др., 2017). Были использованы культуры следующих видов грибов-ассоциантов полиграфа: *Grosmannia aoshimae* Ohtaka, Masuya et Yamaoka, *Ophiostoma subalpinum* Ohtaka et Masuya, *O. nikkoense* Yamaoka et Masuya, *Graphilbum rectangulosporium* Davidson de Beer & Wingf, *Leptographium sibiricum* K. Jacobs & M.J. Wingf.

Фитопатогенную активность проверяли методом одиночной искусственной инокуляции грибным мицелием здоровых деревьев (Пашенова и др., 2017), принадлежащих к основным лесообразующим породам в хвойных лесах Южной Сибири. В ходе работы был проведен парный эксперимент: 1) осуществлялось механическое поранение ствола без инокулирования грибами — контрольные деревья (Контроль); 2) — механическое поранение ствола с внесением мицелия — опытные деревья (Опыт).

Деревья для инокулирования, без внешних признаков ослабления, выбирали в пихтарнике разнотравном с примесью кедра, в еловых, лиственничных и сосновых посадках Емельяновского лесничества Красноярского края. Эксперименты по инокулированию деревьев выполняли в конце мая — начале июня 2015–2016 гг.

Все инокуляционные эксперименты выполнены в 10-ти кратной повторности. Средние показатели и их варьирование (стандартное отклонение) рассчитывали стандартными методами. Достоверность различий (при $P \leq 0.05$) оценивали по непараметрическому критерию Манна-Уитни (Рунион, 1982).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Первичная оценка фитопатогенной активности грибов, распространяемых уссурийским полиграфом в инвазийном ареале, показала, что на деревьях пихты сибирской наибольшей агрессивностью характеризовались культуры *G. aoshimae*, и *L. sibiricum* (таблица), последний вид известен как аборигенный сибирский фитопатоген, связанный с черным пихтовым усачом – *Monochamus urussovi* Fischer von Waldheim.

Фитопатогенные свойства этих грибов были проверены в отношении основных хвойных пород Южной Сибири. Для новых экспериментов мы использовали свежеизолированные культуры грибов, поскольку в ходе работ установили, что *G. aoshimae* может снизить агрессивность после хранения на агаровых средах.

Таблица. Средние размеры длины некрозов флоэмы после инокулирования стволов пихты сибирской мицелием грибов-ассоциантов *P. proximus* в его инвазийном ареале, мм

Вид гриба	Контроль	Опыт
Grosmannia aoshimae	15.7±3.2	29.9±9.2*
Ophiostoma subalpinum	17.3±6.5	20.9±6.4
O. nikkoense	17.3±6.5	30.2±6.3*
Graphilbum rectangulosporium	11.5±8.4	18.8±5.4
Leptographium sibiricum	17.3±6.5	39.4±4.9*

** — достоверное отличие контроля и опыта по критерию Манна-Уитни при P<0.05).*

Полученные данные свидетельствуют, что свежие культуры *G. aoshimae* демонстрировали наибольшую агрессивность на пихте сибирской, вызывая некрозы флоэмы со средней длиной 70–80 мм, иногда этот показатель достигал 100 мм. *L. sibiricum* показал вдвое меньшую агрессивность (рисунок). На других видах хвойных агрессивность *G. aoshimae* резко снижалась, однако на лиственнице сибирской и сосне обыкновенной сравнительно небольшие некрозы все-таки достоверно превышали контрольные значения. Это говорит о возможности *G. aoshimae* развиваться в тканях данных видов хвойных. Ель сибирская и сосна сибирская проявили устойчивость к инвазивному грибу.

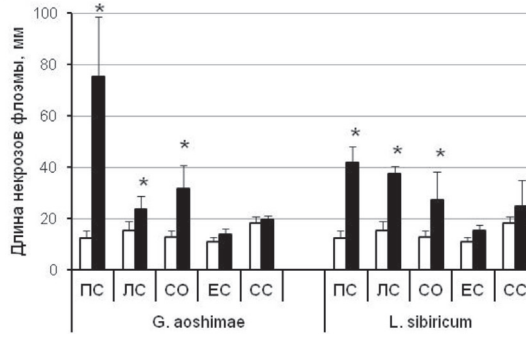


*Рисунок. Средняя длина некрозов флоэмы после инокуляции хвойных мицелием наиболее агрессивных грибов – ассоциантов P. proximus. ПС – пихта сибирская, ЛС — лиственница сибирская, СО — сосна обыкновенная, ЕС — ель сибирская, СС — сосна сибирская кедровая. (Контроль — светлые, Опыт — темные столбики. * – достоверное отличие контроля и опыта по критерию Манна — Уитни при P ≤ 0.05).*

Ранее было отмечено, что пихта сибирская, скорее всего, и впредь останется основной кормовой породой *P. proximus* в инвазийном ареале, но есть данные, указывающие на возможный путь попадания грибов, связанных с полиграфом (в том числе, *G. aoshimae*), в состав аборигенных микоассоциаций и их распространение на другие виды хвойных уже за счет аборигенных видов стволовых вредителей (Керчев, 2014).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, наиболее важным фитопатогенным ассоциантом уссурийского полиграфа в инвазийном ареале является гриб *G. aoshimae*, присутствующий с высокой частотой встречаемости во всех инвазивных популяциях переносчика и проявляющий фитопатогенные свойства не только в отношении здоровых деревьев основной кормовой породы – пихты сибирской, но и в отношении лиственницы сибирской и сосны обыкновенной. Ель сибирская и сосна сибирская проявили устойчивость к этому фитопатогену.

Работа частично поддержана грантом РФФИ № 17–04–01765.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кривец С.А., Керчев И.А., Бисирова Э.М. и др. Уссурийский полиграф в лесах Сибири. Томск; Красноярск: Изд-во «УМИУМ», 2015. 48 с.

Керчев И.А. Экология полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera; Curculionidae, Scolytinae) в Западно-Сибирском регионе инвазии // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 2. С. 80–95.

Пашенова Н.В., Кононов А.В., Устьянцев К.В. и др. Офиостомовые грибы, ассоциированные с уссурийским полиграфом на территории России // Российский журнал биологических инвазий. 2017, № 4. С. 80–95.

Рунион Р.П. Справочник по непараметрической статистике: современный подход. М.: Финансы и статистика, 1982. 198 с.

Masuya H., Yamaoka Y., Wingfield M.J. Ophiostomatoid fungi and their associations with bark beetles in Japan // The Ophiostomatoid Fungi: Expanding Frontiers. CBS Biodiversity Series 12 / Eds. K.A. Seifert, Z.W. de Beer, M.J. Wingfield. Utrecht: CBS–KNAW Fungal Biodiversity Centre, 2013. P. 77–89.

Six D.L., Wingfield M.J. The role of phytopathogenicity in bark beetle — fungus symbiosis: a challenge to the classic paradigm // Annual Review of Entomology. 2010. № 56. P. 255–272.

Plant-soil feedbacky инвазивного борщевика *Heracleum sosnowskyi*

О.С. Рафикова, Е.Д. Екшибаров

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

Ключевые слова: аллелопатия, биологические инвазии, инвазивные растения, *Heracleum sosnowskyi* Manden.

ВВЕДЕНИЕ

Plant-soil feedback (обратная связь растений с почвой) – комплекс процессов, при которых растения меняют биотические и абиотические свойства почв, что изменяет способность растений произрастать на этих почвах (Bever, 1994; Bever et al., 1997). Частные механизмы «plant–soil feedback» –мутуализм и аллелопатия.

Эффекты обратной связи растений с почвой могут быть положительными или отрицательными. Положительная связь возникает, когда вследствие plant-soilfeedback условия для произрастания растений улучшаются. Отрицательная обратная связь, наоборот, ведет к ухудшению условий. В среднем, обратная связь растений и почв имеет тенденцию быть отрицательной (Kulmatiski et al., 2008), однако есть исключения, например, многие чужеродные виды (Klironomos, 2002). Это позволяет сделать предположение о специфичности этого механизма у инвазивных растений. Обратные связи растений с почвой важны для объяснения динамики растительности, в том числе, инвазивности видов в новых средах (Putten et al., 2013). Изучение обратных связей в контексте проблемы растительных инвазий может помочь пониманию механизмов внедрения чужеродных видов в новые регионы, причины их широкого распространения и способы воздействия на местные сообщества.

Цель работы заключалась в том, чтобы в вегетационном эксперименте оценить влияние почвы из густых зарослей *Heracleum sosnowskyi* Manden. на развитие аборигенных *Festuca rubra* L. (овсяница красная) и *Trifolium pratense* L. (клевер луговой).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

H. sosnowskyi (борщевик Сосновского) — крупное травянистое растение семейства Apiaceae, двулетний или многолетний монокарпик.

Он легко дичает и проникает в естественные экосистемы, в которых вызывает обеднение видового состава сообществ. Этот инвазивный вид занесен в «Черную книгу флоры Средней России» (Виноградова и др., 2010). В качестве модельных видов, на примере которых оценивали последствия внедрения *H. sosnowskyi*, выбраны *F. rubra* и *T. pratense* – типичные местные рудерально-луговые виды природных лугов и антропогенно нарушенных местообитаний.

В вегетационном эксперименте *F. rubra* и *T. pratense* выращивали на почве из зарослей *H. sosnowskyi* и на почве, отобранной вне зарослей борщевика. Было два участка на границе г. Екатеринбурга с г. Берёзовский (заброшенные поля, почвы — агроземы) и дополнительный отрицательный контроль — загородный участок без борщевика, вторичный ранее распахиваемыйлуг в нижней части склона.

В смешанных образцах почвы (по одному образцу из местообитания) гумусово–аккумулятивного горизонта в соответствии с ГОСТами определены pH_{H2O}; содержание поглощенных Ca^{2+}+Mg^{2+} (по методу Каппена); подвижные соединения Ки Р(по методу Кирсанова); легкогидролизуемый N (по методу Корнфильда). Измерения выполнены в аналитической лаборатории ФГБУН «Уральский НИИ сельского хозяйства». Контрастов по данным показателям не выявлено, что позволяет считатьопытные и контрольные варианты сравнимыми.

Было пять вариантов почв на каждый вид трав: два участка по два варианта плюс один участок отрицательного контроля. Повторности отрицательного контроля и двух вариантов с почвой из-под борщевика — по два сосуда; двух контрольных вариантов — по одному сосуду. Всего 16 сосудов, т.е. по 8 сосудов на каждый вид трав.

В сосуды размером 40×25×12 см с просеянной нестерилизованной почвой высевали по 100 семян модельного вида. Растения выращивали в частично закрытом парнике, с поликарбонатным покрытием в течение 60 суток (с 23 июня по 25 августа 2017 г.), осуществляя случайную перестановку сосудов каждую неделю и полив по мере высыхания почвы, прополку от сорных растений и прореживание (на 28 сутки). Всхожесть определяли на 3, 5, 7 и 10 суток. В конце у 10 случайно отобранных особей в каждой повторности определена воздушно-сухая масса. Подземные части пяти случайно отобранных особей помещали в 70% этанол для оценки развития арбускулярной микоризы по методу И.А. Селиванова (1981).

Статистический анализ выполнен с использованием общих линейных моделей (STATISTICA 10.0; StatSoft, USA). Факторами были вид модельного растения (*F. rubra* или *T. pratense*), вариант опыта (*Hs*+, *Hs*– и луг). Фактор «участок» (поле 1, поле 2 и луг) вложен

в «вариант опыта». Такой подход позволил учесть различия между участками. Значения массы особей предварительно логарифмировали; значения всхожести, встречаемости грибных структур, корневых волосков подвергались предварительной арксинус-трансформации. Учетная единица– среднее значение признака в повторности (сосуде). Через символ ± приведена стандартная ошибка.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Всхожесть. Значимость различий при анализе всхожести для фактора «вариант опыта» (почва из-под борщевика, контрольные к нему варианты, отрицательный контроль) была $F_{(2;38)}$=5.18; P=0.0103. Таким образом, обнаружено подавление всхожести аборигенных трав борщевиком (рис.1). На 10 сутки наибольшая всхожесть была в вариантах без инвазивного борщевикау обоих видов (71±10% для *F. rubra*; 88±3% для *T. pratense*), а наименьшая — на почвах из-под борщевика(62±10% для *F. rubra*; 79±6% для *T. pratense*). Т.е. самая низкая всхожесть обнаружена на почве из-под борщевика.

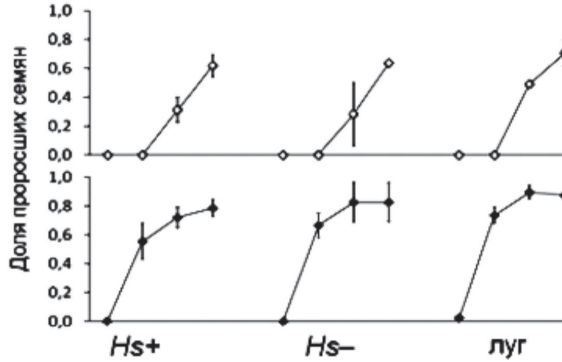


Рис. 1. Всхожесть F. rubra и T. pratense на 3, 5, 7 и 10 сут. Здесь и на рис. 2 и 3: светлые точки — F. rubra, темные точки — T. pratense, Hs+ и Hs- — варианты с H. sosnowskyi и без него; точка — среднее, интервалы — SE.

Надземная масса особей не различалась в зависимости от присутствия борщевика в местообитании ($F_{(2;8)}$=2.42; P=0.1510).

Микориза. Встречаемость структур арбускулярной микоризы (гиф, арбускул и везикул) была в пределах от 22 до 29% и значимо не различалась в зависимости от присутствия борщевика в местообитании: $F_{(2;8)}$=1.05; P=0.3946 (рис. 2).

Корневые волоски чаще всего встречались в вариантах с борщевиком (82±7%), меньше — в контроле к борщевику (80±10%), еще меньше — в отрицательном контроле (71±15%) (рис. 3). Но эти различия незначимы; значения для фактора «вариант опыта» $F_{(2;\,8)}$=2.97; P=0.1083.

Сопоставим результаты данного эксперимента с экспериментом 2016 г. по изучению развития *F. rubra* в почве из куртин инвазивного клена ясенелистного *Acer negundo* L. (Рафикова, Екшибаров, 2016). Из механизмов plant–soil feedback для *A. negundo* наиболее вероятны косвенные эффекты, сопряженные с трансформацией сообществ почвенных микроорганизмов, прежде всего, грибов арбускулярной микоризы. Однако передающееся через почву воздействие *A. negundo* на аборигенные травы не сильное. В эксперименте 2017 г. надземные массы особей, обилие микоризы и корневых волосков в вариантах не различались в зависимости от трансформированности почв инвазивным борщевиком. Значимым было только уменьшение всхожести аборигенных трав. Следовательно, эффекты обратного воздействия *H. sosnowskyi* на почву также несильные.

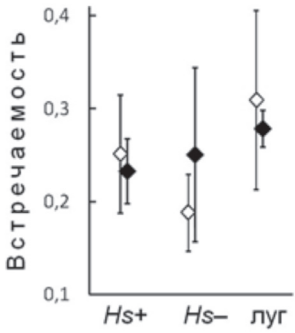


Рис. 2. Встречаемость микоризы.

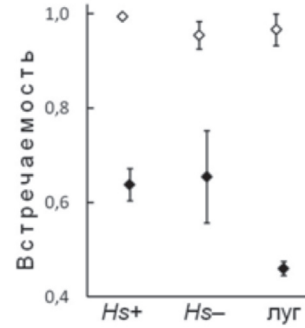


Рис. 3. Встречаемость корневых волосков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Оба эксперимента показали несильные воздействия на модельные растения, угнетение их всхожести, что позволяет предполагать сходство механизмов воздействия изученных инвазивных растений на аборигенные травы.

Авторы признательны к.б.н. О.А. Киселевой (БС УрО РАН). Эксперимент выполнен при поддержке РФФИ № 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.

Рафикова О. С., Екшибаров Е. Д. Развитие *Festuca rubra* L. при выращивании на почве из куртин инвазивного *Acer negundo* L. //Материалы конференции молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели». Екатеринбург: Гощицкий, 2016. С. 102–106.

