

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РФ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ УРАЛЬСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК



ЭКОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ: НОВЫЕ ГОРИЗОНТЫ

**МАТЕРИАЛЫ МЕЖДУНАРОДНОГО СИМПОЗИУМА,
ПОСВЯЩЕННОГО 100-ЛЕТИЮ АКАДЕМИКА С. С. ШВАРЦА
ЕКАТЕРИНБУРГ, 1–5 АПРЕЛЯ 2019 г.**

Екатеринбург
2019

УДК 591.5 : 575.8
ББК 20.1+28.0+28.02

Э 40

*Рекомендовано к изданию Ученым советом
ФГБУН ИЭРиЖ УрО РАН*

*Ответственные редакторы:
доктор биологических наук, проф. РАН Д. В. Веселкин
доктор биологических наук, проф. А. Г. Васильев*

Редакционная коллегия

*д.б.н., проф. А. В. Бородин, д.б.н. И. А. Васильева, к.б.н. О. А. Госькова,
к.б.н. Е. Б. Григоркина, к.б.н. Ю. А. Давыдова, к.б.н. Е. Ю. Захарова, д.б.н. Н. С. Корытин,
д.б.н. Л. Е. Лукьянова, к.б.н. Н. И. Марков, д.б.н. В. Г. Монахов, д.б.н. Г. В. Оленев,
д.б.н. В. Н. Рыжановский, д.б.н. В. Л. Семериков, к.б.н. В. А. Соколов, к.б.н. Т. В. Струкова,
к.б.н. М. В. Чибиряк*

Экология и эволюция: новые горизонты: материалы Международного симпозиума, посвященного 100-летию академика С. С. Шварца (1–5 апреля, 2019, г. Екатеринбург). — Екатеринбург: Гуманитарный университет, 2019. — 698 с.

ISBN 978-5-7741-0358-4

Обсуждаются актуальные проблемы фундаментальной экологии в связи с быстрыми антропогенными и климатическими изменениями биоты, происходящими в мире. Рассмотрены современное состояние и перспективы решения проблем теоретической экологии, популяционной и эволюционной экологии, экологической морфологии и экофизиологии, экологической генетики и филогеографии, исторической экологии и палеоэкологии, радиационной экологии и экотоксикологии, а также экологии сообществ и филогенетики. Предложены новые теоретические представления в области эволюционной и популяционной синэкологии; обсуждаются новые подходы на стыке молекулярной генетики, филогенетики и экологии. Особое внимание уделено современным представлениям об эволюции: изучению биологического разнообразия на разных уровнях организации; методам экологического прогнозирования, моделирования и технологиям рационального природопользования.

В сборнике представлены материалы докладов участников из России, Азербайджана, Армении, Белоруссии, Германии, Израиля, Казахстана, Монголии, Нидерландов, Норвегии, Польши, Словении, Узбекистана, Украины, Финляндии, Чехии, и других стран.

ISBN 978-5-7741-0358-4

© Институт экологии растений и животных УрО РАН, 2019
© Оформление, Гуманитарный университет, 2019

ECOLOGY AND EVOLUTION: NEW CHALLENGES

**PROCEEDINGS OF THE INTERNATIONAL SYMPOSIUM
DEDICATED TO THE 100TH ANNIVERSARY OF THE RUSSIAN
ACADEMICIAN S. S. SHWARTZ
RUSSIA, EKATERINBURG, APRIL 1–5, 2019**

Ekaterinburg
2019

Ecology and Evolution: New Challenges: Proceedings of the International Symposium dedicated to the celebration of 100th anniversary of RAS Academician S. S. Shwartz (**April 1–5, 2019**, Ekaterinburg, Russia). — Ekaterinburg: Liberal Arts University — University for Humanities, 2019. — 698 p.

The International Symposium '*Ecology and evolution: New challenges*' was dedicated to the celebration of S. S. Shwartz' 100th anniversary. RAS Academician S. S. Shwartz (1919–1976) was a prominent Russian ecologist whose contribution to the field of population and evolution ecology is hard to overestimate. He is deservedly regarded as the father of the Ural ecological scientific school. He was also the founder and editor-in-chief of the Russian Journal of Ecology. S. S. Shwartz was awarded a number of state civilian decorations and awards, including A. N. Severtsov' Award.

