РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

ЭКОЛОГИЯ: популяция, вид, среда

МАТЕРИАЛЫ ВСЕРОССИЙСКОЙ КОНФЕРЕНЦИИ МОЛОДЫХ УЧЕНЫХ

14 – 18 апреля 2014 г.
ЕКАТЕРИНБУРГ

ГОЩИЦКИЙ

УДК 574 (061.3)
Э 40

Материалы конференции изданы при финансовой поддержке Президиума Уральского отделения РАН (проект № 14-4-МШ-32) и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 14-04-06811).

Экология: популяция, вид, среда. Материалы конф. молодых ученых, 14 – 18 апреля 2014 г. / ИЭРиЖ УрО РАН — Екатеринбург: Гощицкий, 2014. — 176 с.

В сборнике опубликованы материалы Всероссийской конференции молодых ученых «Экология: популяция, вид, среда». Мероприятие проходило в Институте экологии растений и животных УрО РАН с 14 по 18 апреля 2014 г. Работы посвящены проблемам изучения биологического разнообразия на популяционном, видовом и экосистемном уровнях, анализу экологических закономерностей эволюции, поиску механизмов адаптации биологических систем к экстремальным условиям, а также популяционным аспектам экотоксикологии, радиобиологии и радиоэкологии.

ISBN 978-5-98829-047-6

© Авторы, 2014
© ИЭРиЖ УрО РАН, 2014
© Оформление. Издательство «Гощицкий», 2014

ЭКОЛОГИЯ
ПОПУЛЯЦИЯ, ВИД, СРЕДА

ПРЕДИСЛОВИЕ

14 – 18 апреля 2014 г. на базе Института экологии растений и животных УрО РАН состоялась Всероссийская конференция молодых ученых, студентов и аспирантов «Экология: популяция, вид, среда». В этом году конференция была приурочена к 70-летию Института экологии растении и животных УрО РАН.

В работе конференции приняли участие молодые ученые и приглашенные докладчики. Молодые участники представляли 22 организаций, из которых: 10 – научно-исследовательских, входящих в структуру РАН и других ведомств РФ, 12 ВУЗов России. Профессиональный состав участников конференции: студенты и магистранты ВУЗов (29 человека); аспиранты и соискатели (20); инженеры и лаборанты (9); научные сотрудники (12); преподаватели ВУЗов (4).

Участники представляли 14 регионов Российской Федерации (Алтайский край, Архангельская область, Курганская область, Ленинградская область, Москва, Новосибирская область, Омская область, Пермский край, Республика Башкортостан, Республика Коми, Республика Татарстан, Ростовская область, Свердловская область, Тюменская область, Удмуртская республика, Челябинская область, Ярославская область).

Утренние сессии открывали пленарные лекции ведущих специалистов в области биологии и экологии. С докладом «Пространственная структура растительного покрова тундры как отражение процессов накопления углерода в экосистемах» выступил д.б.н. Николай Николаевич Лащинский (ЦСБС СО РАН, Новосибирск); «Современные представления о биологических инвазиях в пресноводных бассейнах» – д.б.н. Валерий Анатольевич Яковлев (Казанский ФУ, Казань); «Афротерии» – миф или реальность?» – д.б.н. Александр Олегович Аверьянов (ЗИН РАН, Санкт-Петербург); «Современная система ООПТ России: уникальность, проблемы, перспективы, научный потенциал» – к.б.н. Анастасия Алексеевна Кнорре (ГПЗ «Столбы», Красноярск).

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. Ключевая роль отводится вопросам биометрии и анализу данных.

В рамках конференции Михаилом Олеговичем Садыковым был представлен доклад о распространенных ошибках при подготовке устных докладов – «Презентация научного доклада: правила и приемы оформления слайд-шоу».

Электронные версии материалов молодежных конференций 1996-2013 гг. размещены на сайте http://lib.ipae.uran.ru/documents/index.php?action=view&id=1.

Конференция проводилась при поддержке Президиума Уральского отделения РАН (№ 14-4-МШ-32) и Российского фонда фундаментальных исследований (№ 14-04-06811).

С наилучшими пожеланиями,
редколлегия

ДИНАМИКА ПРИРОСТА И ПРОДУКТИВНОСТИ КУСТИСТЫХ ЛИШАЙНИКОВ В ХОДЕ ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫХ СУКЦЕССИЙ

С.Ю. Абдульманова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Ключевые слова: кустисторазветвленные лишайники, относительный прирост, первичная продукция, пожары, выпас.

Изучение скорости роста кустистых лишайников необходимо для понимания особенностей существования, функционирования и развития сообществ с доминированием лишайников. Данные о динамике прироста и продуктивности лишайников в ходе различных сукцессий позволяют оценить перспективы развития лишайниковых сообществ на территориях с разной степенью нарушения, определить сроки восстановления продукционного потенциала ценных кормовых видов лишайников, так как первичная продукция напрямую зависит от особенностей ростовых процессов и покрытия ценных кормовых видов (Салазкин, 1937; Thomas, 1996).

Территория Западной Сибири удобна для изучения сукцессий в лишайниковых сообществах, так как огромные площади тундровых и таежных сообществ этой территории подвержены мощным пирогенным и механическим (выпас и рекреация) нарушениям. Это создает основу для оценки влияния различных типов воздействий на скорость роста лишайников, а также определить изменчивость относительного прироста в ходе последующего восстановления. Таким образом, цель данной работы — оценка динамики скорости роста и первичной продукций кустисторазветвленных лишайников в ходе восстановительных пирогенных и пастбищных сукцессий. Для достижения этой цели решались следующие задачи: 1) определить относительный прирост лишайников разновозрастных пирогенных сообществ; 2) рассчитать скорость роста модельных видов лишайников на пастбищных участках и площадках, изъятых из-под интенсивного выпаса; 3) оценить изменение структуры напочвенного и лишайникового покрова в ходе сукцессий; 4) рассчитать продуктивность кустисторазветвленных лишайников на разных этапах восстановления; 5) определить сроки восстановления продукционного потенциала основных кормовых видов лишайников.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В анализ включены данные, полученные при изучении пирогенных сообществ среднетаежных сосновых (*Pinus sylvestris* L.) лишайниковых лесов, произрастающих на песчаных субстратах природного парка «Сибирские Увалы» (Нижневартовский район, Ханты-Мансийский автономный округ). Анализируемый 100-летний возрастной ряд гарей представлен серийными сообществами, характеризующимися различной сомкнутостью, мощностью и массой лишайникового покрова. Для оценки изменения скорости роста лишайников в ходе восстановительных сукцессий на пастбищах проанализированы данные по мониторинговым площадям в пределах северных субарктических травяно-кустарничково-лишайниково-моховых тундр полуострова Ямал, изъятые из-под выпаса в 1993–1995 гг., и их аналоги, произрастающие под воздействием интенсивных пастбищных нагрузок (Магомедова, Морозова, 1997). Повторные описания были сделаны в 2006 и 2013 гг., в 2013 г. также отбирали образцы лишайников для промеров.

Всего выполнено около 70 общих геоботанических описаний, около 270 описаний лихеносинузий (0.0625 м^2) и промерено более 1000 подециев лишайников модельных видов (*Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot, *Cladonia rangiferina* (L.) F. H. Wigg, *Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar & Vězda, *Cladonia stygia* (Fr.) Ruoss.).

Измерение длины подециев лишайников, определение размера живой части, возраста и ежегодного прироста кустистых лишайников рода *Cladonia* проводили по методике, предложенной В.Н. Андреевым (1954). Методика расчета первичной продукции кустисторазветвленных видов лишайников подробно описана в работе С.Ю. Абдульмановой и С.Н. Эктовой (2013).

Для оценки значимости факторов, выраженных в номинальной шкале, а также различия скорости роста лишайников отдельных видов и на разных уровнях пространственной приуроченности и этапах восстановления использовали методы дисперсионного (с использованием критерия Фишера) анализа. Вклад параметров среды, измеренных в непрерывной количественной шкале, оценивали построением регрессионных моделей. Взаимосвязь параметров, характеризующих структуру лишайникового покрова и ростовые процессы лишайниковых слоевищ, с давностью нарушения проверяли методом ранговой корреляции Спирмена (Вуколов, 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе восстановительной пирогенной сукцессии в сообществах сосновых лишайниковых лесов подзоны средней тайги значительно меняется структура напочвенного покрова (Абдульманова, 2010). С увеличением возраста гари значимо возрастают покрытие и мощность лишайникового яруса (r_s>0.78; p <<0.01), а также покрытие основных модельных видов лишайников, длина их живой части, относительный прирост и продуктивность (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1. Изменение высотно-возрастных параметров кустисторазветвленных видов лишайников в ходе пирогенной сукцессии