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

Bever J.D. Feeback between plants and their soil communities in an old field community //Ecology. 1994. V. 75. № 7. P. 1965–1977.

Bever J.D., Westover K.M., Antonovics J. Incorporating the soil community into plant population dynamics: the utility of the feedback approach //Journal of Ecology. 1997. V. 85. № 5. P. 561–573.

Klironomos J.N. Feedback with soil biota contributes to plant rarity and invasiveness in communities // Nature. 2002. V. 417. № 6884. P. 67–70.

Kulmatiski A., Beard K.H., Stevens J.R., Cobbold S.M. Plant-soil feedbacks: a meta–analytical review // Ecology Letters. 2008. V. 11. № 9. P. 980–992.

Putten W.H., Bardgett R.D., Bever J.D., et al. Plant–soil feedbacks: the past, the present and future challenges // Journal of Ecology. 2013. V. 101. № 2. P. 265–276.

Индукция микроядер у амфибий урбанизированных и антропогенно-нарушенных территорий

Е.Б. Романова, Е.С. Рябинина

Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, г. Нижний Новгород

Ключевые слова: амфибии, биоиндикация, микроядерный тест.

Среди многочисленных биологических эффектов, которые регистрируют в ответ на действие факторов окружающей среды, наиболее значимыми считаются изменения генетического материала (Сычева, 2012; Даев и др., 2014). Результаты микроядерного анализа считаются показателем митотической интерференции и хромосомных мутаций (Mansi et al., 2014). Индукция микроядер свидетельствует о процессах канцерогенеза, отражающих повреждение генетического материала клеток и приводящих к активации онкогенов (Larmarcovai et al., 2008; Bonassi et al., 2011). При проведении цитогенетического мониторинга среды обитания в условиях антропогенного загрязнения особую актуальность приобретает анализ микроядер в молодых полихроматофильных эритроцитах костного мозга в сравнении с более зрелыми нормохроматофильными эритроцитами периферической крови.

Цель работы — определить частоты полихроматофильных эритроцитов (ПХЭ) с микроядрами в костном мозге озерных (*Pelophylax ridibundus,* Pallas, 1771) и прудовых лягушек (*Pelophylax lessonae,* Camerano, 1882), обитающих в водоемах Нижегородской области разного происхождения, морфологии и химического состава.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом работы служили сборы озерных (80 особей) и прудовых (40 особей), лягушек в течение полевого сезона 2017 года в шести водоемах Нижегородской области: 1) озеро Березовское (Богородский р-н, 43.622971731141 с.ш., 56.146989027575 в.д.); 2) река Кудьма у п. Ветчак (Кстовский р-н, 56.096735 с.ш., 44.314317 в.д.); 3) озеро Силикатное (г. Н. Новгород, Сормовский р-н, 56.370912 с.ш., 43.777608 в.д.); 4) торфокарьер Ситниковского орнитологического заказника (Борский р-н, 56.439791 с.ш., 44.072462 в.д.); 5) болото п. Белкино (Борский р-н, 56.286208 с.ш., 44.548075 в.д.; 6) озе-

ро Вторчермет (г. Н. Новгород, Московский р-н, 56.311944 с.ш., 43.848889 в.д.).

В пробах воды, отобранных в прибрежной части водоема,с помощью спектрофотометра HachDR-2800 определили химические элементы (железо общее, марганец, медь, хром), нитрат-ионы, нитрит-ионы, хлориды, сульфаты, сульфиды, нефтепродукты и водородный показатель (pH). Подсчет микроядер (Жулева, Дубинин, 1994) осуществляли на микроскопе MeijiTechno с использованием иммерсионного объектива при общем увеличении x1500, просматривая для каждой особи по 2000 эритроцитов (40000 клеток на выборку). При анализе проводили дифференцировку микроядер по форме на четыре вида: оформленные, прикрепленные, палочковидные, разрыхленные. С помощью окуляр-микрометра измеряли большую (*2a*) и малую (*2b*) оси каждого микроядра и рассчитывали площадь (мкм^2) по формуле эллипса: $S = \varpi ab$, где a — большая полуось эллипса, b — малая полуось эллипса, $\varpi = 3.14$. Статистический анализ проводили непараметрическими методами, используя пакет прикладных программ StatisticaV.8.0. и программный комплекс R-studio. Рассчитывали критерии Краскела — Уоллиса (H); Данна (D), и критерий z, при сравнении долей. Критический уровень значимости (p) принимали равным 0.05.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованных водоемах Нижегородской области были выявлены вещества, содержание которых превышало предельно допустимые концентрации для водоемов рыбохозяйственного значения ($ПДК_{рыб\text{-}хоз}$): железо (1— 11 $ПДК_{рыб\text{-}хоз}$), марганец (2 — 240 $ПДК_{рыб\text{-}хоз}$), сульфиды (1 — 15 $ПДК_{рыб\text{-}хоз}$), медь (2 — 180 $ПДК_{рыб\text{-}хоз}$), хром (1 — 4 $ПДК_{рыб\text{-}хоз}$), нефтепродукты (2 — 50 $ПДК_{рыб\text{-}хоз}$)

У особей всех выборок в полихроматофильных эритроцитах костного мозга чаще встречались оформленные, разрыхленные, прикрепленные микроядра. Доля палочковидных микроядер была относительно не высокой.Так, у озерных лягушек, обитающих на участке р. Кудьма, доля оформленных микроядер составляла 52.2%, разрыхленных — 30.43%, прикрепленных — 17.39% на фоне отсутствия палочковидных микроядер.

Сумма микроядер в эритроцитах костного мозга озерных лягушек оз. Березовское (8.5±1.62/1000 кл.) и прудовых лягушек оз. Вторчермет (9.5±1.55/1000 кл.) статистически значимо превышала другие выборки. При попарном сравнении выявлены статистические различия между выборками из популяций оз. Березовское

и р. Кудьма у п. Ветчак (z_{1-2}=14.8, p<0.001), оз. Березовское и торфокарьер (z_{1-4}=13.2, p=0.015), оз. Березовское и бол. п. Белкино (z_{1-5}=15.3, p<0.001), оз. Вторчермет и р. Кудьма у п. Ветчак (z_{2-6}=8.5, p=0.002), оз. Вторчермет и торфокарьер (z_{4-6}=6.6, p<0.001), оз. Вторчермет и болото у п. Белкино (z_{5-6}=9.1, p<0.001). Низкое содержание микроядер отмечено у особей популяции озерных лягушек торфокарьера (3.5±1.62/1000).

Между разными видами микроядер установлены статистически значимые различия (H=620.22, p<0.001) (таблица). Показано, что наименьшую площадь имели прикрепленные микроядра полихроматофильных эритроцитов (ПХЭ) костного мозга (1.35±0.13), а наибольшую — разрыхленные микроядра (5.93±0.53).

Таблица. Усредненные показатели площади микроядер (мкм^2) в эритроцитах костного мозга зеленых лягушек, обитающих на урбанизированных территориях

	Средняя площадь микроядер (мкм^2)			
	Оформленные микроядра (1)	Прикрепленные микроядра (2)	Палочковидные микроядра (3)	Разрыхленные микроядра (4)
M	2.68	1.35	2.15	5.93
m	0.22	0.13	0.17	0.53
H, p	**H=620.22, p<0.001**			
D, p	**D_{1-2}=3.60, p=0.001;** D_{1-3}=0.02, p=1.00; **D_{1-4}=4.55, p<0.01;** D_{2-3}=1.11, p=1.00; **D_{2-4}=7.34, p<0.001;** D_{3-4}=1.45, p=0.86			

M — среднее арифметическая, m — ошибка среднего арифметического, H– критерий Краскела — Уоллиса, D — критерий Дана, p — уровень значимости.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что популяциииозерных лягушек оз. Березовское, и прудовых лягушек оз. Вторчермет, по сравнению с другими выборками характеризовалась наименьшей цитогенетической стабильностью, что может быть связано с повышенным содержанием в воде различных форм отдельных химических элементов природного и техногенного происхождения. Обитание в таких условиях влияет на иммунологическую реактивность организма, вызывает мутагенный эффект, снижает антимикробную защиту организма и иммунный ответ, что, по-видимому, ведет к увеличению частоты хромосомных нарушений.

Полученные результаты свидетельствуют о нарушениях цитогенетического гомеостаза, происходящих в организме амфибий, подверженных

воздействию урбанизации и загрязнения, указывают на экологическое неблагополучие среды обитания видов — зооиндикаторов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С помощью микроядерного теста среда обитания амфибий была оценена как неблагоприятная, индуцирующая формирование микроядер в эритроцитах костного мозга амфибий. Сравнительный анализ видов микроядер показал, что чаще в полихроматофильных эритроцитах костного мозга встречались оформленные, разрыхленные и прикрепленные типы. При этом площадь разрыхленных в 2.0–4.5 раза превышала размеры остальных видов микроядер, встречающихся в молодых незрелых эритроцитах костного мозга амфибий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Даев Е. В., Дукельская А. В., Барабанова Л. В. Цитогенетические методы индикации экологической напряженности в водных и наземных биосистемах // Экологическая генетика 2014. Т. 12. № 2. С. 3–12.

Жулева Л. Ю., Дубинин Н. П. Использование микроядерного теста для оценки экологической обстановки в районах Астраханской области // Генетика. 1994. Т. 30. № 7. С. 999–1004.

Сычева Л.П. Цитогенетический мониторинг для оценки безопасности среды обитания человека // Генетика и санитария. 2012. № 6. С. 68–72.

Bonassi S., El-Zein R., Bolognesi C., et al. Micronuclei frequency in prenanal blood lymphocytes and cancer risk: evidence from human studies. // Mutgenesis. 2011. V. 26; № 1. P. 93–100.

Larmarcovai G., Ceppi M., Botta A., et al. Micronuclei frequency in peripheral blood lymphocytes of cancer patients: a meta-analysis. // Mutat Res. 2008. V. 659; № 3. P. 274–283.

Mansi A., Sunitha J.D., Geetanshu D., Neelakshi S. R. Micronuclei assay of exfoliated oral mucosal cells: a review // Annals of Dental Specialty. 2014. V. 2; № 2. P. 47–50.

История формирования генофонда популяций *Pinus sylvestris* L. в Причерноморье по данным изменчивости митохондриальной и хлоропластной ДНК

Н. В. Семериков

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: генетическая структура популяций, митохондриальная и хлоропластная ДНК, Причерноморье, южные изолированные популяции, *Pinus sylvestris* L.

ВВЕДЕНИЕ

Исследование эволюционной истории видов животных и растений с помощью методов филогеографии имеет большое значение ввиду фрагментарности палеонтологических данных. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) — важнейший лесообразователь Северной Евразии. Помимо бореальной части ареала с относительно сплошным распространением, сосна обыкновенная имеет несколько изолированных анклавов на Пиренейском, Аппенинском, Балканском, Анатолийском полуостровах, а также на Кавказе и в Крыму. Её история на Кавказе и в Крыму, как и история флоры этой области, представляет огромный интерес. Ранее проведенные исследования филогеографии сосны обыкновенной с использованием маркеров митохондриальной (мтДНК) и хлоропластной ДНК (хпДНК) охватывали этот район лишь отчасти (Naydenov et al., 2007) или вовсе не касались его (Semerikov et al., 2018). С целью восполнения этого пробела мы провели исследование генетической изменчивости *Pinus sylvestris* на территории Причерноморья с использованием семи маркеров мтДНК и четырех — хпДНК. Были поставлены следующие задачи: 1) проанализировать величину и структуру изменчивости в сравнении с популяциями Северной Евразии; 2) выявить возможные генетические связи групп популяций сосны обыкновенной в Причерноморье между собой и с популяциями Северной Евразии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

По семи локусам мтДНК (см. таблицу) было проанализировано 22 выборки из естественных популяций Кавказа, Крыма, восточной Турции и западной Болгарии. Для сравнения использовались данные по 90 выборкам из Восточной Европы, Урала, Сибири, Казахстана и Монголии (Semerikov et al., 2018).

Таблица. Аллельный состав гаплотипов по семи локусам мтДНК

Гаплотипы мтДНК	Аллели в локусах митохондриальной ДНК						
	syn31F[1]	nad7 intron1[2]	NODE1[3]	NODE_new 497[3]	NODE4[3]	Cox1[3]	sy184[4]
d	m	d	c	a	g	a	t
d1	m	d	a	a	g	a	t
d2	c	d	a	c	g	a	g
1	m	0	a	c	t	a	g
2	c	0	a	c	t	a	g
3	c	1	a	c	t	a	g
4	c	1	a	c	t	c	g
5	m	1	a	c	t	a	g
6	m	1	a	c	t	c	g
7	m	0	a	c	t	c	g

Примечание: [1] Semerikov et al., 2018. [2] Jaramillo-Correa et al., 2004. [3] Semerikov et al., 2015. [4] Это исследование.

Изменчивость хпДНК была изучена для 22 выборок из указанных выше популяций с помощью четырех микросателлитных локусов; Pt15169, Pt30204, Pt71936 и Pt26081 (Vendramin et al., 1996). Для сравнения использовались данные по 38 выборкам из Восточной Европы, Урала, Сибири, Казахстана и Монголии (Semerikov et al., 2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Комбинация семи маркеров мтДНК выявила 10 гаплотипов (см. таблицу). Семь из них распространены в основной части ареала и три — в Крыму и на Кавказе. Гаплотип **d1** распространен на Малом Кавказе, на востоке Турции и в Крыму, гаплотип **d** — на Большом Кавказе, кроме западного. Гаплотип **d2** — на Западном Кавказе. Гаплотип **d2** оказался генетически промежуточным между гаплотипами **d1** и **d** с одной стороны и гаплотипами **1–7** из основной части ареала. Все выборки в Крыму, на Кавказе и в Малой Азии были мономорфны по составу гаплотипов. В Болгарии обнаружены только два гаплотипа (**1** и **2**), которые также широко распространены в более северных популяциях. Величина дифференциации популяций F_{ST} по мтДНК была равна 0.92 ($p<0.01$), что характерно для маркеров, имеющих материнское наследование.

Значительные различия между кавказскими гаплотипами **d** и **d1** с одной стороны и гаплотипами бореальных популяций, составляющие более 5 мутаций, означают древний возраст их отделения. Мы полагаем, что наиболее вероятный путь проникновения сосны обыкновенной

на Кавказ и в Крым пролегал через Понтийские горы Малой Азии, флористически близкие Кавказу. При этом, распространение гаплотипа **d1** как на Малом Кавказе, так и в Крыму говорит в пользу того, что **d1** был предковым по отношению к **d**, отличающегося от него одной мутацией. А гаплотип **d2** возник как химерный, образовавшись результате рекомбинации **d** или **d1** с каким-то из бореальных гаплотипов. Аллельный состав бореальных гаплотипов и гаплотипа **d2** с большой долей вероятности указывает, что это может быть гаплотип **2**, широко распространенный в Восточной Европе и на Урале. Вероятно, такая рекомбинация могла иметь место в результате миграции сосны обыкновенной с севера на Западный Кавказ, что могло происходить во время последнего ледникового максимума, когда широтная лесная зона в Восточной Европе, согласно палеогеографическим реконструкциям, смещалась на юг.

Комбинация четырех микросателлитных локусов хпДНК позволила выявить, с учетом основной части ареала, 185 гаплотипов, из них в Крыму, на Кавказе и в Малой Азии было обнаружено 86 гаплотипов. Их географическое распределение было неравномерным. Хотя F_{ST} по хпДНК была равна 0.086 (p<0.01), что гораздо меньше, чем по мтДНК, хпДНК дифференцирует популяции крымско-кавказского региона от основной части ареала (F_{ST} = 0.423; p<0.01). При этом в пределах крымско-кавказского региона F_{ST} = 0.123 (p<0.01), а в основной части ареала только 0.015 (p<0.01). Столь большие различия в уровне дифференциации между крымско-кавказским регионом и бореальными популяциями, вероятно, связаны с особым характером условий обитания сосны на Кавказе — малый размер популяций в силу конкуренции со стороны другой растительности, сильная горно-механическая, высотная и прочие виды изоляции.