The Symposium was aimed at facilitating discussions among its participants around pressing issues of fundamental ecology associated with global anthropogenic and climatic changes in biota. The discussions focused on the current state and prospects of solving urgent ecological problems arising in the fields of theoretical ecology, population and evolutionary ecology, ecological morphology, ecophysiology, ecological genetics, phylogeography, historical ecology, paleoecology, radiation ecology, ecotoxicology as well as the ecology of communities and phylocoenogenetics. New theoretical concepts in the fields of evolutionary and population synecology were presented, along with most recent advancements at the interface between molecular genetics, phylogenetics and ecology. The historical aspects of the development of modern ecology were discussed. A particular attention was paid to contemporary views on evolution, novel approaches to investigating the biological diversity of various groups of organisms, the methods of ecological forecasting and modelling, as well as to the technologies of rational environmental management, facilitating the application of scientific achievements in practice.

This book of Proceedings presents Symposium papers delivered by participants from Russia, Azerbaijan, Armenia, Belarus, Germany, Israel, Kazakhstan, Mongolia, the Netherlands, Norway, Poland, Slovenia, Uzbekistan, Ukraine, Finland, Czech Republic, and others.

Acknowledgments

We express our appreciation to the Department of Foreign Languages,
Institute of Philosophy and Law UB RAS,
for language assistance in organizing the Symposium.

ISBN 978-5-7741-0358-4

© Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, 2019
© Liberal Arts University — University for Humanities, 2019

Снижение фенотипического разнообразия при расселении из центра происхождения наблюдается не только у благородных лососей, но и у других групп организмов. Видимо, это объясняет отмеченную Н. И. Вавиловым (1926) закономерность — высокое фенотипическое разнообразие в центре происхождения группы и, в частности, хорошую выраженность гомологических рядов в этой области.

Работа выполнена при поддержке программы Президиума РАН № 41 «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России» и программы фундаментальных исследований президиума РАН «Арктика — научные основы новых технологий освоения, сохранения и развития» (проект И. Н. Болотова).

EVOLUTIONARY PLASTICITY: THE MECHANISMS, THE RELATION TO THE ENVIRONMENT AND THE CHANGE DURING PHYLOGENY

Makhrov A. A.

Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, Russia

e-mail: *makhrov12@mail.ru*

The low genetic diversity of a number of Arctic Char populations was recorded which is explained by the ability to adapt to the environment by changing the expression of available gene variants forming ecological forms and morph types. The genus *Salmo* demonstrates decreasing phenotypic diversity in the distribution from the center of origin which is typical for other groups of organisms. It is assumed that phenotypic plasticity is replaced by adaptation due to genetic diversity as a result of selection in favor of alleles of genes with a narrower reaction rate.

Key words: phylogeny, evolutionary plasticity, phenotypic and genetic diversity, Salmonoids.

ГЛУХАЯ КУКУШКА (*CUCULUS OPTATUS*) — МОДЕЛЬНЫЙ ВИД ДЛЯ ТЕСТИРОВАНИЯ НОВЫХ ИССЛЕДОВАТЕЛЬКИХ ВОПРОСОВ В ОБЛАСТИ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ ГНЕЗДОВЫХ ПАРАЗИТОВ

Мещерягина С. Г.¹, Головатин М. Г.¹, Бачурин Г. Н.², Бурский О. В.³

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

² *Научно-практический центр биоразнообразия, г. Ирбит, Россия*

³ *Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия*

e-mail: *meshcheryagina_sg@ipae.uran.ru*

Взаимоотношения гнездового паразита и хозяина — классическая модельная система для изучения коэволюции (Davies, de Brooke, 1988,