Возраст гарей, лет	Вид					
	C. arbuscula		*C. rangiferina*		*C. stellaris*	
	Xср±SD	min–max	Xср±SD	min–max	Xср±SD	min–max
Относительный прирост, мм/год						
10–20	2.2±0.2	2.0–2.5	2.1±0.4	1.8–2.5	н/д	н/д
25–35	3.5±0.5	2.8–3.9	3.8±1.7	2.9–6.3	4.5±2.7	2.6–6.4
40–60	5.0±0.6	4.1–6.0	5.9±1.5	3.3–8.1	7.2±1.5	5.7–9.3
>70	4.7±0.8	3.7–5.2	6.6±0.6	0.5–0.9	8.0±0.6	0.7–1.0
Высота живой части, мм						
10–20	9.8±1.2	8.6–11.0	8.1±2.5	5.9–10.9	н/д	н/д
25–35	15.7±8.8	5.1–24.9	13.8±5.3	9.4–20.5	22.7±12.8	13.7–31.8
40–60	33.1±4.3	26.7–38.5	37.6±5.4	30.5–44.5	53.0±10.7	43.9–70.4
>70	45.1±3.8	26.0–54.0	41.4±3.3	23.0–75.0	54.1±1.7	35.0–67.0
Процент линейного прироста						
10–20	23	14–61	28	16–58	н/д	н/д
25–35	36	9–156	38	13–143	20	14–24
40–60	21	9–110	20	9–81	15	10–31
>70	11	9–17	18	8–31	15	10–21

Наибольшее изменение значений относительного прироста в ходе пирогенной сукцессии в сообществах средней тайги происходит на гарях до 35 лет, когда скорость роста кустисторазветвленных лишайников возрастает примерно в 1.5–2 раза. На более поздних этапах восстановления (гари 40–100 лет) темпы прироста меняются не столь существенно, а лишайники достигают периода максимального прироста (Андреев, 1954). В то же время ежегодный прирост живой

части подеция постепенно снижается с возрастом лишайникового слоевища, что соответствует данным о динамике скорости роста лишайников в разные периоды жизни (Андреев, 1954; Armstrong, 1974). Так, молодые лишайники растут быстрее, но абсолютные значения прироста невелики, а при достижении наибольших значений скорости роста ежегодная доля прироста снижается.

Продуктивность лишайниковых синузий на гарях моложе 35 лет меняется незначительно из-за низкого покрытия кустисторазветвленных лишайников в структуре напочвенного покрова, тогда как на гарях 40–60 лет она возрастает примерно в 10 раз, что объясняется большой долей высокопродуктивных видов в лихеносинузиях (табл. 2) и их наибольшим приростом.

ТАБЛИЦА 2. Динамика покрытия и продуктивности кормовых лишайников в ходе пирогенной сукцессии

Возраст гарей, лет	Вид					
	C. arbuscula		*C. rangiferina*		*C. stellaris*	
	Xcp±SD	min–max	Xcp±SD	min–max	Xcp±SD	min–max
Покрытие, %						
10–20	8.7±8.2	1.0–32.0	0.1±0.01	0.1–1	н/д	н/д
25–35	8.3±6.6	0.7–20.8	0.8±0.9	0.1–3.1	1.7±4.5	0.1–16.0
40–60	32.2±17.3	4.0–82.1	7.5±8.3	0.1–29.9	16.2±13.5	0.1–55.9
>70	0.7±0.9	0.1–3	2.3±4.1	1.0–9.5	96.1±6.0	85.5–100.0
Продуктивность, г/м^2×год						
10–20	0.25±0.23	0.03–0.91	0.05±0.02	0.01–0.09	н/д	н/д
25–35	0.66±0.61	0.03–2.19	0.12±0.17	0.01–0.59	0.30±0.09	0.24–0.37
40–60	4.63±2.71	0.56–13.43	2.53±2.89	0.02–10.17	2.20±1.80	0.37–7.61
>70	0.09±0.11	0.01–0.43	0.74±1.34	0.33–3.13	12.62±0.79	11.23–13.13

На более поздних этапах пирогенной сукцессии первичная продукция кустисторазветвленных лишайников возрастает еще в три раза, что обусловлено не столько изменением структуры лишайникового покрова, сколько сменой доминирующих видов, когда высокопродуктивные *C. arbuscula* и *C. rangiferina*, преобладающие на гарях 40–60 лет, сменяются видом с наибольшей продукцией *C. stellaris*.

К основным факторам, обусловливающим изменение значений относительного прироста вдоль рассматриваемого временного ряда,

относятся давность пожара — 25% изменчивости (β=0.50; R^2_{adj}=0.28; p<0.01); мощность лишайниковой дернины — 31% (β=0.44; R^2_{adj}=0.31; p<0.01); покрытие лишайников — 14% (β=0.38; R^2_{adj}=0.14; p<0.01). Они также существенно влияют и на изменение продуктивности модельных видов.

Изучаемые сообщества северных субарктических тундр в настоящее время подвержены интенсивному пастбищному использованию, а на изъятых из-под выпаса мониторинговых площадях уже 20 лет идет восстановление напочвенного покрова, хотя его темпы крайне низкие. Еще в 30–50 годах XX в. указывалось (Игошина, 1937; Андреев, 1954), что для восстановления пастбищных сообществ до уровня, достаточного для оптимального выпаса северных оленей, необходимо 15–20 лет. Однако результаты мониторинга восстановления лишайников на сильно выбитых тундровых пастбищах показывают, что на современном этапе деградации тундровых сообществ этого времени недостаточно, так как покрытие и продуктивность ценных кормовых видов лишайников крайне низкие (табл. 3) даже через 20 лет восстановления (Morozova, Ektova, 2012). При этом необходимо отметить, что значения относительного прироста за 20 лет, как и на гарях за сходный период, возросли в 1.5–2 раза (табл. 4).

ТАБЛИЦА 3. Изменение покрытия и продуктивности кормовых видов лишайников через 20 лет после изъятия из-под выпаса

Площадки	Вид			
	C. arbuscula		*C. rangiferina / C. stygia*	
	Xcp±SD	min–max	Xcp±SD	min–max
Покрытие, %				
Вне загородки	1.2±1.1	0–5	0.8±1.1	0–5
В загородке	3.1±3.4	0–20	2.7±3.2	0–15
Продуктивность, г/м^2×год				
Вне загородки	0.25±0.22	0–1.03	0.26±0.35	0–1.56
В загородке	0.94±1.04	0–5.91	1.03±1.15	0–5.44

На фоне высокой мозаичности структуры напочвенного покрова и незначительного покрытия основных кормовых видов лишайников значимых различий продуктивности лихеносинузий между огороженными и неогороженными площадками не выявлено. В то же время первичная продукция отдельных участков на восстанавливающихся площадях может возрастать в 5–6 раз.

ТАБЛИЦА 4. Изменение высотно-возрастных параметров кустисторазветвленных видов лишайников в ходе пастбищной сукцессии за 20 лет

Площадки	Вид			
	C. arbuscula		*C. rangiferina / C. stygia*	
	Xср±SD	min–max	Xср±SD	min–max
Относительный прирост, мм/год				
Вне загородки	1.6±0.3	1.2–2.3	1.8±0.3	1.2–2.1
В загородке	2.1±0.5	0.9–3.7	2.5±0.7	1.3–3.9
Высота живой части, мм				
Вне загородки	13.4±3.4	8.1–21.8	15.4±4.7	8.2–22.3
В загородке	20.5±8.9	6.2–55.2	22.9±7.2	7.8–37.2
Процент линейного прироста				
Вне загородки	13	10–17	12	8–17
В загородке	11	6–17	11	8–17

Таким образом, в ходе восстановительных сукцессий скорость роста лишайников значительно возрастает уже на начальных этапах (20–35 лет), независимо от фактора нарушения. Однако продуктивность лишайниковых сообществ на этом этапе еще крайне низкая, так как доля ценных кормовых видов в структуре напочвенного покрова невелика. Значительное повышение первичной продукции изучаемых фитоценозов отмечается на участках старше 40–60 лет, когда кустисторазветвленные виды формируют сомкнутый покров.

Выражаю признательность коллегам С.Н. Эктовой и Л.М. Морозовой за предоставленные геоботанические описания и образцы лишайников. Работа выполнена в рамках программы фундаментальных исследований Президиума УрО РАН № 30 «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (проект № 12-П-4-1043).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абдульманова С.Ю. Особенности восстановления напочвенного покрова в ходе пирогенной сукцесии на песчаных субстратах в лесах Западной Сибири // Мат-лы молод. науч. семинара «Биоразнообразие растительного мира». Екатеринбург, 2010. С. 86–89.

Абдульманова С.Ю., Эктова С.Н. Соотношение прироста по высоте и по биомассе у кустистых лишайников // Изв. Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15. № 3(2). С. 688–691.

Андреев В. Н. Прирост кормовых лишайников и приемы его регулирования // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1954. Вып. 9. С. 11–74.