Разнообразие хлоропластной ДНК в популяциях Крыма, Кавказа и Малой Азии (H = 0.892) оказалось ниже, чем в популяциях основного ареала H = 0.975 (непараметрический критерий Манна-Уитни, P = 0.000006), вероятно, вследствие низкой эффективной численности при островном типе ареала, что особенно выражено в выборках «Теберда» и «Белоканы», в каждой из которых преобладает один гаплотип.

Было обнаружено 25 гаплотипов, специфичных для крымско-кавказских популяций и не встреченных в других регионах, что свидетельствует об отсутствии вклада крымско-кавказских популяций в разнообразие сосны в бореальной области ареала. В отличие от крымско-кавказских, популяции из Болгарии по уровню генетического разнообразия и составу гаплотипов не имеют существенных отличий от основного ареала.

Выделение группы популяций Северного Кавказа было ранее обосновано по данным анализа аллозимов (Petrova et al., 2017).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По данным изменчивости мтДНК в Причерноморье выделяется 3 обособленных группы популяций: 1) Крым, Малый Кавказ и Малая Азия; 2) Западный Кавказ; 3) Восточный Кавказ. Популяции Крыма, Кавказа и Малой Азии по данным изменчивости мтДНК и хпДНК резко обособлены от популяций Северной Евразии и не вносили вклад в разнообразие северных популяций. При этом имела место миграция сосны обыкновенной с севера на Западный Кавказ, что привело к рекомбинации гаплотипов мтДНК. Популяции Крыма, Кавказа и востока Малой Азии имеют общее происхождение. Популяции Болгарии не имеют существенных отличий от популяций Северной Евразии, поэтому могли участвовать в формировании генофонда северной части ареала, и подвергаться генетическому воздействию других популяций основной части ареала.

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН. Работа поддержана комплексной программой УрО РАН, проект № 15–12–4–29.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Jaramillo-Correa J. P., Beaulieu J., Bousquet J. Variation in mitochondrial DNA reveals multiple distant glacial refugia in black spruce (*Picea mariana*), a transcontinental North American conifer // Mol. Ecol. 2004. V. 13. № 9. P. 2735–2747.

Naydenov K., Senneville S., Beaulieu J., et al. Glacial vicariance in Eurasia: mitochondrial DNA evidence from Scots pine for a complex heritage involving genetically distinct refugia at mid-northern latitudes and in Asia Minor // BMC Evolutionary Biology. 2007. V. 7: 233.

Petrova I.V., Sannikov S.N., Tembotova F.I., et al. Genogeography of *Pinus sylvestris* L. populations in the Greater Caucasus and Crimea // Russian Journal of Ecology. 2017. V. 48. № 6. P. 524–531.

Semerikov V.L., Semerikova S.A., Dymshakova O.S., et al. Microsatellite loci polymorphism of chloroplast DNA of scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Asia and eastern Europe // Russ. J. Genet. 2014. V. 50. № 6. P. 577–585.

Semerikov V.L., Putintseva Y.A., Oreshkova N.V., et al. Development of new mitochondrial DNA markers in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) for population and phylogeographic studies // Russ. J. Genet. 2015. V. 51. № 12. P. 1199–1203.

Semerikov V.L., Semerikova S.A., Putintseva Y.A., et al. Colonization history of Scots pine in Eastern Europe and North Asia based on mitochondrial DNA variation // Tree Genet. Genomes. 2018. V. 14. № 1: 8.

Vendramin G.G., Lelli L., Rossi P., Morgante M. A set of primers for the amplification of 20 chloroplast microsatellites in Pinaceae // Molecular Ecology. 1996. V. 5. № 4. P. 595–598.

Метод агаровых пластин для изучения роста корней растений-петрофитов

А.О. Сергиенко

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

Ключевые слова: агаровые пластины, растения-петрофиты, серпентинитовый синдром, скорость роста.

Петрофитные растения адаптированы к условиям интенсивной инсоляции, недостатка влаги, а на серпентинитах также — к низкому содержанию N, P и K, неблагоприятному соотношению Mg/Ca (Van Hoewyk et al., 2018) и высокого содержания тяжелых металлов (Ni, Co, Cr и др.) (Тептина и др, 2016). Метод выращивания растений на агаровых пластинах — наиболее приближенный к естественным условиям способ выращивание растений in vitro, который позволяет удобно отслеживать рост корневой системы (Xu et al., 2013).

Цель работы: изучить скорость роста корней *Alyssum obovatum* (C. A. Mey.) Turcz. и *Silene baschkirorum* Janisch. на агаровых пластинах течение 20 дней в следующих вариантах: питательная смесь (контроль), 0.01 mM Ni, 0.01 mMNi:Ca:Mg.

A. obovatum (бурачок обратнояйцевидный) является факультативным серпентинофитом и гипераккумулятором Ni (Тептина и др., 2016), а смолевка башкирская *S. baschkirorum* — исключитель Ni. У пяти проростков каждого вида в каждом варианте опыта измеряли длину главного корня, считали число боковых корней и измеряли их длину.

Во всех вариантах опыта корневая система у *A. obovatum* была лучше развита, чем у *S. baschkirorum* в 1.5–5 раз. Длина главного корня *A. obovatum* была наибольшей при внесении Ni:Ca:Mg 0.01 mM, что можно объяснить потребностью вида в сочетании данных элементов для вовлечения их в метаболизм (Van Hoewyk et al., 2018). Воздействие Ni приводило к ингибированию роста главного корня иувеличению суммарной длины боковых корней. У *S. baschkirorum* мы наблюдали различные аномалии роста корня, вызванные недостатком кислорода в агаризированной среде: отрицательный геотропизм, резкое изменение направления роста главного корня по направлению из среды. Главный корень этого видабыл одинаковым во всех вариантах опыта, а ветвление корней было бóльшим в вариантах с добавлением Ni.

Таким образом, метод агаровых пластин может быть использован для наблюдений за ростом корней растений-петрофитов с некоторыми ограничениями. В агаризированной среде из-за недостатка кислородамогут происходить отклонения в росте корней и всего растения. Поэтому мы рекомендуем подбирать опытным путем марки агара и его концентрацию в среде для решения подобных задач.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (16–04–01346). Выражаю благодарность к.б.н., доценту Анне Анатольевне Бетехтиной и к.б.н, доценту Анжелике Юрьевне Тептиной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Тептина А. Ю., Пауков А. Г., Морозова М. В. Аккумуляция Ni представителями семейства Brassicaceae на почвах ультраосновных пород Южного и Среднего Урала // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2016. № 4 (157). С. 110–117.

Van Hoewyk D., Taskin M. B., Yaprak A. E., et al. Profiling of proteasome activity in *Alyssum* species on serpentine soils in Turkey reveals possible insight into nickel tolerance and accumulation // Plant Physiology and Biochemistry. 2018. V. 124. P. 184–189.

Xu W., Ding G., Yokawa K., et al. An improved agar-plate method for studying root growth and response of *Arabidopsis thaliana* // Scientific Reports. 2013. V. 3:1273. P. 1–7.

Структура горно-тундровых растительных сообществ с разной долей участия можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burgsd.) на горе Поперечная (хребет Зигальга, Южный Урал)

С.Ю. Соковнина, О.В. Ерохина

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Ключевые слова: внедрение, горные тундры, изменение структуры, лишайники, сосудистые растения.

ВВЕДЕНИЕ

На Южном Урале в высокогорьях Челябинской области и Республики Башкортостан горно-тундровый пояс с типичными растительными сообществами занимает незначительные площади. При этом, в связи с глобальным изменением климата, отмечаемым в XX веке, происходит продвижение верхней границы горно-лесного пояса (Моисеев и др., 2016) и, как следствие, еще большее сокращение площадей горных тундр. Современная динамика верхней границы сомкнутых древостоев высокогорий Урала нашла отражение во многих работах С.Г. Шиятова с коллегами (Шиятов и др., 2005; Шиятов, Мазепа, 2007; Шиятов, 2009). Однако внимания к нижним ярусам растительности (травяно-кустарничковому и мохово-лишайниковому) проявлено не было. Также для Урала не освещен вопрос о трансформации видового состава горных тундр, происходящей вследствие глобальных изменений климата.

Цель нашей работы — изучение изменений в структуре горно-тундровых сообществ с разной долей участия *J. sibirica*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в горно-тундровом поясе горы Поперечная (хр. Зигальга, Южный Урал) (54°39´; 58°39´), на высотах от 1257 м до 1293 м над уровнем моря, на пологом (3 градуса) склоне горы юго-восточной экспозиции с каменистостью от 2 до 25%. Нами изучены лишайниково-травяные горные тундры с разной долей участия *J. sibirica* (от отсутствия до доминирования). Участки с доминированием *J. sibirica* располагались так, что в горной тундре в границы учетной площадки (100 м^2) мог попасть один или несколько крупных кустов.

Нами сделано 18 геоботанических описаний (6 групп по 3 описания) с разной долей участия *J. sibirica*. Описания выполнены по стандартным геоботаническим методикам на площадках 100 м^2. Уточнение видовой принадлежности производилось с использованием Конспекта флоры Челябинской области (Куликов, 2005) и подтверждено в Гербарии ИЭРиЖ (SVER). В пределах учетных площадей было сделано 47 описаний лишайниковых синузий (25х25 см) стандартными методами, адаптированными в отношении лишайников (Магомедова, 2006). Однако лишайниковый компонент горно-тундровых растительных сообществ горы Поперечная не вносит значимый вклад в их состав и структуру. Обработка полученных материалов произведена в программе MS Excel 2007, а также с применением пакета Statistica 8.0 for Windows. Для оценки значимости различий в структуре экологических, ценотических / географических групп растений и лишайников с разной долей участия *J. sibirica* использовался критерий Краскела-Уоллиса.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На данном этапе работы над изучением изменений состава и структуры горно-тундровых сообществ при внедрении *J. sibirica* нами опубликован ряд работ, освещающих изменения видового состава и структуры горно-тундровых растительных сообществ. Показано, что с увеличение доли участия *J. sibirica* видовой состав сосудистых растений и лишайников горных тундр не изменяется, однако отмечено изменение структуры фитоценозов в целом (Григорьев и др., 2018, Ерохина, Соковнина, 2018 а, б). Мы предположили, что изменение структуры растительных сообществ с увеличением доли участия *J. sibirica* проявляется в первую очередь в соотношении эколого-ценотических групп растений, слагающих эти сообщества.

В сообществах с незначительным участием *J. sibirica* или его полным отсутствием, значимо преобладала группа мезофитов (H (2, N=18) =7.39; p=0.025), понимаемая в широком смысле (ксеромезофиты, мезофиты и гигромезофиты), на втором месте — психрофиты и на третьем — гигрофиты и мезогигрофиты (табл. 1).

На участках с доминированием *J. sibirica* соотношение экологических групп растений иное. На этих участках значимо преобладали гигрофиты (H (2, N=18) =11.32; p=0.004). По-нашему мнению, это связано с формированием *J. sibirica*, имеющего стелющуюся форму и образующего плотные, почти сомкнутые однонаправленные горизонтальные побеги, своеобразной микросреды: увеличение влажности воздуха и почвы за счет более позднего таяния снега и удержания дождевых осадков, снижение эолового иссушения и инсоляции, затенения поверхности и др. Покрытие мезофитов значимо снизилось.

Таблица 1. Соотношение экологических и ценотических групп растений в лишайниково-травяных тундрах (среднее ± ошибка среднего)

Проективное покрытие *J. sibirica*,%	0	30 – 40	85 – 95
Проективное покрытие экологических групп,%			
ксеромезофит, мезофит и гигромезофит	39.58±10.48	45.8±13.12	13.12±7.98
психрофит	27.17±8.8	23.92±7.06	7.87±3.04
гигрофит и мезогигрофит	5.08±3.23	2.67±0.42	34.83±3.7
Проективное покрытие ценотических групп,%			
опушечно-лесной и опушечно-луговой	36.35±8.21	32.27±9.59	7.57±4.3
высокогорный и высокогорно-луговой	27.35±8.79	24.6±7.07	8.53±3.11
луговой	7.2±4.05	11.33±6.53	2.87±1.84
болотно-лесной и болотно-луговой	0.58±0.27	2.67±0.42	34.5±3.59
лесной	0.35±0.21	1.52±1.16	2.35±1.74
опушечно-лесной и опушечно-луговой	36.35±8.21	32.27±9.59	7.57±4.3

Покрытие психрофитов не изменилось при увеличении участия *J. sibirica* (H (2, N=18) = 3.97; p=0.138). Виды этой экологической группы на всех описанных участках занимали в структуре напочвенного покрова третье место.

Результаты анализа соотношения ценотических групп в горных тундрах согласуется с результатами анализа соотношения экологических групп. Так, в сообществах с незначительным участием *J. sibirica* или его полным отсутствием, преобладали опушечно-луговые и опушечно-лесные виды, на втором месте — высокогорные и высокогорно-луговые и на третьем — луговые. Виды остальных ценотических групп не внесли заметного вклада в общую картину распределения. Тогда как, на участках с доминированием *J. sibirica* значимо преобладают болотно-лесные и болотно-луговые виды (H (2, N=18) =14.84; p=0.001). Преобладание этих групп растений соответствует показанному ранее доминированию гигрофитов. На втором месте — высокогорные и высокогорно-луговые виды, на третьем — луговые виды. Проективное покрытие этих ценотических групп видов в сообществах с разным участием *J. sibirica* значимо не различалось (H (2, N=18) =0.81, p=0.667 и H (2, N=18) =0.06; p=0.972, соответственно). Виды других ценотических групп не внесли заметный вклад в общую картину распределения.

У лишайников не происходит значимого изменения соотношения экологических групп и их географических элементов при увеличении доли участия *J. sibirica* (табл. 2).

Таблица 2. Соотношение экологических групп и географических элементов эпигейных лишайников в лишайниково-травяных тундрах (среднее ± ошибка среднего)

Проективное покрытие *J. sibirica*,%	0	30 – 40	85 – 95
Проективное покрытие экологических групп лишайников,%			
Криофит	0.68±0.66	0.52±0.34	0.53±0.21
Ксеромезофит	2.03±1.25	2.68±1.39	1.83±1.05
Мезофит	3.92±1.69	6.72±2.75	8.45±2.74
Проективное покрытие лишайников разных географических элементов,%			
Арктобореальный	0.87±0.83	1.03±0.81	1.72±0.79
Бореальный	3.15±1.4	4.37±1.78	4.87±1.81
Гипоарктомонтанный	1.9±1.14	3.17±1.7	2.87±1.12
Полизональный	0.72±0.32	1.35±0.51	1.37±0.54

Так в тундровых сообществах горы Поперечной наиболее обильны мезофитные виды лишайников, значительно меньше ксеромезофитов, доля криофитов — минимальна. Лишайники других экологических групп в напочвенном покрове не выявлены. У лишайников отмечено увеличение доли мезофитов в 2.2 раза и снижение доли ксеромезофитов в 1.5 раза при изменении участия *J. sibirica*. Однако эти различия не значимы (H (2, N=18) =1.30; p=0.523 и H (2, N=18) =0.02; p=0.989).

Анализ географических элементов показал, что в изученных фитоценозах доминируют бореальные виды лишайников, несколько меньше гипоарктомонтанных видов, участие арктобореальных и полизональных видов снижено. Значимого изменения покрытия лишайников разных географических элементов при увеличении участия *J. sibirica* не выявлено. Эпигейных лишайников, относящихся к другим географическим элементам, в тундровых фитоценозах не выявлено.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, показана перестройка эколого-ценотической структуры лишайниково-травяных тундр при внедрении *J. sibirica*. При отсутствии *J. sibirica* и его незначительном участии преобладают опушечно-луговые и опушечно-лесные мезофиты. На участках с доминированием *J. sibirica* преобладают болотно-лесные и болотно-луговые гигрофиты. Структура лихеносинузий не зависит от присутствия или отсутствия в горно-тундровых сообществах *J. sibirica*.

Полевые работы и анализ данных выполнены при поддержке проектов № 16–05–00454 «Современная экспансия можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burgsd.) в горные тундры, луга и редколесья на Южном и Северном Урале» и № 15–29–02449 «Климатогенные изменения структуры и биоразнообразия высокогорной растительности в южной части Уральских гор в последнем столетье». Подготовка материалов к публикации проведена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Григорьев А.А., Ерохина О.В., Соковнина С.Ю. и др. Продвижение древесно-кустарниковой растительности в горы изменение состава тундровых сообществ (хр. Зигальга, Южный Урал) // Журнал Сибирского Федерального Университета, серия «Биология», 2018. № 3. С. 218–236.