1989; Rothstein, 1990). Хозяева сформировали средства защиты в ответ на паразитизм (агрессия против паразита, отвержение яйца или птенца), тогда как паразиты в свою очередь развили препятствующие им адаптации (скрытное откладывание яйца, мимикрия яйца или птенца). Среди вопросов, изученных за предшествующий 30-летний период (Soler, 2017) на видах семейства Cuculidae, наиболее проработаны следующие: 1) мимикрия окраски яиц у обыкновенной кукушки *Cuculus canorus* – самого распространенного гнездового паразита, выбрасывающего потомство хозяев; 2) адаптации хохлатых кукушек *Clamator*, воспитывающихся вместе с птенцами хозяина, и 3) мимикрия внешнего вида птенцов и криков выпрашивания корма у бронзовых кукушек *Chrysococcyx*. Вопросу эволюции размера яйца у паразитических кукушек уделяли меньше внимания. Krüger и Davies (2002, 2004) показали, что эволюция паразитизма действительно сопровождается уменьшением размера яйца, определенного размером хозяина. Однако немногочисленные эксперименты с подкладыванием яиц различного размера дают противоречивые представления об ответном поведении хозяев (Honza, Cherry, 2017). Вследствие этого отсутствуют явные доказательства того, что дискриминация по размеру яиц – механизм, способствующий развитию ооморфометрических адаптаций у кукушек. Причиной этого можно считать проведение части экспериментов на видах, не относящихся к хозяевам гнездовых паразитов; использование искусственных моделей яиц, искажающих результаты и интерпретацию экспериментов (Martín, Vivaldi et al., 2002; Antonov et al., 2009; Roncalli et al., 2016); ошибочное установление вида-паразита, специализирующегося на исследуемом хозяине, и отсутствие расчета размерных соотношений яиц кукушки и расообразующего хозяина.

Глухая кукушка *Cuculus optatus* – идеальный модельный вид, превосходящий хозяина по массе тела больше, чем другие гнездовые паразиты (в 11-19 раз). Яйца этой кукушки, с одной стороны, самые мелкие по отношению к массе тела самки, а с другой стороны, самые крупные по отношению к массе яйца хозяина. Широкое распространение вида раскрывает потенциал для изучения пространственной и временной экологии взаимодействий паразита и хозяина.

В результате проведенных нами исследований впервые установлена адаптация размеров яиц различных рас глухой кукушки к яйцам основных хозяев в России: пеночки-таловки *Phylloscopus borealis*, сибирской теньковки *P. collybita tristis*, пеночки-зарнички *P. inornatus* и корольковой пеночки *P. proregulus*. При этом диаметр яйца паразита зависит от диаметра яйца хозяина (наибольший – у расы *borealis*, наименьший – у *inornatus*), в то время как длина яйца более тесно связана с участием родителей-хозяев в кормлении птенцов. Учитывая способность самки тактильно идентифицировать подложенные крупные яйца и, соответственно дискриминировать их диаметр яиц оказывается ключевым признаком, к которому гнездовой паразит вынужден приспосабливаться. Это ограничивает кукушек в поддержании крупных объемов яйца (т. е. массы вылупившегося птенца), что

необходимо для манипуляции выбрасывания потомства хозяина. Увеличенная длина яйца позволяет сохранять его объем при малом диаметре. Наибольшей длиной отличаются яйца расы, паразитирующей на самом маленьком хозяине — корольковой пеночке, где птенцов кормит только одна самка. Это явный пример коэволюционной «гонки вооружений», в которой глухая кукушка должна строго имитировать окраску, рисунок и диаметр яиц вида-хозяина, но эксплуатирует неспособность хозяина обнаружить существенное отличие подложенного яйца по длине.

Экспериментальные исследования дискриминационного поведения зарнички — хозяина с самыми мелкими яйцами — в трех географических популяциях с различным уровнем гнездового паразитизма глухой кукушки показали, что принятие или отвержение инородного яйца определяется соотношением диаметров яйца паразита и хозяина, причем средний размер яиц в индивидуальной кладке хозяина также важен. Отсутствие пятнистого рисунка на скорлупе инородных яиц для зарнички не является стимулом к распознаванию. Это дает основание полагать, что распознавание яйца паразита происходит при тактильном контакте самки с неровной поверхностью кладки. Средний диаметр яиц глухих кукушек, использующих гнезда зарничек, существенно меньше величины, при которой вероятность отвержения яйца равна вероятности принятия. Он также меньше, чем у других рас, что свидетельствует об адаптации гнездового паразита к хозяину.