Вуколов Э.А. Основы статистического анализа. М.: Форум, 2004. 464 с.
Салазкин А.С. Быстрота роста кормовых лишайников // Советское оленеводство. 1937. Вып. 11. С. 43–53.
Игошина К.Н. Рост кормовых лишайников на Приуральском Севере // Тр. НИИ поляр. землед., животновод. и промысл. хозяйства. Сер. «Оленеводство». 1939. Вып. 4. С. 7–28.
Магомедова М.А., Морозова Л.М. Растительный покров // Мониторинг биоты полуострова Ямал в связи с развитием объектов добычи и транспортировки газа. Екатеринбург, 1997. С. 11–99.
Armstrong R.A. Growth phases in the life of a lichen thallus // New Phytologist. 1974. V. 73. P. 913–918.
Morozova L.M., Ektova S.N. Recovery of lichen tundra vegetation after overgrazing in the north of Western Siberia // Polar ecology conference 2012: Abstract & Contact list, 30 September — 4 October 2012, Ceske Budejovice, Czech Republic. P. 90–91.
Thomas D.C., Barry S.J., Alaie G. Fire — caribou — winter range relationships in northern Canada // Rangifer. 1996. V. 2. № 16. P. 57–67.

ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ПИТАНИЯ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ

О.Р. Гизуллина*, Е.М. Первушина**

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

**Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Ключевые слова: летучие мыши, питание, Среднее Зауралье.

Летучие мыши потребляют в массе сумеречных и ночных насекомых, в том числе вредителей лесного и сельского хозяйства, а также переносчиков опасных инфекционных заболеваний. Существует мнение (Курсков, 1981), что эти рукокрылые во время охоты ловят всех насекомых в пределах своего охотничьего участка. Нас интересовало, выбирают ли они отдельные группы насекомых из массы активных ночью членистоногих или же преимущественно поедают многочисленные и доступные корма. Цель исследований — изучить пищевые предпочтения двухцветного кожана (*Vespertilio murinus* L.) в Среднем Зауралье, учитывая сведения о разнообразии ночных насекомых в этом районе. Основные задачи: 1) с помощью анализа экскрементов изучить структуру рациона вида; 2) сравнить полученные результаты с данными о разнообразии ночных насекомых, отловленных светоловушкой в ночи с разными погодными условиями; 3) выявить степень избирательности разных кормовых объектов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Территория исследований расположена в подзоне южной тайги Среднего Зауралья (с. Скородумское, Ирбитский р-н Свердловской обл.). Объектом исследований был выбран двухцветный кожан — обычный многочисленный перелетный вид, населяющий различные биотопы. Животных отлавливали в конце ночи 11 и 16 июля 2012 г. около убежища. Одновременно на протяжении всего темного времени суток (с 23:00 до 5:00) — период активности летучих мышей — проводили сборы насекомых светоловушкой, измеряли температуру воздуха и влажность с помощью электронного термогигрометра RST. Ловушки располагали вблизи убежища кожанов — в центре охотничьей территории колонии. Экскременты у животных собирали через 12 ч. после поимки и помещали в бумажные пакеты. В лаборатории из пакета случайно отбирали 5–10 экскрементов близкого размера и формы. Каждый фекальный шарик — отдельную пробу — помещали на предметное стекло в каплю глицерина. Остатки членистоногих равномерно распределяли по поверхности стекла; под него подкла-

дывали миллиметровую бумагу. Анализ осуществляли с помощью стереомикроскопа Olympus SZ61. Подробнее методика описана нами ранее (Гизуллина, 2013). Количественный учет остатков не производился ввиду их сильной измельченности. Оценивали встречаемость и обилие различных таксонов членистоногих: относительная встречаемость — доля проб, в которых обнаружены остатки представителей таксона, от общего числа проб (для каждой особи отдельно); относительное обилие — доля квадратов (1 $см^2$), в которых встречается данный таксон от суммы квадратов для всех таксонов (для каждой особи). Оценку избирательности питания летучих мышей проводили с помощью индекса «элективности» Ивлева (E) (Ивлев, 1955). Индекс принимает значения от −1 (абсолютное избегание) до +1 (абсолютное предпочтение). Всего отловлено светоловушкой около 12 000 экз. членистоногих, изучены 52 пробы: 40 проб (7 особей) за 11 июля и 12 проб (2 особи) за 16 июля. Математическую обработку данных проводили с использованием пакета программ Statistica for Windows 6.0. и MS Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования показали, что в рационе двухцветного кожана самыми многочисленными объектами питания являются длинноусые двукрылые (см. таблицу) – их относительное обилие и встречаемость имеют высокие значения за обе даты, на втором месте — остатки жуков. По результатам однофакторного дисперсионного анализа соотношения групп насекомых в рационе кожанов значимо ($p < 0.05$) различались в разные дни по остаткам длинноусых двукрылых, цикад, тлей и перепончатокрылых. В питании разных особей за отдельные даты также отмечены значимые различия по жукам и клопам. Мы объясняем это тем, что разные дни исследований отличались погодными условиями и соответственно обилием доступных насекомых — потенциальных жертв рукокрылых. Так, 11 июля, когда показатели температуры и влажности были низкими, в питании кожанов отмечено больше групп членистоногих. И наоборот, 16 июля при погодных условиях, оптимальных для высокой активности насекомых, в их рационе отсутствовали наездники, тли и велика была доля цикад.

Из насекомых, обильных в отловах светоловушкой, в питании кожана преобладают только двукрылые, соотношение других групп членистоногих отличается. Для выявления избирательности питания кожана с помощью индекса Ивлева мы использовали среднее значение относительного обилия остатков членистоногих (без учета неопределенных) и данные светоловушки (см. таблицу). При анализе учитывали и клещей, поскольку они попадали в экскременты лету-

ТАБЛИЦА. Результаты отлова членистоногих светоловушкой и анализа экскрементов двухцветного кожана

Таксон	11 июля 2012 г.			16 июля 2012 г.		
	T = 14.6-19.6°C, Влажность = 46-65%			T = 22.1-26°C, Влажность = 69-80%		
	Светоловушка, кол-во особей	Экскременты		Светоловушка, кол-во особей	Экскременты	
		отн. обилие, %	отн. встречаемость, %		отн. обилие, %	отн. встречаемость, %
Diptera (Nematocera)	1534	28.5	100	3760		
Diptera (Brachycera)	+	0.6	20	95	0.6	30
Coleptera	42	12	94	1823	13.3	95
Lepidoptera	351	2.5	51	362	1.8	45
Homoptera (Cicadellidae)	4	4.1	60	620	10.6	100
Homoptera (Aphididae)	-	10.4	81	3	-	-
Hemiptera	4	4.0	57	1820	7.9	90
Trichoptera	233	1.1	23	728	2.3	60
Neuroptera (Hemerobiidae)	-	5.5	60	1	2.5	70
Neuroptera (Chrysopidae)	-	0.4	10	4	1.5	20
Ephemeroptera	-	-	-	29	-	-
Hymenoptera	24	2.1	43	324	-	-
п/кл Acari	19	0.4	20	74	-	-
п/кл Araneae	1	-	-	-	-	-
Неопределенные остатки	-	28.6	100	10	30.1	100
Сумма	2212			9653		

чих мышей и в светоловушку вместе со своими хозяевами — насекомыми. В отношении групп насекомых, многочисленных в отловах светоловушкой (Diptera, Lepidoptera и Trichoptera), индекс Ивлева демонстрирует отрицательные, близкие к −1, значения, что свидетельствует, скорее, не об избегании кожанами этих кормов, а о многочисленности данных групп насекомых в пределах изученного участка охотничьей территории. Положительные значения индекса 11 июля

были характерными для немногочисленных при отловах светоловушкой отрядов Coleoptera (E=0.79), Hemiptera (E=0.93), Homoptera (E=0.98) и Neuroptera (E=1), т.е. эти группы имеют высокий уровень предпочтительности. Соотношения насекомых в светоловушке и экскрементах 16 июля были более сходны, единственный близкий к единице индекс показан для Neuroptera.

На основании вышеизложенного можно предположить, что в условиях низкой активности насекомых кожаны компенсируют низкое обилие одного типа корма широким спектром пищевых объектов. Они не только потребляют наиболее многочисленных насекомых, но и специально их отыскивают, т.е. проявляют избирательность в отношении ряда кормовых объектов. В дни с большим обилием доступного корма кожаны при наличии альтернативного корма избегают менее подходящие корма.

ВЫВОДЫ

1. Двухцветный кожан в изучаемом районе потребляет насекомых 8 отрядов: Diptera п/отр Nematocera (Tipulidae, Culicidae Chironomidae и Ceratopogonidae) и п/отр Brachycera, Trichoptera, Hymenoptera (Ichneumonidae), Coleoptera (Carabidae, Scarabaeidae, Chrysomelidae) Lepidoptera, Hemiptera, Homoptera (Aphididae, Cicadellidae), Neuroptera (Chrysopidae, Hemerobiidae).

2. В целом структура рациона имеет сходство с данными о разнообразии ночных насекомых в районе исследований; основу питания вида составляют многочисленные представители отряда Diptera.

3. Избирательность питания вида отмечена в отношении насекомых отрядов Hemiptera, Homoptera, Neuroptera.

Благодарим за помощь в определении насекомых сотрудников ИЭРиЖ УрО РАН Н.В. Николаеву, Г.А. Замшину и А.В. Иванова.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 12-04-31257).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат, 1955. 252 с.

Курсков А.Н. Рукокрылые Белоруссии. Минск: БелНИИНТИ, 1981. 135 с.

МОРФОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЗУБОВ ПЕСЦА (*VULPES LAGOPUS* L., 1758) ИЗ СТОЯНОК ПОЗДНЕГО ПАЛЕОЛИТА РУССКОЙ РАВНИНЫ

Д.О. Гимранов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Ключевые слова: зубы, изменчивость, песец, морфотипы, стоянка Авдеево, стоянка Сунгирь.

Одонтологические исследования являются важной составляющей многих териологических работ, направленных на изучение систематики и филогении млекопитающих. Исследования в этих областях не могут обходиться без изучения изменчивости морфологических структур во времени и пространстве. Работ, посвященных изучению зубов современных хищных млекопитающих, немного, и лишь в некоторых из них дается подробная характеристика строения и изменчивости зубов отдельных родов и видов (Барышников, Потапова, 1990; Baryshnikov et al., 2003; Gimranov, Kosintsev, 2012; Szuma, 2002, 2011; Wolsan, 1989). Исследования о морфотипической изменчивости зубов современных хищных млекопитающих во времени и вовсе единичны (Гимранов, 2013; Елькина, 2007; Baryshnikov, 1996). Палеозоологические материалы с территории Русской равнины содержат многочисленные остатки хищных млекопитающих (Гвоздовер, Григорьева, 1977; Праслов, Рогачев, 1982; Сукачев и др., 1966; Позднепалеолитическое поселение..., 1998), в частности представительные выборки зубов песцов. Проведение одонтологического анализа позволит охарактеризовать динамику морфотипической изменчивости во времени.

Цель нашего исследования — изучение морфотипической изменчивости зубов песца из позднепалеолитических стоянок Русской равнины: 1) выделение и описание морфотипов зубов у современных песцов с евроазиатской части ареала; 2) описание морфотипов зубов у ископаемых песцов с Русской равнины; 3) оценка частоты встречаемости выделенных морфотипов зубов у ископаемых и современных песцов; 4) сравнение полученных результатов в ископаемой и современной выборках.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнена на краниологических сериях современных песцов (n=442) из коллекций Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург), Зоологического музея МГУ (г. Москва), Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург). Ископаемый одонтологический материал происходит из позднепалеолитических стоянок Авдеево (Курская обл.) и Сунгирь (Владимирская обл.). Часть материала хранится в Государственном геологическом музее им. В.И. Вернадского (г. Москва), а большая часть зубов описана из палеозоологических коллекций Геологического института РАН (г. Москва). Слои стоянки Авдеево, вмещающие изученные зубы песцов, сегодня датируются (средняя приемлемая дата) как 20 720 л.н. (Dolukhanov et al., 2001). Ряд основных радиоуглеродных дат имеется и для стоянки Сунгирь (Kuzmin et al., 2004). По мнению О.Н. Бадера и Н.О. Бадера, период формирования культурных слоев, вмещающих изученный материал, ограничивается 27–30 тыс. лет назад (Позднепалеолитическое поселение..., 1998). Количество изученных зубов и географическая характеристика выборок приведены в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1. Количество изученных зубов песца и географическая характеристика выборок

Локалитеты	Зубы								Общее число зубов
	P4	M1	M2	p2	p3	p4	m1	m2	
Якутия	50	50	50	50	50	50	50	50	400
о. Гренландия	30	30	30	30	30	30	30	30	240
о. Медный	50	50	50	50	50	50	50	50	400
п-ов Таймыр	50	50	50	50	50	50	50	50	400
Чукотский АО	51	51	51	51	51	51	51	51	408
Архангельская обл.	50	50	50	50	50	50	50	50	400
п-ов Ямал	161	150	156	79	92	151	150	146	1085
Стоянка Авдеево	58	47	21	21	37	75	120	79	458
Стоянка Сунгирь	21	27	-	-	-	25	64	38	175
Общее число зубов	521	505	458	381	410	532	615	544	3966

При описании структуры жевательной поверхности зубов и проведении морфотипического анализа автор опирался на работы Г.Ф. Барышникова, О.Р. Потапова (1990), P. Hershkovitz (1971), E. Szuma (2002, 2011) и M. Wolsan (1989). Для одонтологического

анализа использованы: в верхней челюсти — последний премоляр (P4) и первый моляр (M1), а в нижней — последний премоляр (p4) и два первых моляра (m1, m2). Методы обработки полученных результатов включали в себя расчет фенетических (MMD) дистанций (Hartman, 1980), вычисление показателей популяционного разнообразия (μ, h, I) по Л.А. Животовскому (1991), вычисление показателя усложненности жевательной поверхности или морфодинамического индекса по G. Rabeder (1999). Также был применен метод многомерного шкалирования (Ефимов, Ковалева, 2008). Расчеты приведенных показателей осуществляли с помощью пакета программ ФЕН 3.0. (Васильев, 2005) и Statistica 8.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

P4. Для верхнего хищнического зуба выделено и описано 4 морфотипа формы основания коронки (A1, A2, B1, B2), 2 морфотипа, характеризующихся наличием парастиля (a1, a2), и 2 морфотипа, отличающихся развитостью метакона (b1, b2).

M1. Для первого верхнего моляра выделено 9 морфотипов, характеризующих протоконный участок (A1–A3, B1–B3, C1–C3), 5 морфотипов, различающихся строением гипоконного участка (b1–b5), 3 морфотипа, характеризующих строение самого гипокона (a1–a3), и 3 морфотипа формы основания коронки зуба (c1–c3).

p4. Для последнего нижнего премоляра было выделено 3 морфотипа строения дистального гребня протоконида (A1, A2, B), 2 морфотипа основания мезиального гребня протоконида (a1, a2) и 3 морфотипа, отличающихся формой основания коронки зуба и наличием добавочного бугорка на лингвальной стороне (b1–b3).

m1. Для нижнего хищнического зуба выделено и описано 15 морфотипов (A1, A2, A3/2, A3/3, A4/3, B2, B3/1, B3/2, B3/3, B4/2, B4/3, B5/1, B5/2, B6, C) строения талонидной части, отличающихся наличием дополнительных бугорков и развитостью энтоконида.

m2. Для второго нижнего коренного зуба было выделено 9 морфотипов (A1–A4, B1–B4, C) строения жевательной поверхности. Различия морфотипов заключаются в наличии добавочных бугорков как в тригонидной, так и в талонидной частях зуба.

Значения фенетических дистанций между выборками приведены в табл. 2. На рис. 1 представлено графическое отображение результатов многомерного шкалирования (по методу UPGMA) матрицы фенетических дистанций. Выделяется общая группа материковых песцов. Существенно дистанцированы от них песцы с о. Медный и ископаемая выборка из стоянки Авдеево. Выборка из стоянки Сунгирь также проявляет своеобразие, занимая промежуточное положение.

ТАБЛИЦА 2. Фенетические дистанции (MMD) между современными и ископаемыми выборками зубов песца (слева (внизу) – усредненные стандартные отклонения (MSD)

Выборки	1**	2	3	4	5	6	7	8	9
1	-	0.2156*	0.6990*	0.2216*	0.2309*	0.0110	0.3050*	0.4249*	0.5575*
2	0.0150	-	0.3058*	0.0213*	0.0249*	0.2082*	0.0065	0.2116*	0.3089*
3	0.0112	0.0149	-	0.4673*	0.3632*	0.7132*	0.3813*	0.2856*	0.7962*
4	0.0112	0.0149	0.0112	-	0.0218	0.2117*	0.0013	0.2481*	0.3095*
5	0.0111	0.0148	0.0111	0.0111	-	0.2106*	0.0159*	0.1913*	0.3244*
6	0.0112	0.0149	0.0112	0.0112	0.0111	-	0.3014*	0.4497*	0.5629*
7	0.0075	0.0112	0.0075	0.0075	0.0074	0.0075	-	0.2775*	0.3987*
8	0.0150	0.0185	0.0148	0.0148	0.0147	0.0148	0.0112	-	0.3972*
9	0.0099	0.0135	0.0099	0.0099	0.0098	0.0099	0.0062	0.0138	-

**– различия между MMD значимы на уровне p<0.05, так как MMD>2MSD;*
***– 1 – Якутия, 2 – о. Гренландия, 3 – о. Медный, 4 – п-ов Таймыр, 5 – Чукотский АО, 6 – Архангельская обл., 7 – п-ов Ямал, 8 – стоянка Сунгирь, 9 – стоянка Авдеево.*

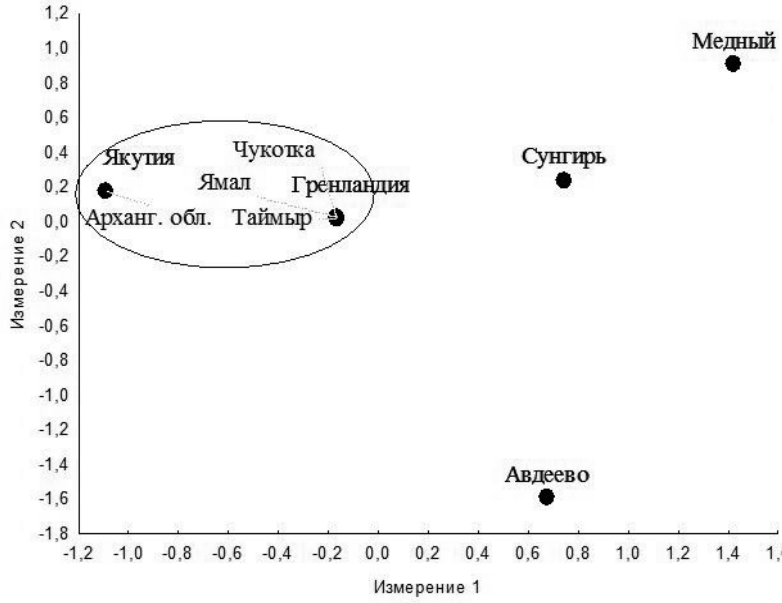


Рис. 1. Результаты многомерного шкалирования матрицы фенетических дистанций.