Ерохина О.В., Соковнина С.Ю. Изменение состава растительных сообществ горных тундр Северного и Южного Урала при внедрении можжевельника сибирского // Ботаника в современном мире: тр. XIV Съезда РБО и конф. «Ботаника в современном мире». Махачкала: Алеф. 2018б. Т. 2. Геоботаника. Ботаническое ресурсоведение. Интродукция растений. Культурные растения. С. 51–53.

Ерохина О.В., Соковнина С.Ю. Характеристика горно-тундровых растительных сообществ с разной долей участия можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burgsd.) Северного и Южного Урала // Экология и география растений и растительных сообществ: материалы IV Междунар. науч. конф. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та; Гуманитарный ун-т. 2018 а. С. 262–265.

Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург — Миасс: «Геотур», 2005. 537 с.

Магомедова М.А. Восстановление лишайникового покрова на гарях в предтундровых лесах Западной Сибири // Научный вестник. 2006. Вып. 1 (38): Биота Ямала и проблемы региональной экологии. С. 27–38.

Моисеев П.А., Шиятов С.Г., Григорьев А.А. Климатогенная динамика древесной растительности на верхнем пределе распространения на хребте Большой Таганай за последнее столетие. Екатеринбург: УрО РАН, 2016. 136 с.

Шиятов С.Г. Динамика древесной и кустраниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 216 с.

Шиятов С.Г., Мазепа В.С. Климатогенная динамика лесотундровой растительности на Полярном Урале // Лесоведение. 2007. № 6. С. 11–22.

Шиятов С.Г., Терентьев М.М., Фомин В.В. Пространственно-временная динамика лесотундровых сообществ на Полярном Урале // Экология. 2005. № 2. С.1–18.

Особенности проявления нарушений жилкования крыльев боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) при развитии преимагинальных стадий в разных погодных условиях

И.А. Солонкин

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: изменчивость, нарушения жилкования крыльев, устойчивость развития, *Aporia crataegi*

ВВЕДЕНИЕ

Одной из важных задач эволюционной экологии является изучение морфогенетических реакций организмов на изменения факторов окружающей среды. Известно, что у насекомых от температуры во время развития преимагинальных стадий зависит, во-первых, размер имаго (Kingsolver, Huey, 2008), а во-вторых, характер проявления некоторых признаков в фенотипе (Whitman, Ananthakrishnan, 2009). На настоящий момент данные о влиянии температуры на морфологические признаки крыльев Lepidoptera (кроме их размеров) недостаточны (Hoffmann et al., 2002; Debat et al., 2003). Была проанализирована изменчивость размеров имаго, встречаемость и характер проявления нарушений жилкования крыльев боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) в зависимости от погодных условий весны.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Гусениц поздних возрастов и куколок боярышницы собирали с черёмухи и рябины в окрестностях д. Фомино (Свердловская область, Сысертский р-н.) в 2013–2017 гг. и содержали их в индивидуальных контейнерах при неконтролируемых погодных условиях вплоть до выхода имаго. Для каждого имаго регистрировали дату выхода из куколки, на основании которой рассчитывали продолжительность развития преимагинальных стадий в весенний период. Имаго в день выхода из куколки взвешивали на электронных весах с точностью до 1 мг. Скорость роста каждой особи рассчитывали как отношение массы имаго к длительности развития гусеницы и куколки весной. Всего проанализирована изменчивость 1216 самцов и самок боярышницы, объём выборок приведён в таблице 1.

Таблица 1. Продолжительность развития и масса имаго боярышницы при разной температуре воздуха в весенний период

Год	t ср., °C (15.04 – 15.06)	N имаго, экз.		Продолжительность развития, дней		Масса имаго, мг	
		Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
2013	11.4±0.6	62	59	55.5±0.2	56.9±0.2	172.6±3.6	237.0±6.4
2014	12.6±0.8	120	260	56.0±0.2	58.1±0.1	187.2±4.6	241.0±3.5
2015	12.2±0.7	160	193	49.7±0.1	50.8±0.1	149.7±3.2	179.8±3.7
2016	13.2±0.7	70	79	53.5±0.3	54.8±0.3	168.2±5.5	231.5±6.5
2017	10.4±0.6	75	138	65.3±0.4	68.6±0.4	125.1±3.7	156.6±3.4

Поиск нарушений жилкования осуществляли, просматривая сухие отпрепарированные крылья с вентральной стороны с помощью бинокулярного микроскопа МБС-10. Было выделено 3 типа нарушений жилкования: дополнительные разветвления жилок, дополнительные жилки в ячейках крыла и неполные жилки. Нарушения жилкования учитывали отдельно на каждом участке жилок и в каждой ячейке крыла (рис. 1), в соответствии с методикой, описанной ранее (Солонкин и др., 2017). В качестве учётной единицы использовали сторону тела особи.

Для характеристики погодных условий весенних периодов 2013 – 17 гг. использовали среднесуточные значения температуры воздуха (°C) с 15 апреля по 15 июня на основе данных из архива (Погода и климат. http://www.pogodaiklimat.ru) метеостанции № 28440, расположенной в г. Екатеринбурге. Межгодовые различия исследуемых признаков имаго (продолжительность развития, масса тела, число нарушений жилкования) анализировали отдельно для самцов и са-

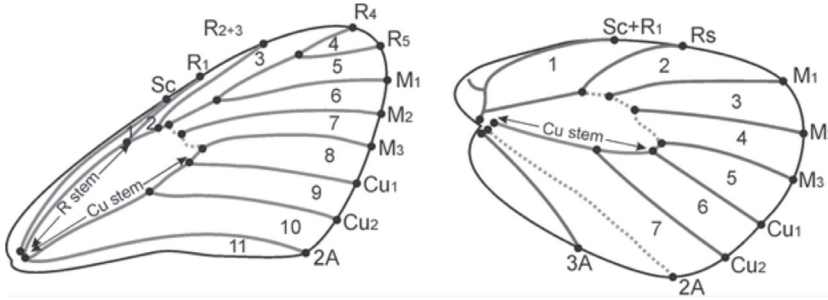


Рис. 1. Схема нормального жилкования крыльев боярышницы Aporia crataegi. Точками обозначены границы анализируемых участков жилок, прерывистой линией выделены участки жилок, исключённые из анализа. Цифрами указаны номера ячеек крыла.

мок с помощью критерия Краскелла-Уоллеса. Для апостериорных попарных сравнений выборок использовали критерий Данна. Во всех случаях множественных сравнений применяли поправку Бенджамина-Хохберга. Скорость роста самцов и самок боярышницы с нарушениями жилкования крыльев и без них сравнивали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа. Расчёты проводили в программе Statistica 8.0 и Past 3.20 (Hammer et al., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Минимальные температуры воздуха во время развития гусениц поздних возрастов и куколок боярышницы наблюдались в 2017 г. В условиях холодной и затяжной весны 2017 г. значимо увеличилась продолжительность развития гусениц и куколок и уменьшилась масса имаго (табл. 1). Следовательно, в 2017 г. гусеницы поздних возрастов росли в целом медленнее, чем в другие годы исследования. Наибольших размеров имаго боярышницы достигли в 2016 г., когда температура воздуха во время развития гусениц старших возрастов и куколок была максимальной за годы наших исследований.

Считается, что скорость роста тесно связана со стабильностью морфогенеза: увеличение темпов роста должно приводить к дестабилизации развития (Arendt, 1997; de Block et al., 2008). Исходя из этого, следовало бы ожидать, что частота встречаемости нарушений жилкования крыльев в популяции боярышницы будет выше в годы, когда гусеницы развивались быстрее. Однако такая тенденция отсутствует: число нарушений у самцов боярышницы было максимальным в 2015 г., а у самок — в 2017 г. (табл. 2). Вероятно, отличия средней скорости роста гусениц в разные годы были слишком незначительны, чтобы повлиять на стабильность морфогенеза жилкования крыльев боярышницы.

Мы проанализировали динамику встречаемости 15 наиболее часто обнаруживаемых нарушений жилкования. Некоторые нарушения (дополнительные жилки в ячейках №3, №8, №9 переднего крыла и в ячейке №3 заднего крыла) в 2013 — 16 гг. были очень редки, а в 2017 г. возникали часто и у самцов, и у самок (табл. 2); отличия от других лет статистически значимы. Они проявлялись преимущественно симметрично (коэффициенты корреляции Спирмена R между правой и левой сторонами тела значимы, варьируют от 0.55 до 0.78). Разные дополнительные жилки, как правило, встречались совместно на одной особи (коэффициенты корреляции Спирмена R значимы, варьируют от 0.36 до 0.54). Особи с данными дополнительными жилками росли значимо медленнее остальных ($F=9.3$; $df=1$; $p=0.003$) (рис. 2А). Другие нарушения жилкования, наоборот, были более характерны

Таблица 2. Среднее число нарушений жилкования крыльев в исследуемой популяции боярышницы

Год	Число нарушений на сторону		Число дополнительных жилок в ячейках №3, №8, №9 переднего крыла и №1 заднего крыла	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки
2013	0.47±0.08	0.39±0.08	0.01±0.01	0.01±0.01
2014	0.16±0.04	0.11±0.02	0.02±0.01	0.01±0.0
2015	0.88±0.08	0.37±0.04	0.01±0.01	0.02±0.01
2016	0.45±0.07	0.32±0.06	0	0
2017	0.65±0.10	0.85±0.09	0.26±0.06	0.46±0.06

для быстрорастущих особей (F=5.4; df=1; p=0.02) (рис. 2Б). На основании изложенных данных можно предположить, что проявление дополнительных жилок в ячейках №3, №8, №9 переднего крыла и в ячейке №3 заднего крыла является следствием медленного развития гусениц поздних возрастов и куколок боярышницы в условиях холодной и затяжной весны 2017 г.

Рис. 2. Наличие нарушений жилкования на крыльях имаго боярышницы в зависимости от скорости роста гусениц (А — дополнительные жилки в ячейках № 3, № 8, № 9 переднего крыла и в ячейке № 3 заднего крыла; Б –остальные разновидности нарушений) в 2017 г.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы предполагаем, что в исследуемой популяции боярышницы погодные условия во время развития гусениц поздних возрастов и куколок не влияют на общую стабильность морфогенеза жилкования крыльев, но оказывают эффект (посредством снижения скорости роста) на особенности проявления нарушений жилкования крыльев.

Многолетний сбор полевого материала выполнен в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, камеральная обработка, анализ и интерпретация результатов при частичной поддержке гранта РФФИ 16–04–01831а и проекта Программы комплексных фундаментальных исследований УрО РАН № 18–4–4–28.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Погода и климат. URL: http://www.pogodaiklimat.ru/file.htm (15.02.2018)

Солонкин И. А., Захарова Е. Ю., Шкурихин А. О., Ослина Т. С. Классификация и закономерности проявления нарушений жилкования крыльев белянок (Lepidoptera: Pieridae) на примере боярышницы *Aporia crataegi* L. // Евразиатский энтомологический журнал. 2017. Т. 16, № 6. С. 579–589.

Arendt J. Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa // The Quarterly Review of Biology. 1997. V. 72, № 2. P. 149–176.

de Block M., Campero M., Stoks R. Developmental costs of rapid growth in a damselfly // Ecological entomology. 2008. V. 33, № 2. P. 313–318.

Debat V., Begin M., Legout H., David J. R. Allometric and nonallometric components of *Drosophila* wing shape respond differently to developmental temperature. // Evolution. 2003. V. 57, № 12. P. 2773–2784.

Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST version 2.17. Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4, №1. 9 p.

Hoffmann A. A., Collins E., Woods R. Wing shape and wing size changes as indicators of environmental stress in *Helicoverpa punctigera* (Lepidoptera: Noctuidae) moths: comparing shifts in means, variances, and asymmetries // Environmental entomology. 2002. V. 31, № 6. P. 965–971.

Kingsolver J. G., Huey R. B. Size, temperature, and fitness: three rules // Evolutionary Ecology Research. 2008. V. 10, № 2. P. 251–268.

Whitman D W., Ananthakrishnan T.N. (eds.). Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences. Enfield, Edenbridge: Science Publishers, 2009. 894 p.

Морфологические особенности уральской интродуцированной популяции енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides*)

Е.С. Терехова, М.Н. Ранюк

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: акклиматизация, енотовидная собака, краниологические признаки, популяция.

ВВЕДЕНИЕ

Енотовидная собака *(Nyctereutes procyonoides*, Gray, 1834), представитель отряда Carnivora, семейства Canidae. Естественный ареал находится на Дальнем Востоке, в Китае, Северо-Востоке Индокитая, на территории Корейского полуострова и Японии. В России изначально обитала в Приморском крае, в некоторых районах Хабаровского края и Амурской области.

С 1929 г. по 1955 г. в рамках мероприятий по реконструкции фауны СССР была предпринята массовая интродукция вида в пределах Европейской части Советского Союза, Сибири и Средней Азии (Морозов, 1953; Kim et al., 2015). Всего было выпущено 8850 особей в 82 областях, краях и республиках. Для расселения использовали племенной материал со звероферм. В послевоенное время выпускали обычно диких особей, отловленных в новых очагах их обитания. (Насимович, Исаков, 1985). Уже в 50-х годах вид проник на территорию европейских стран. Впервые енотовидные собаки в Европе были замечены в Финляндии в 1930–40-х, в 1945 году — в Швеции; в 1950 году в Эстонии, Латвии и Литве. Позднее, в 1955 году, вид появился в Польше, в 1961–1962 — в Восточной Германии и 1983 году в Норвегии (Kauhala, Kowalczyk, 2011, Nørgaard et al., 2017). На настоящий момент вид занимает обширный ареал в Западной и Восточной Европе, а также в Европейской части России, на востоке доходит до уральского региона.

На Урале выпуски енотовидной собаки осуществляли в Башкирии и Челябинской области. В Башкирский заповедник животные были завезены в 1935 году из Новосибирской области (Черепановский зверосовхоз), далее попытки расселения повторялись в 1953–1955 годы, для интродукции использовали животных из Калининградской и Астраханской областей. В дальнейшем вид широко распространился по территории всей Башкирии. В Челябинской области

в 1953 году дважды предпринимались попытки расселить животных из Астраханской области, однако они оказались безрезультатными, возможно, по причине интродукции истощенных и больных особей (Павлов и др., 1974). В Свердловской области енотовидную собаку не выпускали, она самостоятельно заселила южную половину региона. Длительное время плотность населения енотовидной собаки была на крайне низком уровне. С 1962 года единичные шкурки этого вида стали поступать в заготовительные конторы Свердловской области (Малафеев, Корытин, 1978). Численность енотовидной собаки росла очень медленно, относительно высокая плотность была достигнута во второй половине 1980-х годов. (Н.С. Корытин, устное сообщение).

В результате акклиматизации енотовидная собака освоила несвойственные для себя условия обитания (Юдин, 1977; Насимович, Исаков, 1985). Многие авторы отмечают, что в новых местообитаниях животные приобрели специфические популяционные черты. В европейской части ареала качество меха стало лучше, в южных районах, напротив, ухудшилось (Павлов и др., 1974; Сорокин, 1956; Церевитинов, 1953; Юдин, 1977). Отмечено уменьшение размеров акклиматизированных животных (Сорокин, 1956; Юдин, 1977), увеличение выводков (Геллер, 1959). Животные в новых местообитаниях периодически перестают впадать в спячку (Юдин, 1977) и прекращают рыть норы, а занимают природные укрытия или жилища барсуков и лисиц (Корнеев, 1954).

По результатам предыдущих исследований мелких аберраций черепа енотовидной собаки были выявлены очень высокие фенетические дистанции между автохтонной амурской популяцией и акклиматизированными европейскими популяциями, что объясняется 60-летней репродуктивной изоляцией (Ansorge et al., 2009). Цель данной работы — сравнительный анализ изменчивости краниологических признаков автохтонной амурской и акклиматизированной среднеуральской популяций енотовидной собаки.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В исследование были включены сведения о 133 черепах енотовидной собаки из двух географических популяций: автохтонная из Амурской области (коллекция музея ЗИН, Санкт-Петербург) и акклиматизированная из Свердловской области (коллекция музея ИЭРиЖУрО РАН, Екатеринбург) (табл. 1). В исследовании использовались только черепа взрослых особей.