Сравнительный анализ внешней морфологии яиц паразита с территории России показал, что расы глухой кукушки имеют различные репродуктивные ареалы, перекрывающиеся лишь частично. Области распространения рас приурочены к районам повышенной плотности населения соответствующего расообразующего вида-хозяина. Вместе с тем локальное распределение кукушек по местообитаниям зависело как от плотности популяции расообразующего вида, так и от обилия дополнительных хозяев — пеночек с чисто-белыми яйцами.

Особенности рисунка скорлупы, форма и размеры яиц позволяют достоверно идентифицировать расу глухой кукушки. Полученные результаты создают основу для изучения новых вопросов экологии и эволюции гнездовых паразитов: филогения и возможные пути распространения рас; прогнозирование и мониторинг современного расширения ареала рас; особенности миграционных путей и мест зимовок отдельных рас; генетическая обособленность и дрейф генов при симпатрическом обитании рас в пограничных зонах; молекулярные основы наследования особенностей рисунка на скорлупе; морфологические и поведенческие адаптации взрослых кукушек и птенцов различных рас.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, поддержана Комплексной программой УрО РАН (проект № 18-9-4-22) и РФФИ (проект №18-04-00269).

ORIENTAL CUCKOO *CUCULUS OPTATUS* AS A MODEL SPECIES FOR THE TESTING OF NEW RESEARCH QUESTIONS IN NEST PARASITE ECOLOGY AND EVOLUTION

Meshcheryagina S. G.¹, Golovatin M. G.¹, Bachurin G. N.², Bourski O. V.³

¹ Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia

² Scientific and Practical Center of Biodiversity, Irbit, Russia

³ Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, Russia

e-mail: meshcheryagina_sg@ipae.uran.ru

For the first time, we identified the adaptation of the egg sizes in different Oriental Cuckoo races to the eggs of the primary host species in Russia: *Phylloscopus borealis*, *Ph. collybita tristis*, *Ph. inornatus*, and *Ph. proregulus*.

Key words: Oriental Cuckoo, nest parasite, host, egg size.

ТЕОРИЯ АККЛИМАТИЗАЦИИ ПОЗВОНОЧНЫХ В РАБОТАХ С. С. ШВАРЦА И ЕГО ШКОЛЫ

Монахов В. Г.

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: mon@ipae.uran.ru

Академик С. С. Шварц работал в институте экологии растений и животных УрО РАН три десятка лет. Круг его научных интересов был обширен – это функционирование биоценозов, экология человека, изотопы и их применение в биологии, пути приспособления к условиям Субарктики, вид и видообразование, популяционная демография, экологические основы эволюционного процесса и мн. др. Одними из важнейших направлений исследовательской работы были экология охотничье-промысловых животных и их акклиматизация.

Будучи директором института, он сформировал в нем коллектив ученых-единишленников, которые выступали как соавторы, а позднее, как руководители научных направлений и лабораторий института. Нельзя в этой связи не назвать Владимира Николаевича Большакова, Льва Николаевича Добринского, Владимира Степановича Смирнова, Владимира Николаевича Павлинина и мн. др.

Основными трудами С. С. Шварца и его соратников, посвященными теории акклиматизации, были:

- Сборник статей «Вопросы акклиматизации млекопитающих на Урале» (Труды института за 1959 г., вып. 18) с заглавной статьей Станислава Семёно-

Научное издание

**ЭКОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ: НОВЫЕ ГОРИЗОНТЫ.
МАТЕРИАЛЫ МЕЖДУНАРОДНОГО СИМПОЗИУМА,**
посвященного 100-летию академика С. С. Шварца
(1–5 апреля, 2019, г. Екатеринбург).

Сборник материалов международного симпозиума.

Ответственные редакторы
Д. В. Веселкин, А. Г. Васильев,
Редактор К. И. Ушакова

Корректоры Е. Ю. Захарова, А. О. Шкурихин, Ю. В. Городилова, Д. К. Диярова
Перевод В. В. Тарасов, Н. И. Тарасова, Е. Б. Григоркина, Е. А. Кузьмина,
К. В. Маклаков, Н. И. Марков, Н. Г. Попова
Компьютерная верстка И. Б. Головачёв

Подписано к публикации 25.03.2019
Формат 170×240/16. Уч. изд. л. 43,63
Гуманитарный университет
620041, г. Екатеринбург,
ул. Железнодорожников, 3.
Лицензия № 2114 от 26.04.2016