В табл. 3 приведены показатели морфотипического разнообразия μ и h: максимальные зарегистрированы в ископаемой выборке из стоянки Авдеево, а минимальные установлены для выборки песцов с о. Медный. Далее были рассчитаны значения критерия идентичности (I) для всех обсуждаемых выборок зубов песца и создана матрица значений этого показателя. На рис. 2 представлено графическое отображение результатов многомерного шкалирования (по методу

ТАБЛИЦА 3. Значения показателей морфотипического разнообразия (μ и h) зубов песца в современных и ископаемых выборках

Показатели	Выборки								
	1*	2	3	4	5	6	7	8	9
μ среднее	1.35	1.26	1.17	1.30	1.32	1.33	1.29	1.39	1.44
$S\mu$ (ошибка)	0.005	0.007	0.003	0.005	0.005	0.006	0.002	0.006	0.005
h среднее	0.11	0.10	0.09	0.12	0.11	0.13	0.13	0.08	0.13
Sh (ошибка)	0.080	0.116	0.065	0.083	0.077	0.092	0.029	0.096	0.071

**– 1 – Якутия, 2 – о. Гренландия, 3 – о. Медный, 4 – п-ов Таймыр, 5 – Чукотский АО, 6 – Архангельская обл., 7 – п-ов Ямал, 8 – стоянка Сунгирь, 9 – стоянка Авдеево.*

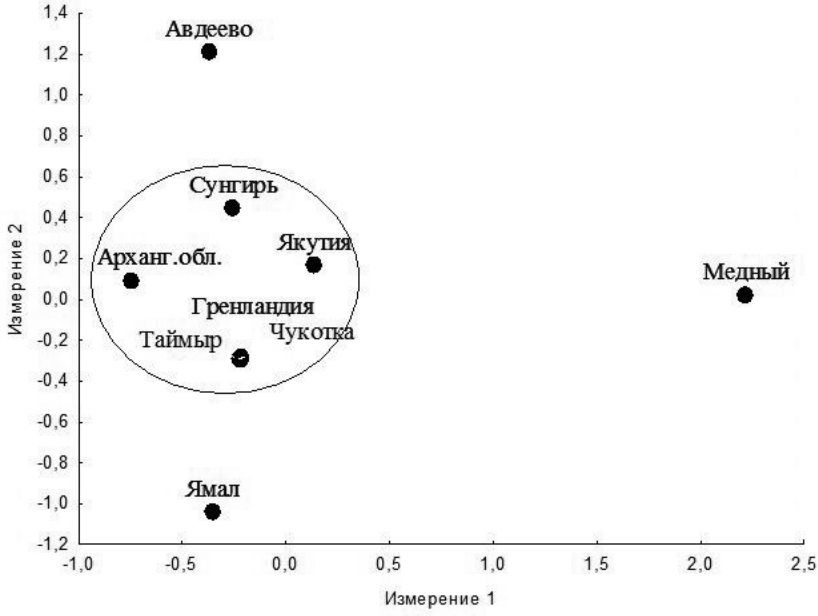


Рис. 2. Результаты многомерного шкалирования суммарного показателя идентичности I.

UPGMA) матрицы значений показателя идентичности между изучаемыми выборками. Выделяется одна большая группа песцов. Видно, что песцы с о. Медный существенно дистанцированы от всех остальных выборок. Некоторым своеобразием обладают песцы с полуострова Ямал и ископаемая выборка из стоянки Авдеево. По показателям Л.А. Животовского выборка их местонахождения Сунгирь сходна с большинством материковых песцов.

В таблице 4 приведены значения показателя усложненности зубной поверхности, или морфодинамического индекса по G. Rabeder (1999), между изучаемыми выборками. Наибольшее количество усложненных зубов выявлено в популяции песца с о. Медный и ископаемых выборках из стоянок Авдеево и Сунгирь. Результаты многомерного шкалирования матрицы значений показателя усложненности отображены графически на рис. 3. Выборка с о. Медный заметно дистанцирована от общей группы остальных современных популяций песцов. В то же время ископаемые выборки из стоянок Авдеево и Сунгирь проявляют сходство между собой и обособленность от других популяций.

Вековую изменчивость морфологических структур можно проследить на четырех из пяти зубов, вовлеченных в одонтологический анализ. Все четыре зуба в современных материковых популяциях песца имеют в целом простое строение. По сравнению с ископаемыми выборками современные песцы утратили ряд дополнительных элементов на каждом обсуждаемом зубе: на M1 гипокон не имеет

ТАБЛИЦА 4. Значения показателя усложненности зубной поверхности в современных и ископаемых выборках зубов песца

Зубы	Морфотипы	Выборки								
		1*	2	3	4	5	6	7	8	9
P4	Группа a	116.0	103.3	100.0	104.0	107.8	108.0	101.2	106.9	123.8
	Группа b	124.0	113.3	104.0	134.0	119.6	124.0	140.4	120.7	128.6
M1	Группа A-C	234.0	253.3	290.0	244.0	235.5	242.0	253.0	252.1	260.3
	Группа a	103.0	101.7	101.0	106.0	106.9	108.0	104.7	129.3	125.2
	Группа b	145.0	131.7	150.0	126.0	129.4	129.0	147.7	146.8	147.1
p4	Группа A-B	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	99.5	96.7	100.0
	Группа a	116.0	103.3	100.0	104.0	100.0	102.0	103.3	147.3	138.5
m1	Группа A-C	260.0	240.0	238.0	246.0	252.9	256.0	244.0	260.6	256.3
m2	Группа A-C	188.0	146.7	226.0	164.0	163.0	168.0	137.7	177.2	157.9

**– 1 – Якутия, 2 – о. Гренландия, 3 – о. Медный, 4 – п-ов Таймыр, 5 – Чукотский АО, 6 – Архангельская обл., 7 – п-ов Ямал, 8 – стоянка Авдеево, 9 – стоянка Сунгирь.*

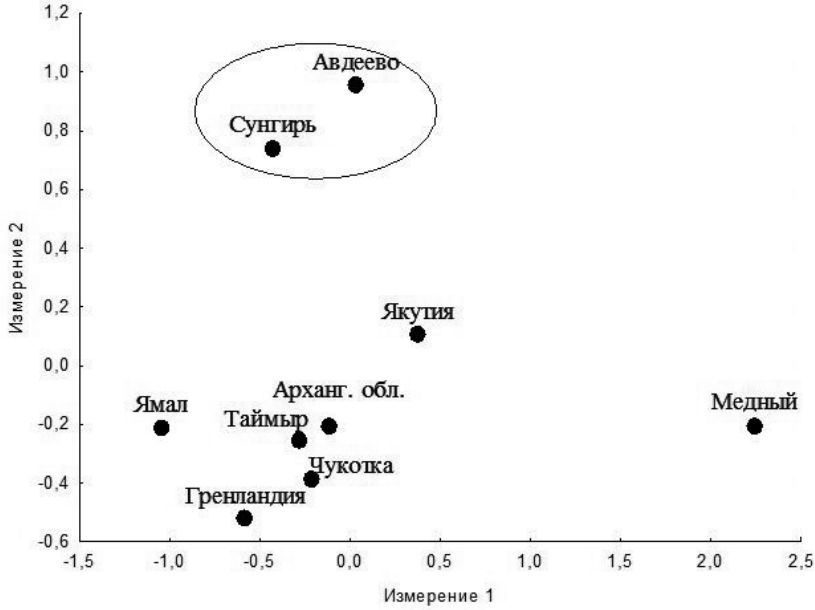


Рис. 3. Результаты многомерного шкалирования показателя усложненности зубной поверхности.

дополнительных элементов, P4 практически лишен парастиля, m1 у современных песцов в целом несет меньшее количество дополнительных бугорков, на p4 отсутствует парастилид. В целом можно констатировать большее тяготение современных материковых песцов к гиперкарнивории (термин по Tedford et al., 2009). Мы бы назвали это тяготением к гиперкарнидонтии.

ВЫВОДЫ

1. Позднеплейстоценовые выборки зубов песцов из местонахождений Авдеево и Сунгирь значительно отличаются между собой по показателям фенетических дистанций и показателям разнообразия Л.А. Животовского.

2. Песцы из местонахождения Сунгирь проявляют сходство с современными материковыми популяциями песца, песцы из Авдеево – своеобразие по всем статистическим показателям.