Измерение черепа енотовидной собаки осуществляли с помощью штангенциркуля (с точностью до 0.1 мм) по 5 краниометрическим признакам: кондилобазальная длина, длина зубного ряда верхней и

Таблица 1. Материалы исследования

Район выборки	Годы добычи	Размер выборки Самцы/самки (пол неизвестен)
Амурская область	1968 – 1972	29/29 (0)
Свердловская область	1987 –=1990	24/25 (26)

нижней челюсти, ширина мозговой капсулы, длина нижней челюсти. При анализе размеров черепа учитывали пол особи. Также был рассмотрен 21 неметрический признак черепа енотовидной собаки, исследованные ранее в работе Г. Анзорге с соавторами (Ansorge et al., 2009). Данные признаки черепа не проявляют половой изменчивости, поэтому в анализ включали выборки без разделения по полу.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В предыдущих исследованиях морфологической изменчивости енотовидной собаки было показано, что репродуктивная изоляция интродуцированных енотовидных собак от автохтонных на протяжении более чем 70-летнего периода не привела к глубокой морфологической дивергенции размерных признаков черепа (Korablev, Szuma, 2014; Drygala et al., 2016).

При исследовании изменчивости метрических признаков черепа енотовидной собаки амурской и свердловской популяций значимых различий ($p<0.05$) так же не обнаружено (табл. 2). Однако наблюдаются значимые различия по полу в обоих популяциях. Стоит отметить, что в амурской популяции самцы крупнее самок по таким краниометрическим показателям, как длина зубного ряда верхней челюсти и длины нижней челюсти, а в свердловской — самцы крупнее по всем пяти промерам.

Для оценки эпигенетического сходства исследуемых выборок по частотам встречаемости неметрических признаков черепа рассчитали среднюю меру дивергенции (Mean Measure of Divergence) по формуле, предложенной Смитом (Smith, 1972) и впоследствии модифицированной Сьоволдом (Sjovold, 1977) и Хартманом (Hartman, 1980), которая широко применяется в морфологических исследованиях (Ansorge, 2001; Васильев, Васильева, 2009).

Полученное значение фенетической дистанции между автохтонной и акклиматизированной популяцией енотовидной собаки составило 0.459. В предыдущих исследованиях изменчивости неметрических признаков черепа аналогичными методами значения фенетических дистанций между европейскими и дальневосточной популяциями варьировали от 0.69 до 1.13 (Ansorge et al., 2009) (табл. 3).

Таблица 2. Средние значения краниометрических признаков черепа енотовидной собаки

	Кондило-базальная длина, mm±SD	Ширина мозговой капсулы, mm±SD	Длина зубного ряда верхней челюсти, mm±SD	Длина нижней челюсти, mm±SD	Длина зубного ряда нижней челюсти, mm±SD
Самцы (Амурская)	121.79±3.06		47.32±2.09	92.72±2.52	53.33±1.86
Самцы (Свердловская)	119.18±3.33	45.26±2.28	45.19±2.08	92.16±2.79	51.58±1.65
Самки (Амурская)	120.38±3.79		46.72±2.28	91.93±2.9	52.49±2.69
Самки (Свердловская)	118.39±3.95	44.63±2.25	44.69±1.78	91.76±2.98	51.44±1.69

Таблица 3. Значения фенетических дистанций для исследуемых выборок енотовидной собаки

Популяции	Амурская популяция
Россия (Свердловская популяция)	0.46
Финляндия (Häme)	0.69*
Финляндия (Kymi)	0.70*
Германия (Brandenburg)	0.74*
Германия (Mecklenburg)	0.82*
Германия (Pondland)	0.87*
Германия (HillyCountry)	0.90*
Польша (Bialowieza)	1.13*

* — *значения фенетических дистанций из публикации Ansorgeetal., 2009.*

Таким образом, в проявлении мелких аберраций черепа свердловская выборка енотовидной собаки проявляет больше сходства с амурской популяций, чем ранее исследованные европейские популяции.

Дополнительно был проведен дискриминантный анализ частот встречаемости неметрических признаков черепа. Доля объясняемой дисперсии для первой дискриминантной канонической функции (ДКФ 1) составила 93.6%, вдоль которой свердловская и амурская выборки отделяются друг от друга. Процент правильных классификаций особей по проявлению неметрических признаков черепа составил 97.6% (рисунок).

Из 21 неметрического признака черепа статистически значимый вклад в дискриминацию ($p<0.05$) вносят 8 признаков, причем три из

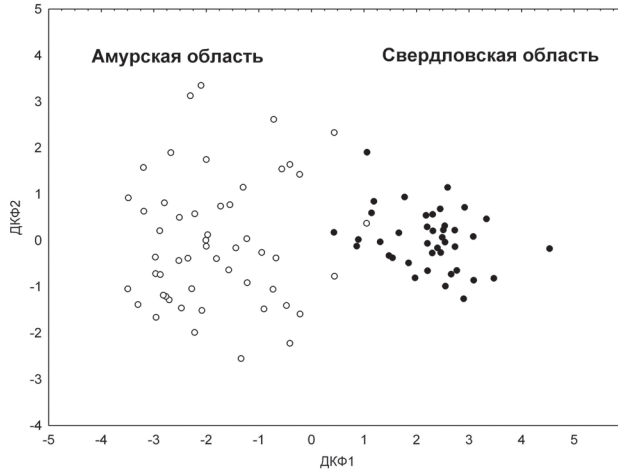


Рисунок. Результаты дискриминантного анализа неметрических признаков черепа енотовидной собаки по амурской и свердловской популяциям.

них: двойное ярёмное отверстие (Jfd), дополнительное отверстие в зрительном канале 1 (aFoc1)и 2 (aFoc2) — не обнаружены в Свердловской выборке, тогда как в Амурской встречаются с высокой частотой (табл. 4).

Таблица 4. Частоты встречаемости фенов неметрических признаков черепа, которые вносят значимый вклад в дискриминацию исследуемых выборок енотовидной собаки

Признаки	Амурская популяция	Свердловская популяция
5. Дополнительное отверстие возле foramenovale присутствует (eFov)	0.28	0.99
7. *Foramen jugulare*(Jfd) двойной	0.1	0*
8. *Foramin apostzygomatica* (Pfs) разделен	0.07	0.63
9. *Foramen alare* (aAf) дополнительное отверстие	0.19	0.89
10. *Canalis opticus* 1 (aFoc1) дополнительное отверстие	0.24	0*
11. *Canalis opticus* 2 (aFoc2) дополнительное отверстие	0.62	0*
18. *Foramen mandibulare* (aaFmd) дополнительное отверстие	0.22	0.67
19. *Foramen coronoidale* (Fcor) присутствует	0.93	0.59

** — фены, не обнаруженные в Свердловской выборке.*

ВЫВОДЫ

Таким образом, несмотря на то, что по размерам черепа значимых различий не обнаружено, по неметрическим признакам черепа найдены существенные различия между автохтонной и акклиматизированной популяциями. Возможно, полученные результаты отражают высокую экологическую пластичность вида, которая позволила енотовидной собаке после интродукции очень быстро расширить свой ареал по всей территории Европы.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А.Г., Васильева И.А. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: основы популяционной мерономии. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2009. 511 с.

Геллер М.Х. Биология уссурийского енота, акклиматизированного на северо-западе европейской части СССР // Тр. НИИ сельского хоз-ва Крайнего Севера. Л. 1959. Вып. 9. С. 14 — 22.

Корнеев А.П. Енотовидная собака *Nyctereutes procyonoides* Gray на Украине (результаты работ по акклиматизации) //Тр. Зоол. музея Киев. ун-та им. Т.Г. Шевченко. 1954. Вып. 4. С. 70 — 83.

Малафеев Ю.М., Корытин Н.С. Расширение ареала и хозяйственное значение енотовидной собаки на Среднем Урале // Акклиматизация охотничьих животных в СССР: тез. докл. III Всесоюз. семинара-совещ. по акклиматизации и реакклиматизации охот. животных. Минск. 1978. С. 128 — 129.

Морозов В.Ф. Акклиматизация уссурийского енота как пример успешного преобразования фауны пушных зверей европейской территории СССР // Зоол. Ж. 1953. Т. 32. Вып. 3. С. 524 — 533.

Насимович А.А., Исаков Ю.А. Песец, лисица, енотовидная собака. М.: Наука. 1985. 161 с.

Павлов М.П., Корсакова И.Б., Лавров Н.П. Акклиматизация охотничье-промысловых зверей и птиц в СССР. Киров. 1974. С. 5 — 65.

Сорокин М.Г. Биологические и морфологические изменения енотовидной собаки, акклиматизированной в Калининской области. — Учен. зап. Калинин. пед. ин-та. им. М.И. Калинина. 1956. Т. 20. С. 183 – 214.

Церевитинов Б.Ф. Изменчивость мехового покрова уссурийского енота при акклиматизации. — Сб. науч. работ Моск. Ин-та нар. Хоз-ва им. Г.В. Плоханова. 1953. Вып. 3. С. 6 – 17.

Юдин В.Г. Енотовидная собака Приморья и Приамурья. Наука. 1977. 162 с.

Ansorge H. Assessing non-metric skeleton characters as a morphological tool1. Zoology. 2001. 104(3–4). P. 268 — 277.

Ansorge H., Ranyuk M., Kauhala K., Kowalczyk R., Stier N. Raccoon dog Nyctereutesprocyonoides populations in the area of origin and in colonised regions

— the epigenetic variability of an immigrant // Ann. Zool. Fennici. 2009. V. 46. № 1. P. 51 — 62.

Drygala F., Korablev N., Ansorge H., et al. Homogenous population genetic structure of the non-native Raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Europe as a result of rapid population expansion. PloSONE. 2016. V.11. № 4. e0153098. doi:10.1371/journal. pone.0153098

Hartman S.E. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits, *J. Mammol.* 1980. V. 61. № 3. P. 436 – 448.

Kauhala K., Kowalczyk R. Invasion of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* in Europe: history of colonization, features behind its success, and threats to native fauna // Current Zoology. 2011. V. 57. № 5. P. 584 — 598.

Kim S-I., Oshida T., Lee H., et al. Evolutionary and biogeographical implications of variation in skull morphology of raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides*, Mammalia: Carnivora) // Biological Journal of the Linnean Society. 2015. V. 116. № 4. P. 856 — 872.

Korablev N. P., Szuma E. Variability of native and invasive raccoon dogs' *Nyctereutes procyonoides* populations: looking at translocation from a morphological point of view. Actatheriologica. 2014. 59(1). P. 61 — 79.

Nørgaard L.S., Mikkelsen D.M.G., Elmeros M., et al. Population genomics of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Denmark: insights into invasion history and population development // Biological invasions. 2017. V. 19. № 5. P. 1637 — 1652.

Sjovold T. Non-metrical divergence between skeletal populations, Oss. 1977. V. 4. suppl. 1. P. 1–133.

Smith C.A.B. Review of t.s. ConstandseWestermann: coefficients of biological distance, Ann. Hum. Genet.1972. № 36. P. 241–245.

Особенности морфологии щёчных зубов сусликов рода *Spermophilus* из местонахождений Сыртинская и Смеловская-II (Южный Урал, поздний плейстоцен)

Д.Д. Чемагина[1], Д.А. Гудова[1], Е.А. Кузьмина[2]

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

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

Ключевые слова: поздний плейстоцен, Южный Урал, *Spermophilus*

ВВЕДЕНИЕ

Одним из компонентов позднеплейстоценовых фаун Среднего и Южного Урала являются суслики рода *Spermophilus*. Их остатки в этих фаунах немногочисленны, что, наряду с высокой возрастной и географической изменчивостью морфологических признаков, затрудняет их видовую диагностику. Из позднеплейстоценовых фаун на Среднем Урале идентифицирован *S. superciliosus* (Малеева, 1988; Погодина, 2006; Чемагина, 2017) на Южном Урале — *S. major* и *S. pygmaeus* (Кузьмина, 2006).

Цель настоящего исследования: провести сравнение морфологических признаков щёчных зубов позднеплейстоценовых сусликов (*S. major, S. pygmaeus*) из местонахождений Южного Урала (Сыртинская и Смеловская-II) с щёчными зубами ископаемого *S. superciliosus* с территории Среднего Зауралья (Мальково).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования являются зубы ископаемых сусликов из местонахождений Сыртинская (поздний плейстоцен, n=45), Смеловская-II (поздний плейстоцен, n=13) из коллекций Е.А. Кузьминой и из местонахождения № 1133 Мальково (поздний плейстоцен, n=66) из Музея ИЭРиЖ УрО РАН.

Промеры зубов были сделаны по цифровым фотографиям с использованием программы UniversalDesktopRuler. Также использован метод анализа частоты встречаемости окклюзионных бугорков (по Л. В. Поповой, 2006, с некоторыми изменениями). Терминология элементов окклюзионной поверхности дана по Л.В. Поповой (Popova, 2016) и И.М. Громову (1965). Изучены морфотипы корневой системы (по Погодиной, 2006, с изменениями) третьего верхнего моляра (М3).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ морфотипов корневой системы м3

Для третьего верхнего моляра (М3) наиболее распространенным является простой морфотип с тремя корнями (более 86% зубов в выборке) (рисунок). На одном зубе *S. pygmaeus* из местонахождения Смеловская-II был обнаружен упрощенный вариант корневой системы М3 с двумя корнями (со слиянием корней), не описанный на материале из Среднего Зауралья (Погодина, 2006; Чемагина, 2017). Сложный морфотип с дополнительными корнями был обнаружен на одном зубе *S. superciliosus* из Мальково и одном *S. major* из Сыртинской.

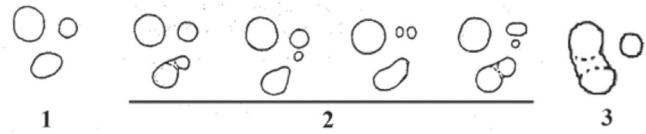


Рисунок. Морфотипы корневой системы М3 у представителей рода Spermophilus: 1 — простой; 2 — сложный; 3 — упрощенный (по Н. В. Погодиной, 2006, с изменениями).

Анализ размерных характеристик щёчных зубов

Исследованные зубы *S. superciliosus* и *S. major* имеют сравнительно крупные размеры. Зубы *S. pygmaeus* значительно меньше. В проведенном сравнении размерные отличия более четко заметны на верхних зубах, особенно на четвертом верхнем премоляре Р4 (табл.1).

Более мелкими абсолютными размерами М3 четко отличается *S. pygmaeus.* Размерные характеристики *S. major* и *S. superciliosus* частично перекрываются, но последние имеют несколько большие средние размеры М3. Сравнительно большую относительную длину зуба имеет *S. pygmaeus* (табл. 2). Пределы изменчивости относительной длины зуба у всех трех видов перекрываются, меньше всего этот признак варьирует у *S. pygmaeus.*

Для остальных категорий зубов размерные отличия менее четкие.

Анализ качественных признаков щёчных зубов

Анализ частоты встречаемости окклюзионных бугорков показал, что наиболее распространенной структурой на верхних первом и втором молярах (М1–2) является мезостиль, встретившийся у всех изученных видов. Частота встречаемости данного бугорка для *S. pygmaeus* из Смеловской-II (n =4) составила 25%, из Сыртинской (n = 10) — 20%, для *S. major* из Смеловской-II (n =4) – 25%, из

Таблица 1. Размеры и пропорции P4 у представителей рода *Spermophilus*

P4	*S. superciliosus* (Min — Mean — Max ± SE)	*S. major* (Min — Mean — Max ± SE)	*S. pygmaeus* (Min — Mean — Max ± SE)
n	4	6	8
L	2.15– 2.35 — 2.61 ± 0.11	2.15 — 2.49 — 2.84 ± 0.03	1.76 — 2.04 — 2.16 ± 0.07
W	2.77 — 3.06 — 3.18 ± 0.10	2.58 — 3.15 — 3.52 ± 0.10	1.91 — 2.35 — 2.59 ± 0.05
Индекс L/W	72.64 — 76.95 — 82.08 ± 2.89	75.15 –79.56 — 83.33 ± 4.89	81.92 — 87.02 — 92.15 ± 1.21

Таблица 2. Размеры и пропорции M3 у представителей рода *Spermophilus*

M3	*S. superciliosus* (Min — Mean — Max ± SE)	*S. major* (Min — Mean — Max ± SE)	*S.pygmaeus* (Min — Mean — Max ± SE)
n	5	4	6
L	3.27– 3.45 — 3.88 ± 0.11	3.12 — 3.22 — 3.29 ± 0.12	2.51 — 2.76 — 2.98 ± 0.06
W	2.90 — 3.29 — 3.52 ± 0.11	2.76 — 2.93 — 3.23 ± 0.16	2.49 — 2.56 — 2.75 ± 0.09
Индекс L/W	95.91– 105.11 — 112. 76 ± 2.29	96.59 — 110.34 — 119.57 ± 1.52	104.58 — 107.97 — 113.31 ± 1.65

Сыртинской (n = 3) — 33% и для *S. superciliosus* (n = 21) — 42,85%. *S. superciliosus* отличается наличием бугров основных гребней: паракону́ля и метакону́ля на M1–2. На верхних щёчных зубах *S. pygmaeus* показано наличие второго парастиля.

На немногочисленном материале из местонахождений Южного Урала на верхних P4, M1–2 были обнаружены бугры дополнительных гребней, отсутствующие на зубах сусликов из Среднего Зауралья, хотя выборка последних была больше (n P4 = 8, n M1–2 = 21). Так, у *S. pygmaeus* из местонахождения Сыртинская показано наличие первого гипостиля, второго протостиля на P4, первого протостиля, первого и второго гипостилей на M1–2. У *S. major* из местонахождения Смеловская-II присутствует второй протостиль на M1–2. Также отмечена тенденция к распадению на отдельные бугорки и редукцию постеролофа у части верхних зубов *S. pygmaeus* из местонахождения Сыртинская.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Различия между *S. superciliosus* и *S. major*, несмотря на разное географическое положение собранного материала по данным видам, невелики, что соответствует литературным данным, так как *S. superciliosus* считается предковым по отношению к *S. major* (Громов, 1965).

Для *S. pygmaeus* удалось установить ряд отличительных особенностей:

На экземпляре из Смеловской-II был описан новый морфотип M3 с двумя корнями (со слиянием корней).

Данный вид отличается от *S. superciliosus* и *S. major* более мелкими размерами щёчных зубов.

На верхних щёчных зубах показано наличие второго парастиля, ранее описанного только у представителей подрода *Colobotis* (Чемагина, 2017).

Сбор полевого материала и его определение было сделано в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН. Весь морфологический анализ был проведен в Уральском федеральном университете им. первого Президента России Б.Н. Ельцина.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Громов И.М., Бибиков Д.И., Калабухов Н.И., Мейер М.Н. Наземные белки (Marmotinae). Фауна СССР. Млекопитающие, том. 3 (2). М.-Л.: Наука, 1965. 325 с.

Кузьмина Е.А. Динамика сообществ мелких млекопитающих Южного Зауралья в позднем плейстоцене и голоцене. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2006. 22 с.

Малеева А. Г., Стефановский В. В. Фауна мелких млекопитающих из позднего плейстоцена участков Восточного склона Урала и Зауралья // Современное состояние и истории животных Западно-Сибирской равнины. Свердловск: УрО АН СССР, 1988. С. 81–97.

Погодина Н. В. Суслик (Rodentia, Sciuridae) из позднего плейстоцена среднего и южного Зауралья // Бюллетень МОИП, отдел Биологический, 2006. Т. 3. № 5. С. 17–25.

Попова Л.В. Диагностика ископаемых остатков *Spermophilus* // Проблемы палеонтологии и биостратиграфии протерозоя и фанерозоя Украины: Институт геологических наук НАН Украины. Сборник статей. Киев, 2006. С. 320–325.

Чемагина Д.Д. Позднеплейстоценовый и голоценовый суслик рода *Spermophilus* (Rodentia, Sciuridae) Среднего Зауралья // V конференция научных работ студентов ИЕНиМ. Сборник тезисов и путеводитель по научным коллективам ИЕНиМ, Уральский федеральный университет, 2017. С. 18.

Popova L.V. Occlusal Pattern of Cheek Teeth in Extant *Spermophilus*: A New Approach to the Identification of Species // Institute of Geology, National Taras Shevchenko University of Kyiv, Vasilkivska, Kyiv, 03022, Ukraine, 2016. P. 90.

Изучение изменчивости размеров и формы чешуек самцов лимонницы *Gonepteryx rhamni* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Pieridae) с учетом скрытого крылового рисунка

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: скрытый крыловой рисунок, чешуйки, *Gonepteryx rhamni*.

Окраска насекомых принадлежит к наиболее характерным их особенностям. Известно множество форм, обладающих как чрезвычайно яркой, так и невзрачной окраской. Значительный вклад в изучение окраски насекомых и скрытого крылового рисунка внесли отечественные энтомологи — Б.Н. Шванвич, Г.А. Мазохин-Поршняков и Ю.П. Некрутенко. При фотографировании самцов и самок некоторых дневных чешуекрылых обнаруживается различие в интенсивности отражения ими УФ лучей. Например, у самца *Gonepteryx rhamni* (Linnaeus, 1758): на переднем крыле отчетливо вырисовывается большое светлое пятно, очень сильно отражающее УФ лучи по сравнению с окружающим полем переднего и заднего крыла. Согласно Ю.П. Некрутенко (1968), эти разные зоны крыла лимонниц принято называть темной краевой зоной и светлой центральной областью. На настоящий момент развитие электронной микроскопии позволило достаточно подробно выяснить ультраструктуру чешуек крыльев Lepidoptera (Giraldo, 2007).

Для изучения изменчивости размеров и формы чешуек в разных областях крыльев лимонницы были изготовлены временные препараты: с помощью тонкой иглы чешуйки счищали на предметное стекло в каплю глицерина. Препараты рассматривали, используя световой микроскоп LeicaDM 1000 LED под объективами с увеличением x10, x40 и окуляром с увеличением x10. Для изготовления препаратов были взяты левые передние крылья 10 самцов. С каждого крыла отдельно счищались чешуйки из области, соответствующей «темной краевой зоне» и области, соответствующей «светлой центральной области». Общее количество препаратов составило 200. Длину, ширину и площадь чешуек измеряли в программе ImageJ.

Все чешуйки были разделены по форме на 3 группы: 1) вытянутые; 2) широкие округлые; 3) прочие. Наиболее часто встречающимися и распространенными были чешуйки вытянутой формы с разным количеством зубцов на их свободном крае: от 1 до 5. К «прочим» чешуйкам были отнесены редко встречающиеся чешуйки различной формы, например, в виде ярко окрашенной короны или волосков. Встречаемость «прочих» чешуек не превышала 5%.

Частота встречаемости вытянутых и округлых чешуек приведена в таблице 1. Оказалось, что как в темной краевой зоне, так и в светлой центральной области крыла присутствуют все обнаруженные типы чешуек, но соотношение их различно.

Таблица 1. Встречаемость чешуек различной формы на темной краевой зоне и в светлой центральной области крыла самцов лимонницы

Форма	Вытянутые чешуйки с разным числом зубцов					Широкие округлые чешуйки
	1 зубец	2 зубца	3 зубца	4 зубца	5 зубцов	
	Темная краевая зона крыла					
n	12	24	18	11	3	25
%	12.9	25.8	19.4	11.8	3.2	26.9
	Светлая центральная область крыла					
n	16	3	20	3	1	34
%	20.8	3.9	26.0	3.9	1.3	44.2

Сравнение соотношения чешуек разной формы в двух областях крыла с помощью критерия хи-квадрат показало наличие значимых различий ($\chi^2 = 27.95$, df = 5, p = 0.00003). Среди вытянутых чешуек в темной краевой зоне наиболее часто встречаются двухзубцовые, а в светлой центральной области крыла — трехзубцовые. Широкие округлые чешуйки встречаются в 2 раза чаще в светлой центральной области крыла, чем в темной краевой зоне.

Самым интересным было сравнить, отличаются ли по размеру чешуйки из разных областей крыла самцов. Оказалось, что чешуйки одной и той же формы из темной краевой зоны, как правило, мельче, чем из светлой центральной области крыла. Полученные результаты измерений были проверены с помощью t-критерия (табл. 2). Действительно, вытянутые с 1 зубцом и широкие округлые статистически значимо мельче в краевой зоне крыла, чем в его центральной области. Однако, вытянутые чешуйки с 3 зубцами не отличаются до-

Таблица 2. Результаты сравнения с помощью t-критерия размеров чешуек разной формы из разных областей крыла самцов лимонницы

Форма чешуйки	Признак	Темная краевая зона крыла	Светлая центральная область крыла	t	df	p
		M±m	M±m			
Вытянутая с 1 зубцом	Длина, мкм	107.4±17.5	125.5±11.4	-3.4	28	0.002
	Ширина, мкм	43.0±3.8	46.4±5.2	-2.0	28	0.057
	Площадь, мкм^2	4295.0±913.9	5372.6±496.4	-4.1	28	0.001
Вытянутая с 3 зубцами	Длина, мкм	103.7±16.3	111.6±15.5	-1.5	35	0.138
	Ширина, мкм	43.5±3.7	43.0±7.1	0.3	35	0.790
	Площадь, мкм^2	4287.7±839.7	4559.2±1281.9	-0.7	35	0.460
Широкая округлая	Длина, мкм	88.0±9.9	96.7±8.4	-3.4	51	0.001
	Ширина, мкм	52.8±5.6	58.0±7.6	-2.8	51	0.008
	Площадь, мкм^2	4247.6±617.1	4976.2±1052.2	-3.0	51	0.005

стоверно по размеру в зависимости от расположения на крыле, хотя тенденция та же, что и для чешуек другой формы (табл. 2).

ВЫВОДЫ

1. Как в темной краевой зоне, так и в светлой центральной области крыла самцов лимонницы присутствуют все обнаруженные типы чешуек, но соотношение их различно. Чешуйки одинаковой формы, как правило, мельче в краевой зоне крыла, чем в его центральной области.

2. Различия в количественном соотношении чешуек разной формы и их размеров в краевой зоне крыла и в его центральной области обусловливают различия в способностях отражать ультрафиолетовую часть спектра, что приводит к формированию скрытого крылового рисунка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Giraldo M.A. Butterfly wingscales pigmentation and structural properties. Printed by Print Partners Ipskamp, The Netherlands. 2007. 95 p.

Изменчивость микросателлитных локусов у подорожника большого из зон радиоактивного и химического загрязнения

Н.С. Шималина

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: ионизирующее излучение, микросателлиты, подорожник, тяжелые металлы, *Plantago major* L.

ВВЕДЕНИЕ

Стрессовые воздействия, а именно, техногенное загрязнение среды, могут приводить к изменению генетической структуры природных популяций растений в результате естественного отбора устойчивых организмов (Безель и др., 2001, Хедрик, 2003; Динамика..., 2004). Актуальной задачей является сравнение действия разных по природе токсикантов на генетическое разнообразие растений. В зоне Южного Урала имеются загрязненные территории: Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС) и зона влияния Карабашского медеплавильного завода (КМЗ), которые служат уникальными природными полигонами для проведения сравнительных исследований. В ходе исследования проверялись следующие гипотезы:

1. Генетическое разнообразие в ценопопуляциях подорожника большого (*Plantago major* L.) в зоне радиоактивного загрязнения (ВУРС) повышено, поскольку ионизирующие излучения являются мутагенным фактором;

2. Генетическое разнообразие в ценопопуляциях *P. major* в зоне химического загрязнения (КМЗ) снижено вследствие отбора металлоустойчивых организмов и трудности выживания неадаптированных семян, заносимых с других территорий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

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

Листья подорожника большого собирали с взрослых плодоносящих растений в 8 ценопопуляциях на территории Южного Урала (по

3 выборки в зонах радиоактивного и химического загрязнения, 2 фоновые). Для импактных выборок расстояние от источника загрязнения введено в название площадки (рис. 1).

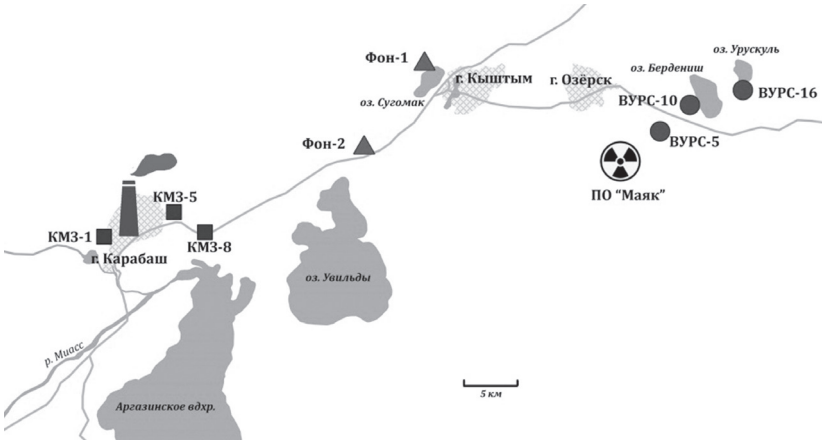


Рис. 1. Карта-схема расположения площадок

Зона радиоактивного загрязнения. Восточно-Уральский радиоактивный след сформировался в 1957 г. в результате взрыва емкости с радиоактивными отходами, реперный радионуклид — ^{90}Sr; вторичное загрязнение произошло в 1967 г. в результате ветрового переноса радиоактивного ила и песка с берегов обмелевшего оз. Карачай, реперный радионуклид — ^{137}Cs (Aarkrog et al., 1997). Мощность поглощенной дозы с учетом ЕРФ, оцененная с помощью программы ERICA Tool (Karimullina et. al., 2018) по трем долгоживущим радионуклидам (^{90}Sr, ^{137}Cs и ^{239,240}Pu) для подорожника в зоне ВУРСа варьировала от 19.4 до 158.0 мкГр/ч при среднефоновом значении 0.109 мкГр/ч. Таким образом, дозовые нагрузки в зоне ВУРСа превышают фоновый уровень в 178–1459 раз. Эти значения относятся к диапазону малых доз для растительных организмов.

Зона химического загрязнения. Карабашский медеплавильный завод начал работу в 1910 г. при полном отсутствии оборудования по очистке пылегазовых выбросов и сточных вод. В 60-е и 70-е годы XX в. выбросы загрязняющих веществ в атмосферу были максимальны. Основную часть выбросов составляли сернистый ангидрид и пыль с сорбированными в ней тяжелыми металлами (Комплексная..., 1992). После реконструкции в 80-е годы выбросы существенно снизились, однако запас поллютантов (Zn, Cu, Pb, Cd), накопленный

в почвах, до сих пор превышает фоновый уровень на 1–2 порядка величин (Сморкалов, Воробейчик, 2011). Уровни токсической нагрузки на изученных нами площадках КМЗ превышают фоновые значения в 13.8–41.8 раза (Шималина и др., 2017).

В каждой ценопопуляции отбирали листья 25 растений, растущих на удалении не менее 10 м друг от друга. В полевых условиях собранные листья замораживали в жидком азоте. В лаборатории образцы хранили при -20°С. Общую ДНК выделяли, используя CTAB метод (Doyle, 1991). На этапе отработки методики было протестировано 16 микросателлитных локусов, для которых в популяциях *P. major* и близкородственного ему вида *P. intermedia* был отмечен полиморфизм (Squirrell, Wolff, 2001; Wolff et al., 2009). По результатам отбора в анализ включили 9 локусов. ПЦР проводили с использованием амплификтора Thermal Cycler 2720 (Applied Biosystems) согласно протоколам (Squirrell, Wolff, 2001; Wolff et al., 2009). 5'-конец F-праймера модифицировали флуоресцентной меткой (FAM, ROX, TAMRA, R6G). Тип метки был подобран с учетом ожидаемых длин фрагментов. Капиллярный электрофорез проведен на автоматическом генетическом анализаторе ABI3130 (Applied Biosystems) в присутствии размерного стандарта S-550 (Гордиз). Хроматограммы расшифрованы в программе GeneMapper v.3.7 (Applied Biosystems). Расчеты генетических параметров, а также тест Мантеля, выполнены в программе GenAlex 6.501 (Peakall, Smouse, 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Параметры, характеризующие генетическую изменчивость ценопопуляций *P. major*, приведены в таблице. В 9 локусах (один из них мономорфный) обнаружено 65 аллелей (число аллелей в локусе варьировало от 1 до 25).