3. Песцы с о. Медный значительно отличаются по всем показателям от современных материковых популяций песцов. Схожесть их показателя усложненности и ископаемых песцов может являться свидетельством общности данных популяций в позднем плейстоцене.

4. В современных популяциях песца преобладают простые варианты строения зубов. Современные песцы несут больше гиперкарнидонтных признаков, чем позднеплейстоценовые.

Автор выражает благодарность д.б.н. А.Г. Васильеву за помощь в обработке результатов исследования, к.г.-м.н. М.В. Сотниковой за предоставление возможности работы с ископаемыми коллекциями.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 13-04-90734).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барышников Г.Ф., Потапова О.Р. Изменчивость зубной системы барсуков Палеарктики // Зоол. журн. 1990. Т. 69. Вып. 9. С. 84–97.

Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига, 2005. 640 с.

Гимранов Д.О. Усложненность коронарной поверхности зубов у современной и голоценовой лесной куницы (*Martes martes* L., 1758) Южного Урала // Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии. Томск: Издательский дом ТГУ, 2013. С. 35.

Гвоздовер М.Д., Григорьева Г.П. Авдеевская стоянка в бассейне р. Сейм // Палеоэкология древнего человека. М., 1977. С. 50–56.

Елькина М.А. Морфотипический анализ хищнических зубов (P^4 и M_1) песца (*Alopex lagopus*, Canidae, Carnivora) из позднепалеолитических стоянок Авдеево и Сунгирь (Европейская Россия) // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. М.: ПИН РАН, 2007. С. 73–80.

Ефимов В.М., Ковалева В.Ю. Многомерный анализ биологических данных: Учеб. пос. Санкт-Петербург: ВИЗР РАСХН, 2008. 88 с.

Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 269 с.

Позднепалеолитическое поселение Сунгирь (погребения и окружающая среда). ред. Н.О. Бадер и Ю.А. Лаврушин. М.: Научный мир, 1998. 272 с.

Праслов Н.Д., Рогачев А.Н. Палеолит Костенковско-Борщевского района на Дону 1879–1979. Некоторые итоги полевых исследований. Л., 1982. 288 с.

Сукачёв В.Н., Бадер О.Н., Громов В.И. Верхнепалеолитическая стоянка Сунгирь // Труды ГИН АН СССР. 1966. Т. 162. 140 с.

Baryshnikov G. The dhole *Cuon alpines* (Carnivora, Canidae), from the Upper Pleistocene of the Caucasus // Acta zoologica cracoviense. 1996. V. 39. № 1. P. 67–73.

Baryshnikov G.F., Puzachenko A.Yu., Abramov A.V. New analysis of variability of check teeth in Eurasian badgers (Carnivora, Mustelidae, *Meles*) // Rus. J. Theriol. 2003. V. 1. P. 133–149.

Dolukhanov P., Sokoloff D., Shukurov A. Radiocarbon chronology of upper paleolithic sites in Eastern Europe at improved resolution // J. Archeolog. Sci. 2001. V. 28. № 7. P. 669–712.

Gimranov D.O., Kosintsev P.A. Geographic distribution of the tooth morphotypes of the river otter (Carnivora, Mustelidae, *Lutra lutra* L., 1758) in Northern Eurasia // Doklady Biological Sciences. 2012. V. 443. P. 130–131.

Hartman S.E. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits // J. Mammal. 1980. V. 61. № 3. P. 436–448.

Hershkovitz P. Basic crown patterns and cusp homologies of mammalian teeth // Dahlberg A.A. Dental Morphology and Evolution. Chicago: University of Chicago Press, 1971. P. 95–150.

Kuzmin Y.V., Burr G.S., Jull A.J.T., Sulerzhitsky L.D. AMS ^{14}C age of the Upper Palaeolithic skeletons from Sungir site, Central Russian Plain // Nuclear Instruments and Methods in Physics Research, section B. 2004. V. 223–224. P. 731–734.

Rabeder G. Die Evolution des Höhlenbärengebisses // Mitt. Komm. Quartärkomm. Österr. Akad. Wiss. Wien, 1999. № 11. P. 1–102.

Szuma E. Dental polymorphism in a population of the red fox (*Vulpes vulpes*) from Poland // J. of Zoology. 2002. № 256. P. 243–253.

Szuma E. Ecological and evolutionary determinants of dental polymorphism in the arctic fox *Vulpes* (*Alopex*) *lagopus* // Ann. Zool. Fennici. 2011. № 48. P. 191–213.

Tedford R.H., Wang X., Taylor B.E. Phylogenetic systematics of the North American fossil Caninae (Carnivora: Canidae) // Bull. of the American Museum of Natural History. 2009. № 325. P. 1–218.

Wolsan M. Dental polymorphism in the genus *Martes* (Carnivora: Mustelidae) and its evolutionary significance // Acta Theriol. 1989. № 34. P. 545–593.

ОСОБЕННОСТИ НАКОПЛЕНИЯ ^{90}SR В КОСТНОЙ ТКАНИ ГРЫЗУНАМИ РАЗНЫХ ВИДОВ В ГОЛОВНОЙ ЧАСТИ ВУРСа

Ю.В. Городилова*, Г.П. Малиновский**

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

Ключевые слова: ВУРС, грызуны, краниальный скелет, пищевая специализация, ^{90}Sr.

Территория Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа) на Южном Урале является уникальным природно-антропогенным комплексом в силу своей заповедности и радиационного загрязнения. Оценка уровней радиоактивного загрязнения здесь проводится со времен аварии на ПО «Маяк» в 1957 г. и по сей день (Восточно-Уральский радиоактивный..., 1996; Позолотина и др., 2008). Представляет интерес изучение особенностей накопления радионуклидов живыми организмами (Ильенко, Покаржевский, 1972; Ильенко, 1974; Стариченко и др., 1993; Тарасов, 2000).

Оценка содержания радионуклидов в костных тканях животных традиционными – радиметрическим и радиохимическим – методами часто приводит к разрушению или уничтожению исходного материала, что нежелательно для уникальных коллекций черепов мелких млекопитающих. Учитывая это, был разработан неразрушающий метод оценки содержания ^{90}Sr в костной ткани краниального скелета животных (Стариченко, Жуковский, 2012; Малиновский, 2012; Малиновский и др., 2012). Ценность данного метода состоит в том, что в дальнейшем можно будет оценить влияние уровня накопления ^{90}Sr на признаки формы и размеров нижних челюстей и черепа грызунов, учитывая их пищевую специализацию, то есть на экологическую приспособленность животных к обитанию в данных условиях.

Цель работы – анализ накопления ^{90}Sr в краниальном скелете трех видов грызунов, имеющих различную экологическую и пищевую специализацию, обитающих в головной части ВУРСа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проведено на неповрежденных образцах краниального скелета зрелых сеголеток грызунов. Отловы грызунов проводили в Каслинском р-не Челябинской области в головной части ВУРСа (район лежневой дороги – 60°50' в.д., 55°45' с.ш.) в августе 2005 г. (Городилова, Чибиряк, 2013). Основным загрязнителем территории ВУРСа является ^{90}Sr, плотность загрязнения почвы на исследуемом участке составляет 23.9–39.8 МБк/м^2 (Позолотина и др., 2008).

В исследование включены три вида двух семейств, имеющие различные экологические особенности и пищевую специализацию: малая лесная мышь (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811), красная полевка (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) и пашенная полевка (*Microtus agrestis* Linnaeus, 1761).

Бета-активность скелета животных на 90–95% обусловлена ^{90}Sr и продуктом его полураспада ^{90}Y (Малиновский и др., 2012). Удельную активность этих изотопов в черепе и нижних челюстях животных определяли ранее разработанным неразрушающим методом с использованием бета-радиометрии целостной костной структуры с помощью прибора БДПБ-01. Данная методика учитывает эффект самопоглощения, геометрию и распределение радионуклида между поверхностью и объемом кости. Поэтому при оценке накопления ^{90}Sr применялись коэффициенты конверсии для перехода от измеренного сигнала к величине активности образца (Малиновский и др., 2012). Коэффициенты перехода надежно установлены для определенного диапазона активности (2–276 и 1–597 Бк/г для черепа и челюстей соответственно). Для расчетов при большем накоплении ^{90}Sr проводилась экстраполяция полученных данных в предположении сохранения степенной зависимости между показаниями радиометрии и удельной активностью ^{90}Sr. Дополнительные эксперименты в этом диапазоне доз не проводились ввиду нежелательности разрушения костного материала животных, обитавших на территории с высоким уровнем загрязнения. Также была сделана поправка на распад радионуклидов в образце в период между отловом животного (2005 г.) и периодом измерений (2012 г.), за 7 лет распадается около 15% ^{90}Sr.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Особенности остеотропного накопления ^{90}Sr, как аналога кальция, в костных структурах мышевидных грызунов связаны с экологическими приспособлениями отдельных видов. Предварительный анализ полученных данных дает основания предполагать, что постоянный рост щечных зубов, отсутствие корнеобразования и особенности питания приводят к избирательному повышенному накоплению радиостронция в костной и зубной системах грызунов, обитающих в радиационно-загрязненной среде. Результаты оценки удельной активности ^{90}Sr+^{90}Y в костной ткани животных приведены в таблице.