В большинстве случаев соотношение Харди-Вайнберга не поддерживалось. Среднее (*Na*) и эффективное (*Ne*) число аллелей на локус, число уникальных аллелей (*PA*) в ценопопуляциях из зон химического и радиоактивного загрязнения было ниже фоновых значений. Поскольку в большинстве ценопопуляций встречались уникальные аллели, *Na* и *Ne* в объединенной выборке были выше, чем в каждой конкретной ценопопуляции.

Высокий индекс фиксации (F), отмеченный во всех изученных ценопопуляциях подорожника, свидетельствует о высоком инбридинге. Основной причиной инбридинга являться самоопыление растений, а также незначительное расстояние самопроизвольного разноса пыльцы и семян без помощи животных и человека (Van Dijk, Van Delden, 1981).

Таблица. Показатели генетической изменчивости *P. major* по 9 микросателлитным локусам

Ценопопуляция	*Na*	*Ne*	*Ho*	*He*	*F*	*PA*
Фон-1	5.44	3.09	0.16	0.45	0.66	5
Фон-2	4.67	2.84	0.23	0.50	0.56	3
Среднее для фона	5.06±0.39	2.97±0.13	0.20±0.04	0.48±0.03	0.61±0.05	4.00±1.00
КМЗ-8	4.11	2.88	0.20	0.50	0.59	2
КМЗ-5	4.33	2.87	0.21	0.51	0.59	2
КМЗ-1	3.78	2.33	0.10	0.45	0.77	0
Среднее для КМЗ	4.07±0.20	2.69±0.18	0.17±0.04	0.49±0.02	0.65±0.06	1.33±0.67
ВУРС-16	4.00	2.54	0.23	0.52	0.55	1
ВУРС-10	4.11	2.59	0.28	0.50	0.44	0
ВУРС-5	4.11	2.71	0.22	0.48	0.54	2
Среднее для ВУРСа	4.07±0.04	2.61±0.05	0.24±0.02	0.50±0.01	0.51±0.04	1.00±0.58
Среднее по всем ценопопуляциям	4.32±0.18	2.73±0.09	0.20±0.02	0.49±0.01	0.59±0.03	1.88±0.58
Объединенная выборка	7.22	3.16	0.20	0.52	0.61	–

Примечание: Na — среднее число аллелей на локус, Ne — эффективное число аллелей на локус, Ho — средняя наблюдаемая гетерозиготность, He — средняя ожидаемая гетерозиготность, F — коэффициент инбридинга Райта, PA — число уникальных аллелей. Для каждой зоны приведено среднее ± ошибка среднего.

Несмотря на высокий уровень инбридинга, генетическое разнообразие в пределах ценопопуляций подорожника большого достаточно велико, а между ценопопуляциями уровень дифференциации составляет всего 4.1%. Это может быть связано с эффектом Валунда (нарушение панмиксии за счет формирования внутри ценопопуляции мелких неравночисленных микрогрупп, в пределах которых происходит инбридинг) (Nei, 1965).

Для попарной оценки генетической дифференциации между всеми 9 ценопопуляциями подорожника большого рассчитали 28 значений F_{ST}, статистически значимая дифференциация отмечена в 19 сравнениях. В частности, генетическая дифференциация отмечена между всеми ценопопуляциями ВУРСа (F_{ST}= 0.027 –0.83).

В зоне влияния КМЗ значимой дифференциации не отмечалось в парах ценопопуляций, находящихся близко друг к другу (на расстоя-

нии 3 — 4 км): КМЗ-8 — КМЗ-5 (F_{ST}=0.009, p=0.128), КМЗ-1 — КМЗ-5 (F_{ST}=0.002, p=0.329).

Для оценки связи между географическими и генетическими расстояниями использовали тест Мантеля (рис. 2).

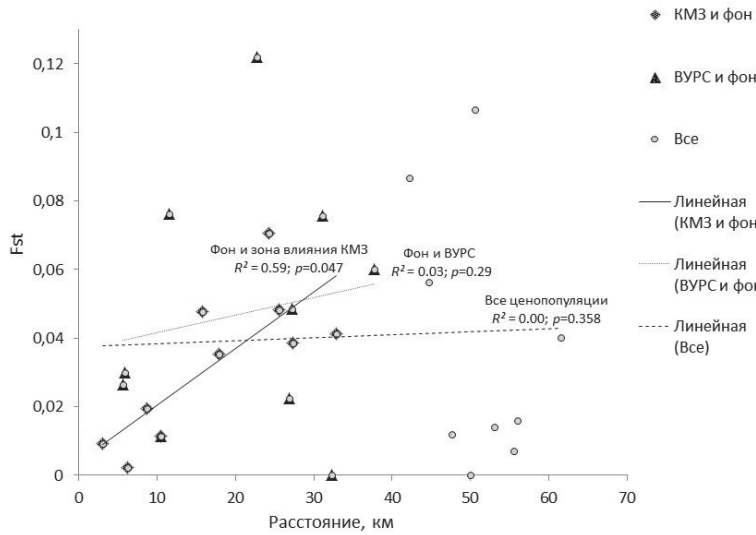


Рис. 2. Результаты теста Мантеля на изоляцию расстоянием между популяциями подорожника большого для всех выборок, а также для ценопопуляций из зон КМЗ и ВУРСа отдельно (p — уровни статистической значимости).

Положительный результат теста Мантеля, полученный для ценопопуляций фона и КМЗ, приближенных к автомобильным дорогам, показывает, что дороги являются важным фактором миграции семян (генов) подорожника. Для ценопопуляций заповедной зоны ВУРСа, где передвижение людей строго ограничено, эта связь не прослеживается. Кроме того, при ограничении «нормального» притока генов в ценопопуляциях ВУРСа наблюдается снижение параметров, характеризующих генетическое разнообразие (см. таблицу).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Первая проверяемая гипотеза не подтвердилась: в зоне ВУРСа генетическое разнообразие *P. major* было ниже, чем в фоновых выборках, что может быть связано с пониженной миграцией семян (генов)

в ценопопуляциях из-за ограничения доступа людей на эту территорию. Вероятно, частота возникновения радиационно-индуцированных мутаций у растений при существующих дозовых нагрузках недостаточна для компенсации потери генетического разнообразия, происходящего вследствие изоляции.

Вторая проверяемая гипотеза подтвердилась: в зоне КМЗ отмечено снижение генетического разнообразия, наиболее выраженного на самой загрязненной площадке. Несмотря на постоянный приток семян (генов) в ценопопуляцию в пределах города Карабаша, не все мигранты способны выжить в условиях высокого загрязнения почв.

Таким образом, снижение генетического разнообразия в ценопопуляциях подорожника большого в зонах радиоактивного и химического загрязнения по сравнению с фоновыми обусловлено различными причинами.

Автор выражает благодарность своему научному руководителю д.б.н. В.Н. Позолотиной, а также к.б.н. М.В. Модорову и к.б.н. Е.В. Антоновой за помощь на всех этапах работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безель В.С., Позолотина В.Н., Бельский Е.А., Жуйкова Т.В. Изменчивость популяционных параметров: Адаптация к токсическим факторам среды // Экология. 2001. № 6. С. 447–453.

Динамика популяционных генофондов при антропогенных воздействиях / под ред. Алтухова Ю. П. М: Наука, 2004. 619 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.

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

Хедрик Ф. Генетика популяций / Ф. Хедрик. М.: Техносфера, 2003. 592 с.

Хромосомные числа цветковых растений: справочник. Л.: Наука,1969. 926 с.

Шималина Н.С., Позолотина В.Н., Орехова Н. А., Антонова Е.В. Оценка биологических эффектов у семенного потомства *Plantago major* L. в зоне воздействия медеплавильного производства // Экология. 2017. № 6. С. 420–430.

Aarkrog A., Dahlgaard H., Nielsen S.P., et al. Radioactive inventories from the Kyshtym and Karachay accidents: estimates based on soil samples collected in the South Urals (1990–1995) // Science of The Total Environment. 1997. V. 201 (2). P. 137–154.

Doyle J. DNA protocols for plants // Molecular techniques in taxonomy. — Springer, Berlin, Heidelberg, 1991. P. 283–293.

Karimullina E., Mikhailovskaya L.N., Pozolotina V., Antonova E. Radionuclide uptake and dose assessment of 14 herbaceous species from the East-Ural Radioactive Trace area using the ERICA Tool // Environmental Science and Pollution Research. 2018. P. 1–13.

Nei M. Variation and covariation of gene frequencies in subdivided populations // Evolution. 1965. V. 19. P. 256–258.

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.

Squirrell J., Wolff K. Isolation of polymorphic microsatellite loci in *Plantago major* and *P. intermedia* // Molecular Ecology Resources. 2001. V. 1 (3). P. 179–181.

Van Dijk H., Van Delden W. Genetic variability in *Plantago* species in relation to their ecology: Part 1: Genetic analysis of the allozyme variation in *P. major* subspecies // TAG. Theoretical and applied genetics. Theoretische und angewandte Genetik. 1981. V. 60. (5). P. 285.

Wolff K., Houston K., Dunbar-co S. Cross-species amplification of primers developed from *Plantago major* and *P. intermedia* in two Hawaiian *Plantago* species from the section *Plantago* // Molecular ecology resources. 2009. V. 9 (3). P. 981–984.

Воздействие эндогенных и экзогенных факторов на благополучие зимовки прудовой ночницы *Myotis dasycneme* (Boie, 1825) в Староладожской пещере

Е.А. Щеховский

Университет ИТМО, г. Санкт-Петербург

Ключевые слова: зимовка, летучие мыши, прудовая ночница, эндогенные и экзогенные факторы, *Myotis dasycneme*.

ВВЕДЕНИЕ

Прудовая ночница, *Myotis dasycneme* – редкий вид, относящийся к категории NT по классификации МСОП (The IUCN RedList ...) – образует редкие, но многочисленные скопления на зимовках, где она крайне уязвима (Стрелков, 1965; Смирнов и др., 2008). На благополучие этих зимовок оказывают влияние два типа факторов: эндогенные и экзогенные. К эндогенным факторам относятся: численность особей, характер образовавшихся конгломераций, их численность. К экзогенным факторам относятся факторы, непосредственно связанные с условиями зимовки: ландшафт внутри пещеры, наличие укрытий, особенности микроклимата, затопляемость, доступность для хищников, антропогенное влияние (Чистяков, Никулин, 2010). Исследованию влияния факторов на одну из таких зимовок и посвящена данная работа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа проведена в период с осени 2016 г. по весну 2017 г. на территории регионального комплексного памятника природы «Староладожский» (Хазанович, 1982), в одной из пещер-штолен, в которых добывали кварцевый песок, Танечкиной, где на зимовку остаются летучие мыши, чтобы переждать неблагоприятное время года. Именно в этой пещере остаются на зимовку прудовые ночницы. Зимовка данного вида является самой многочисленной в мире (Ковалев, Попов, 2011). Определяли численность особей, характер их расположения внутри пещеры, микроклиматические показатели (температуру и влажность воздуха измеряли с помощью термохронов и гидрохроновI-Button), степень антропогенного воздействия. Учёт проходил на протяжении всего периода зимовки. Всего провели 8 туров учетов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Максимальная численность прудовой ночницы достигала 1975 особей в конце ноября, а минимальная 543 особи в середине октября (рис. 1).

Число особей, зимующих открыто, преобладает над зимующими в укрытиях до января, затем ситуация меняется в обратную сторону (рис. 2).

Затопляемость пещеры влияет как на доступность пещеры для посетителей в разное время зимовки, так и на температурный режим внутри неё. Заход осенней или зимней воды вследствие дождей или зимних оттепелей изменяет условия микроклимата – температуру и влажность. Во время данной зимовки происходили зимние оттепели, что понизило температуру на 1°С, что привело к повышению количества мертвых особей в воде. Ландшафт пещеры неоднороден. Его можно разделить на четыре области: тоннели высотой не более 1 метра с редкими перекрестками высотой до 1,7 метра на северо-западе, подземное озеро с глубинами до 1,5 метра на юго-востоке, затапливаемое мелководье с глубинами до 0,7 метра на юго-востоке и мелководные участки, чередующиеся холмистыми перевалами, возвышающимися над водой, с высотой до 3 метров. Всё это влияет на пространственное расположение рукокрылых внутри пещеры.

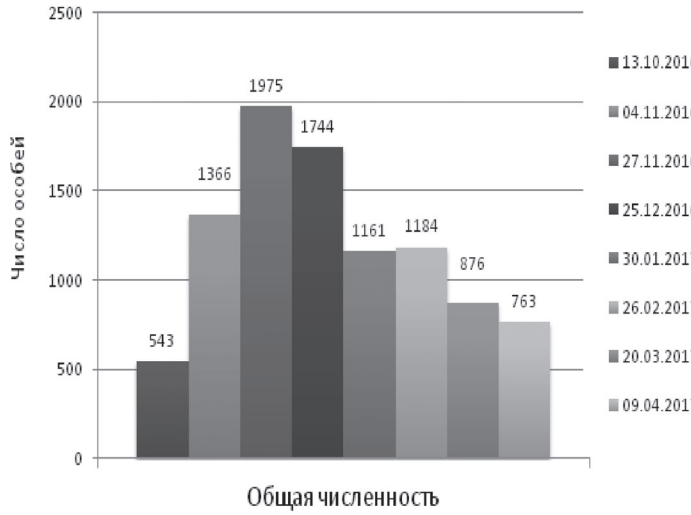
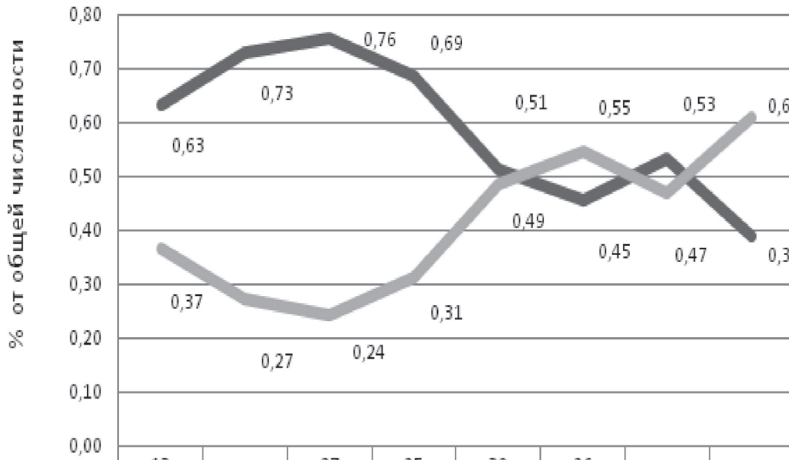


Рис. 1. Динамика численности колонии прудовой ночницы на зимовке 2016/2017 года.



	13 октября	4 ноября	27 ноября	25 декабря	30 января	26 февраля	20 марта	9 апреля
	2016				2017			
Открыто	0,63	0,73	0,76	0,69	0,51	0,45	0,53	0,39
В укрытии	0,37	0,27	0,24	0,31	0,49	0,55	0,47	0,61

Рис. 2. Динамика особей, зимующих открыто и в укрытиях, на зимовке 2016/2017 года.

Прудовые ночницы предпочитают юго-западную часть пещеры, где преобладает наличие укрытий, имеется подходящая высота и благоприятные условия микроклимата. В юго-восточной части прудовые ночницы преобладают одиночно, за исключением нескольких скоплений, висящих открыто, и пары укрытий как потолочная щель и отслоения породы в виде трещин. На северо-востоке на возвышенностях численность выше, чем на мелководье. Наименьшая численность прудовых ночниц обнаружена в северо-западной части наиболее доступной для посетителей из-за отсутствия естественных преград (завалов, глубокой воды).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За период зимовки изменяется баланс между открыто висящими особями и использующими укрытия. Сама структура колонии при изменении численности сохраняет свою стабильность, но при этом особи используют более благоприятные районы внутри зимовки. Затопление талыми водамиявляется регулятором микроклиматических условий, а также фактором беспокойства, т.к. при затоплении пещеры снижается доступность пещеры для посетителей.

Автор выражает благодарность сотрудникам кафедр прикладной экологии и геоботаники и экологии растений СПбГУ за помощь при выполнении данной работы и предоставление необходимого оборудования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ковалев Д.Н., Попов И.Ю. Годовой цикл пространственной структуры и численность популяции прудовой ночницы (*Myotis dasycneme*) Санкт-Петербурга и Ленинградской области // Труды Карельского научного центра РАН. Сер. Биогеография. Вып. 11. № 1. 2011.

Смирнов Д.Г., Вехник В.П., Курмаева Н.М. и др. Пространственная структура сообщества рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae), зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки // Изв. РАН. Сер. Биол. 2008. № 2. С. 243–253.

Стрелков П.П. Зимовки летучих мышей (Chiroptera, Vespertilionidae) в Средней и Северной полосе Европейской части СССР. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Л. 1965. XX с.

Хазанович К.К. Геологические памятники Ленинградской области: (очерк-путеводитель). Л.: Лениздат, 1982. 78 с.

Чистяков Д.В., Никулин А.Д. 2010. Влияние антропогенного фактора на состояние зимовок рукокрылых Ленинградской области. // Материалы международной научно-практической конференции «Спелеология и спелестология»: развитие и взаимодействие наук», 16–20 ноября, Набережные Челны. С. 320–322.

The IUCN Red List of Threatened Species. http://www.iucnredlist.org

Род Daedaleopsis: распространение, экология, генетика

В. Д. Ямбушева, Е. В. Жуйкова

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

Ключевые слова: Daedaleopsis, распространение, субстратная приуроченность, филогенетика.

ВВЕДЕНИЕ

Род грибов *Daedaleopsis* Schroet. относится к числу достаточно трудных в морфологической идентификации и определения филогенетического положения таксонов (Мухин, 1993). В Северном полушарии данный род представлен тремя видами: *D. confragosa* (Bolton) J. Schröt., *D. septentrionalis* (P. Karst.) Niemelä, *D. tricolor* (Bull.) Bondartsev & Singer (Gilbertson, Ryvarden, 1986). Наиболее подробно вопросы, связанные с генетическим изучением видов обсуждаемого рода, рассматриваются в статье, опубликованной в 2014 году группой чешских специалистов (Koukol et al., 2014).

Цель работы: восполнить недостаток информации по распространению, экологии и генетике представителей рода *Daedaleopsis* в Азиатской части России. Для достижения цели, были сформулированы следующие задачи: 1) изучить распространение и трофические особенности видов рода *Daedaleopsis* в Азиатской части России; 2) оценить филогенетический статус видов рода *Daedaleopsis*: *D. tricolor*, *D. confragosa* и *D. septentrionalis*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для изучения распространения и экологии видов рода *Daedaleopsis* был проанализирован 271 гербарный образец. Для филогенетического анализа отобрали 6 образцов (таблица). Сбор базидиокарпов, их гербаризацию проводили по стандартным микологическим методикам. Определение грибов проведено д.б.н., проф. В.А. Мухиным на основе морфо-анатомических признаков, используемых при диагностике грибов (Бондарцев, 1953; Ryvarden, Gilbertson, 1993).

Для анализа генетической изменчивости была использована последовательность ITS1–5,8S-ITS2 рДНК. К нему были выбраны специфичные для базидиомицетов праймеры ITS1F и ITS4B (Gardes, Bruns, 1993). Для сравнения полученных данных с 4 чешскими об-

Таблица. Список образцов базидиокарпов видов рода *Daedaleopsis*, использованных для молекулярно-генетического анализа

№	Вид	Регион	Локалитет	Субстрат
1	*D. confragosa*	Западная Сибирь	55.33326°, 85.89249°	*Salix* sp.
2	*D. septentrionalis*	Западная Сибирь	55.17196°, 83.17503°	*Betula* sp.
3	*D. tricolor*	Средний Урал	56.60493°, 61.05703°	*Betula* sp.
4	*D. confragosa*	Средний Урал	56.60493°, 61.05703°	*Populus* sp.
5	*D. tricolor*	Прибайкалье	52.48722°, 105.8880°	*Betula* sp.
6	*D. confragosa*	Сахалин	49.02019°, 142.1234°	*Populus* sp.

разцами ITS-последовательности видов рода *Daedaleopsis* были загружены из базы данных GenBank (The Nucleotide database, 2018). Выравнивание последовательностей осуществляли с помощью алгоритма MUSCLE программы MEGA 7 (Kumar et al., 2016). Оценка филогенетической близости видов проводилась на основании анализа эволюционной дистанции между нуклеотидными последовательностями изученных участков. Эволюционная дистанция была рассчитана методом Maximum Composite Likelihood. Расчет проводили в программе MEGA 7 с использованием метода Neighbor-Joinin (Saitou, Nei, 1987) при поддержке bootstrap 1000 (Felsenstein, 1985).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Все три анализируемых вида рода *Daedaleopsis* в Азиатской части России имеют широкое распространение: встречаются от Урала до Дальнего Востока и гор Южной Сибири до субарктических тундр на Ямале. Для *D. tricolor* характерен широкий субстратный спектр: *Betula* (54%), *Alnus* (14%), *Padus* (12%), *Salix* (6%), *Acer* (4%), *Populus* (4%) и др. У *D. confragosa* субстратный спектр более узкий и включает *Salix* (47%), *Alnus* (18%), *Betula* (13%), *Populus* (11%), *Chosenia* (6%), *Sorbus* (3%) и др.. *D. septentrionalis* преимущественно встречается на *Betula* (65%), реже на *Padus* (13%), *Alnus* (10%), *Salix* (4%), *Populus* (3%), *Chosenia* (3%), *Acer* и др. (Ямбушева и др., 2018).

В ходе работы были получены и проанализированы нуклеотидные последовательности участка ITS1–5,8S-ITS2 рДНК для 6 экземпляров рода *Daedaleopsis*. Филогенетическое древо, построенное методом ближайшего соседа представлено на рисунке.

Данное филогенетическое древо включает как образцы, полученные в ходе этого исследования, так и экземпляры, депонированные в GenBank группой чешских специалистов (Koukol et al., 2014). Оно

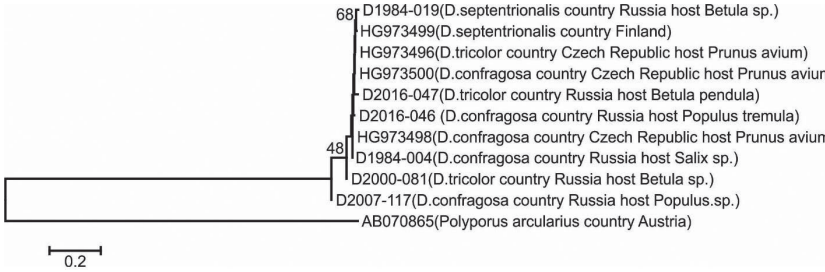


Рисунок. Филогенетическое древо образцов Daedaleopsis, построенное на основании последовательностей ITS.

показывает, во-первых, что кластеризации по видовому признаку не наблюдается. Филогенетический анализ показывает очень высокий процент гомологии нуклеотидных последовательностей изученного региона ITS, который свидетельствует о минимальной дивергенции между исследуемыми видами. Величина бутстрепа у подавляющего большинства узлов меньше 70, что говорит о высокой генетической схожести исследованных образцов и образцов из Чехии.

Таким образом, анализ ITS-последовательностей рДНК не выявляет генетического хиатуса между *D. confragosa* и *D. tricolor* и *D. septentrionalis*. Скорее всего, это либо три разновидности одного вида, различающиеся строением базидиокарпов и трофическими предпочтениями, либо ITS-анализ не может разделить данные виды, и для выяснения его систематического статуса требуются дополнительные исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бондарцев А. С. Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 1106 с.

Мухин В.А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993. 232 с.

Ямбушева В. Д., Диярова Д. К., Костицина М. В. Субстратные спектры и распространение видов рода *Daedaleopsis* Schroet // Экология и география растений и растительных сообществ: Материалы IV Международной научной конференции (Екатеринбург, 16–19 апреля 2018 г.). Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та; Гуманитарный ун-т, 2018. С. 1084–1086.

Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. // Evolution. 1985. № 39. P. 783–791.

Gardes M., Bruns T. D. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes-application to the identification of mycorrhizae and rusts // Molecular ecology. 1993. V. 2. № 2. P. 113–118.

Gilbertson R. L., Ryvarden L. North American Polypores. Vol. 1: Abortiporus-Lindtneria. Oslo: Fungiflora A/S, 1986. 433 p.

Koukol O., Kotlaba F., Pouzar Z. Taxonomic evaluation of the polypore Daedaleopsis tricolor based on morphology and molecular data // Chech Mycology. 2014. V. 66. № 2. P. 107–119.

Kumar A., Trefault N., Olaniran A.O. Microbial degradation of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid: Insight into the enzymes and catabolic genes involved, their regulation and biotechnological implications // Critical Reviews in Microbiology. 2016. V. 42. № 2. P. 194–208.

Ryvarden L., Gilbertson R. European Polypores. Part 1: Abortiporus Lindtneria. Synopsis Fungorum 6. Oslo: Fungiflora A/S, 1993. 387 p.

Saitou N., Nei M. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees // Molecular Biology and Evolution. 1987. V. 4. P. 406–425.

The Nucleotide database // National Center for Biotechnology Information. URL: https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuccore (дата обращения: 07.01.2018)

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие к изданию 3

Содержание железа в эмали зубов представителей семейства беличьи (Rodentia, Sciuridae): систематический и филогенетический аспекты

И.Ф. Арасланов 5

Зайцеобразные (Mammalia, Lagomorpha) из плиоценового местонахождения Звериноголовское (Южное Зауралье): видовой состав, особенности фауны

А. Е. Артюхова 10

Фауна жесткокрылых (Coleoptera) в позднеплейстоценовых местонахождениях Кирьяс-2 и Кирьяс-3 (Западная Сибирь, Среднее Приобье)

В.А. Ворожейкин 12

Запас и структура надземной фитомассы деградированных южных субарктических тундр на западном побережье Ямала (район нижнего течения р. Еркута)

А.М. Горбунова 16

Географическая и хронографическая изменчивость черепа обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes* L.) на Урале и сопредельных территориях

А.М. Госьков 18

Дентальный микрорельеф и трофические адаптации ранних голарктических наземных беличьих (Sciuridae: Xerinae: Marmotini)

В.В. Гусовский 23

Учет частоты эмбриональной смертности у дрозофилы (*Drosophila melanogaster* Fallén, 1823) как биоиндикационный показатель состояния среды

К.А. Дегтярёва, В.В. Клюева 25

Разнообразие урбанизированных растительных сообществ с доминированием инвазивного *Acer negundo* L.

Д.И. Дубровин 30

Отпад деревьев пихты сибирской на начальных стадиях развития очагов массового размножения уссурийского полиграфа

А.А. Ефременко, Д.А. Демидко 34

Генетическое разнообразие *Fomes fomentarius* (L.) J.J. Kickx в Азиатской части Евразии

Е.В. Жуйкова 43

Мелкие млекопитающие (Eulipotyphla, Rodentia) позднего голоцена из отложений скального навеса Смотровой (р. Серга, Средний Урал)

Е.П. Изварин, Н.О. Садыкова 47

Таксономическая диагностика костных остатков *Sus* sp. Южного Зауралья

А.В. Кисагулов 55

Краевой эффект для гамма-разнообразия травяно-кустарничкового яруса пригородных и городских лесов города Екатеринбурга

А.А. Коржиневская 60

Поиск генов и филогенетический анализ ферментов катаболизма растительных аминокислот у представителей рода *Methylobacterium*

М.А. Крохалева, Г.А. Екимова, Д.Н. Федоров 67

Охота грызунов на насекомых как эволюционно стабильная стратегия

Я.В. Левенец, С.Н. Пантелеева, Ж.И. Резникова 69

Особенности роста инвазивного *Heracleum sosnowskyi* и местного *Heracleum sibiricum* на начальных этапах онтогенеза

М.В. Малыгин 79

Проблемы сохранения редких и исчезающих растений Белгородской области в условиях «in vitro»
Е.В. Маслова, Н.И. Гуля 84

Половозрастная характеристика лысухи, зимующей в Узбекистане: анализ по сборам плечевых костей от охотников
М.Г. Митропольский 86

Сравнительный анализ природоохранной эффективности Ильменского и Южно-Уральского государственных заповедников
Д.А. Молчанова 90

Изменчивость солодки голой по морфологическим, биохимическим и ресурсным признакам в природных популяциях Волгоградской области
О.В. Недилько 95

Размерно-возрастные показатели и состояние репродуктивной системы сига-пыжьяна в озерах верхнего и нижнего течения Енисея
И.С. Некрасов 99

Индивидуальная изменчивость факультативного охотничьего поведения у общественных видов грызунов
А.А. Новиковская, С.Н. Пантелеева, Ж.И. Резникова 108

Фауна и ареалогический состав клопов-слепняков (Heteroptera, Miridae) Южного Зауралья
Н.А. Обанина, В.А. Балахонова 117

Фитопатогенность компонентов микобиоты уссурийского полиграфа во вторичном ареале
А.А. Перцовая, Н.В. Пашенова 120

Plant-soil feedbacky инвазивного борщевика *Heracleum sosnowskyi*
О.С. Рафикова, Е.Д. Екшибаров 124

Индукция микроядер у амфибий урбанизированных и антропогенно-нарушенных территорий

Е.Б. Романова, Е.С. Рябинина 129

История формирования генофонда популяций *Pinus sylvestris* L. в Причерноморье по данным изменчивости митохондриальной и хлоропластной ДНК

Н. В. Семериков 133

Метод агаровых пластин для изучения роста корней растений-петрофитов

А.О. Сергиенко 137

Структура горно-тундровых растительных сообществ с разной долей участия можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burgsd.) на горе Поперечная (хребет Зигальга, Южный Урал)

С.Ю. Соковнина, О.В. Ерохина 139

Особенности проявления нарушений жилкования крыльев боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) при развитии преимагинальных стадий в разных погодных условиях

И.А. Солонкин 144

Морфологические особенности уральской интродуцированной популяции енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides*)

Е.С. Терехова, М.Н. Ранюк 149

Особенности морфологии щёчных зубов сусликов рода *Spermophilus* из местонахождений Сыртинская и Смеловская-II (Южный Урал, поздний плейстоцен)

Д.Д. Чемагина, Д.А. Гудова, Е.А. Кузьмина 156

Изучение изменчивости размеров и формы чешуек самцов лимонницы *Gonepteryx rhamni* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Pieridae) с учетом скрытого крылового рисунка

Ю.М. Чибиряк, Е.Ю. Захарова 161

Изменчивость микросателлитных локусов у подорожника большого из зон радиоактивного и химического загрязнения

Н.С. Шималина 164

Воздействие эндогенных и экзогенных факторов на благополучие зимовки прудовой ночницы *Myotis dasycneme* (Boie, 1825) в Староладожской пещере

Е.А. Щеховский 171

Род Daedaleopsis: распространение, экология, генетика

В. Д. Ямбушева, Е. В. Жуйкова 175

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

ЭКОЛОГИЯ: ФАКТЫ, ГИПОТЕЗЫ, МОДЕЛИ

Материалы конференции молодых ученых

Редакторы:
С.Ю. Соковнина
И.А. Сморкалов
Н.О. Садыкова
В.В. Кукарских
Д.О. Гимранов

Оформление обложки
М.О. Садыкова

Вёрстка
С.С. Трофимовой

Подписано в печать 10.12.2018 г.
Формат 60 × 90; 1/16
Гарнитура PeterburgC
Печать офсетная
Печатных листов 11,5

Тираж 200 экз.
Заказ №

Отпечатано в ООО «Реэкшен»
г. Екатеринбург, ул. Первомайская, 77 литер Х, офис 402.