Максимальные различия удельной активности (УА) ^{90}Sr+^{90}Y обнаружены между малой лесной мышью (*S. uralensis*) и пашенной полевкой (*M. agrestis*), для красной полевки (*C. rutilus*) характерны средние значения. У малой лесной мыши и красной полевки наблю-

ТАБЛИЦА. Удельная β-активность $^{90}Sr+^{90}Y$ в костях краниального скелета трех модельных видов грызунов на территории ВУРСа (среднее±SE)

Вид	*N*	Череп	Левая нижняя челюсть	Правая нижняя челюсть
Sylvaemus uralensis	13	603.2±66.7	565.1±91.3	576.4±95.1
Clethrionomys rutilus	4	981.9±161.9	863.5±117.2	872.1±124.0
Microtus agrestis	14	1446.9±161.3	2730.7±316.8	2729.3±322.5

дается равномерное накопление радионуклидов в осевом черепе и нижнечелюстных костях, тогда как в костной ткани нижней челюсти пашенной полевки оказалось многократное превышение удельной активности, указывающее на избирательность накопления радионуклидов в нижней челюсти по сравнению с осевым черепом.

Малая лесная мышь является в основном семеноядным грызуном. Питается семенами различных растений, в том числе и культурных, сочными плодами, а также ягодами и в меньшей степени зелеными частями растений (Большаков и др., 2006), то есть потребляет более калорийную пищу с меньшим содержанием радиоактивных веществ (Позолотина и др., 2008). Важную роль в питании также занимает животная пища, в первую очередь насекомые. В зубной системе мыши постоянно растут только резцы, тогда как дефинитивные коренные зубы постепенно стираются. Для малой лесной мыши характерно наименьшее накопление радионуклида среди изученных видов.

Для красной полевки характерно смешанное и весьма разнообразное питание: зеленые части и семена растений, древесная кора, ягоды, грибы, мхи и лишайники, изредка животные корма, насекомые и их личинки (Большаков и др., 2006). Наличие корнеобразования в зубной системе с возрастом приводит к относительному уменьшению общей массы зубов. По уровню накопления радионуклида этот вид занимает промежуточное положение.

Пашенная полевка является более специализированным зеленоядным грызуном, потребляя преимущественно зеленые части растений, реже семена, корневища, грибы и ягоды (Большаков и др., 2006). При этом в зубной системе данного вида отсутствуют корни, а зубы (резцы и коренные), характеризуются постоянным ростом в течение жизни. Мы предполагаем, что максимальные значения удельной активности ^{90}Sr в костях именно у пашенной полевки обусловлены высоким содержанием радионуклидов в зеленых частях растений (по сравнению с семенами и плодами) и высокой скоростью роста зу-

бов, обуславливающей высокий обмен веществ на тканевом уровне. С этим же, по-видимому, связано двукратное превышение накопления ^{90}Sr в нижнечелюстных костях по сравнению с черепом.

При оценке накопления радионуклидов следует учитывать индивидуальные, видовые и экологические особенности животных. Возможно, именно поэтому полученные данные не всегда согласуются с предыдущими исследованиями, особенно, если они выполнены другими методами. Так в работах (Стариченко, Жуковский, 2012; Стариченко, Модоров, 2013) показано повышенное накопление в челюстях грызунов в 2–3 раза, чем в черепе. Таким образом, данный вопрос требует дальнейшего изучения на большем материале.

Авторы выражают благодарность д.б.н., проф. А.Г. Васильеву, д.б.н. И.А. Васильевой, к.б.н. М.В. Чибиряку и д.т.н., проф. М.В. Жуковскому за помощь в проведении исследования и обсуждении результатов. Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума УрО РАН (12-М-24-2016) и ведущих научных школ (НШ-2840.2014.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большаков В.Н., Бердюгин К.И., Кузнецова И.А. Млекопитающие Среднего Урала: справочник-определитель. Екатеринбург: Сократ, 2006. 221 с.

Восточно-Уральский радиоактивный след (Свердловская область) / Под ред. проф. В.Н. Чуканова. Екатеринбург: УрО РАН, 1996. 167 с.

Городилова Ю.В., Чибиряк М.В. Многолетняя динамика численности и биоразнообразие мелких млекопитающих ВУРСа // Вопросы радиационной безопасности. 2013. Спецвыпуск. С. 74–83.

Ильенко А.И. Концентрирование животными радиоизотопов и их влияние на популяцию. М.: Наука, 1974. 169 с.

Ильенко А.И., Покаржевский А.Д. Влияние биоценотических различий на концентрирование стронция-90 мелкими млекопитающими // Зоол. журн. 1972. Т. 51. № 8. С. 1219–1224.

Малиновский Г.П. Современные дозы облучения мышевидных грызунов, обитающих на ВУРСе // Экология: традиции и инновации. Материалы конф. молодых ученых, 9–13 апреля 2012 г. Екатеринбург: Гощицкий, 2012. С. 66.

Малиновский Г.П., Жуковский М.В., Стариченко В.И., Модоров М.В. Неразрушающие методы оценки содержания ^{90}Sr в костях мышевидных грызунов, обитающих на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // АНРИ. 2012. № 3. С. 87–92.

Позолотина В.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н. и др. Современное состояние наземных экосистем зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа. Екатеринбург: Гощицкий, 2008. 204 с.

Стариченко В.И., Жуковский М.В. Дозовые нагрузки на костные поверхности мышевидных грызунов в зависимости от уровня накопления ^{90}Sr в скелете // Экология. 2012. № 3. С. 210–214.

Стариченко В.И., Любашевский Н.М., Попов Б.В. Индивидуальная изменчивость метаболизма остеотропных токсических веществ. Екатеринбург: Наука, 1993. 164 с.

Стариченко В.И., Модоров М.В. Распределение бета-активности а организме мышевидных грызунов, обитающих на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Вопросы радиационной безопасности. 2013. Спецвыпуск. С. 66–73.

Тарасов О.В. Радиоэкология наземных позвоночных головной части Восточно-Уральского радиоактивного следа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Озерск, 2000. 16 с.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОБЫКНОВЕННОЙ ЛИСИЦЫ (*VULPES VULPES* L.) В ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЕ УРАЛА

А.М. Госьков

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Ключевые слова: изменчивость, лесостепь, лисица, Урал, череп.

Ареал лисицы характеризуется широким диапазоном местообитаний — от пустынных районов до арктической тундры, что обусловливает крайне высокую изменчивость разных признаков. На протяжении ареала лисица предпочитает мозаичные растительные сообщества, избегая однородных обширных массивов леса или открытых пространств (Россолимо, 2004). Оптимальными для обитания лисицы считаются условия лесостепной зоны. Поэтому можно предположить, что именно в оптимальных условиях у лисицы будет наблюдаться наибольшая плодовитость и животные будут большего размера.

Цель работы — изучить морфологические особенности лисицы лесостепной зоны на основе краниологических признаков: 1) оценить изменчивость некоторых краниологических признаков черепа лисицы лесостепной зоны; 2) сравнить размеры черепов лисиц из лесостепной зоны и смежных природных зон, сопоставить данные краниометрии и плодовитости.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для работы был использован 991 череп из коллекций музея ИЭРиЖ УрО РАН. Черепа были собраны в разное время в Свердловской, Челябинской, Курганской, Тюменской областях и Северном Казахстане. В тех случаях, когда возраст животных не был известен, сначала с помощью методики определения относительной ширины канала клыка по В.С. Смирнову (1959) были выделены сеголетки, а затем возраст остальных лисиц определяли по методике Г.А. Клевезаль и С.Е. Клейненберга (1967). Краниометрия 8 признаков была проведена по методике Г.А. Новикова (1956). Схема промеров показана на рис. 1. Анализ полученных данных проводился в программе Statistica 10. Все имеющиеся материалы были соотнесены с районами добычи. По картам ботанико-географического районирования (Колесников, 1977; Пережогин, 2008) для всех районов была определена принадлежность к природной зоне. Для выявления различий между выборками из разных природных зон использовался однофакторный дисперсионный анализ.

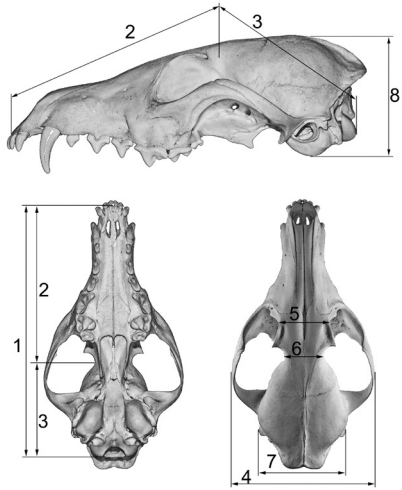


Рис. 1. Схема промеров черепа лисицы:
1 – кондилобазальная длина,
2 – длина лицевого отдела,
3 – длина мозгового отдела,
4 – скуловая ширина,
5 – межглазничная ширина,
6 – заглазничная ширина,
7 – мастоидная ширина,
8 – высота черепа в области слуховых капсул.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты измерения краниологических признаков лисиц из лесостепи приведены в таблице (серым обозначены наиболее изменчивые признаки). Видно, что черепа самцов в среднем крупнее, чем у самок. Наиболее изменчивыми из признаков являются скуловая ширина, межглазничная ширина и заглазничная ширина. Сравнение размеров черепа лисиц из лесостепной зоны с таковыми из соседних природных зон выявило статистически значимые различия (рис. 2).

Наиболее крупные средние размеры черепа характерны для лисиц из предлесостепной зоны, размеры черепа у лисиц из лесной и лесостепной зон практически равны, а минимальная длина черепа оказалась у лисиц из степных районов. Сильнее всего у лисиц из предлесостепи выражены различия по высоте черепа (рис. 3).

Согласно литературным данным, наибольшая плотность населения лисицы и средние размеры выводков характерны для лесостепной зоны (Корытин, 1983). В последние годы самая высокая численность лисицы на Урале отмечается в Челябинской и Курганской областях (Комиссаров, 2011). В связи с этим возникает вопрос: почему в наиболее благоприятных условиях обитания лисицы не достигают максимальных размеров? Вероятно, этот факт можно объяснить большей конкуренцией за пищевые ресурсы при высокой численности и плотности населения лисицы.

Таким образом, для лисиц из лесостепной зоны характерны достаточно крупные размеры черепа по сравнению с характерными размерами черепа для этого вида; средние размеры черепа лисиц из лесостепной

ТАБЛИЦА. Краниометрическая характеристика лисиц старше одного года из лесостепной зоны

Признак		Высота черепа в области слуховых барабанов	Мастоидная ширина	Заглазничная ширина	Межглазничная ширина	Скуловая ширина	Длина мозгового отдела	Длина лицевого отдела	Кондилобазальная длина
самцы	N	40	41	42	42	41	39	42	39
	M, мм	50.6	49.7	23.1	29.8	81.8	71.9	96.5	148.1
	SE	0.3	0.3	0.2	0.4	0.5	0.4	0.6	0.8
	Min	46.7	46.8	20.4	22.1	76.0	67.8	86.3	138.0
	Max	55.4	53.0	25.5	34.4	89.8	75.7	104.2	157.6
	CV	4.1	3.5	5.5	7.8	4.0	3.2	3.8	3.5
самки	N	39	37	41	42	39	40	41	40
	M, мм	49.6	47.8	23.0	28.4	77.6	69.4	91.2	140.8
	SE	0.3	0.2	0.2	0.2	0.5	0.4	0.5	0.7
	Min	46.4	45.5	21.0	25.6	71.9	65.3	84.6	132.8
	Max	53.3	51.1	26.0	31.3	88.5	75.5	100.2	154.4
	CV	3.5	2.9	5.8	5.1	4.0	3.2	3.8	3.1

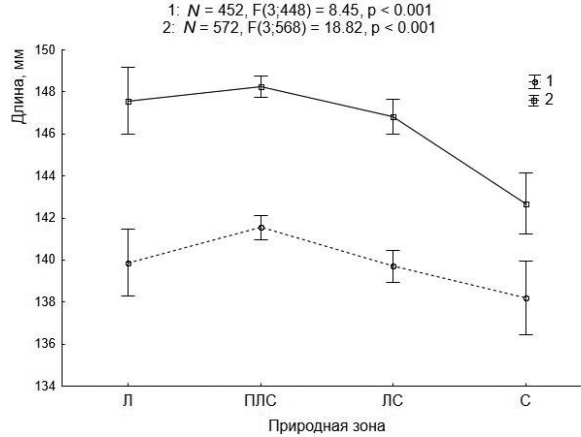


Рис. 2. Средние значения кондилобазальной длины черепа у самок (1) и самцов (2) лисицы из разных природных зон: Л – лес, ПЛС – предлесостепь, ЛС – лесостепь, С – степь.

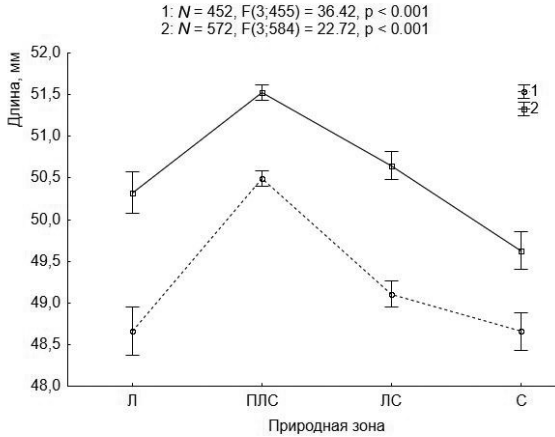


Рис. 3. Средние значения высоты черепа у самок (1) и самцов (2) лисицы из разных природных зон: Л – лес, ПЛС – предлесостепь, ЛС – лесостепь, С – степь.

зоны статистически значимо крупнее, чем у лис из смежных степных районов, но мельче, чем у зверей из предлесостепных районов. В лесостепях Урала наблюдаются самые высокие плодовитость и численность лисицы, но при этом не самые крупные размеры для данного региона.

Работа выполнена при финансовой поддержке ведущих научных школ (НШ-2840.2014.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

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

Комиссаров М.А. Лисица // Состояние охотничьих ресурсов в Российской Федерации в 2008 — 2010 гг.: Информационно-аналитические матлы. Под ред. Н.В. Ломановой. М.: Физическая культура, 2011. Вып. 9. С. 129–134. (Охотничьи животные России (биология, охрана, ресурсоведение, рациональное использование).

Корытин Н.С. Демографический анализ популяций обыкновенной лисицы в условиях роста и снижения численности: Дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983. 187 с.

Новиков Г.А. Хищные млекопитающие фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 294 с.

Определители по фауне СССР, издаваемые ЗИН АН СССР, Вып. 62.

Пережогин Ю.В. Ботанико-географическое районирование и состав флоры Костанайской области (Северный Казахстан) // Вестн. Оренбургского гос. ун-та. 2008. № 80. Вып. 1. С. 121–125.

Россолимо О.Л., Павлинов И.Я., Крускоп С.В. и др. Разнообразие млекопитающих. Ч. 3. М.: Изд-во КМК, 2004. 408 с.

Смирнов В.С. Определение возраста и возрастная структура популяции песца на Ямале // Труды Салехардского стационара УФАН СССР. Тюмень, 1959. Вып. 1. С. 220–238.

СОХРАНЕНИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА ПРИМУЛА С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МЕТОДОВ БИОТЕХНОЛОГИИ

Э.Ф. Давлетханова
Удмуртский госуниверситет, Ижевск

Ключевые слова: сохранение биоразнообразия, редкие растения, микроклональное размножение растений, in vitro.

Быстрое истощение генетического разнообразия как дикорастущих, так и культурных растений считается одной из актуальных экологических проблем. Традиционными и достаточно эффективными методами решения данной проблемы являются создание природоохранных территорий, а также сохранение представителей исчезающих видов и сортов в коллекциях ботанических садов. Дополнительные возможности для сохранения растений дает применение методов биотехнологии растений, в частности создание, поддержание и использование генетических банков *in vitro*. Особенно это актуально для видов растений, представляющих практическую ценность, для которых использование методов биотехнологии может способствовать сохранению их природных популяций.

Виды рода *Primula* L. представляют интерес в качестве ценных декоративных, красивоцветущих и лекарственных растений. В качестве объектов исследования выбраны 3 вида примул: *Primula obconica* Hance, *P. juliae* Kusn., *P. cortusoides* L. Сегодня не существует универсальной технологии культивирования *in vitro*, которая была бы пригодна для всех видов растений. Для каждого вида и сорта необходимо подбирать индивидуальные условия культивирования. В связи с этим целью работы было разработать опытную технологию клонального микроразмножения некоторых видов рода *Primula*. Задачи исследования: 1) разработать методику введения в культуру тканей некоторых видов рода *Primula* в зависимости от типа экспланта; 2) изучить и подобрать оптимальные условия для культивирования микрорастений примул в условиях *in vitro*; 3) разработать методику адаптации микрорастений примулы к условиям *ex vitro*; 4) заложить региональный генетический банк видов рода *Primula*.

В ходе проведенных исследований получены оригинальные результаты на основных этапах микроразмножения, которые позволяют говорить об особенностях морфогенеза в культуре тканей представителей рода *Primula*. Установлено, что на морфогенетические процессы в культуре тканей наибольшее влияние оказывают следующие факторы: физиологическое состояние маточных растений и первичных

эксплантов, состав питательной среды и условия культивирования. В настоящее время проводятся эксперименты по оптимизации технологии микроразмножения *in vitro*, обеспечивающей максимальный выход посадочного материала примул.

Следует также отметить, что результаты экспериментальных исследований по индуцируемому морфогенезу и регенерации растений позволили заложить генетический банк изучаемых видов, представленный коллекцией стерильных культур. Создание данного генетического банка *in vitro* раскрывает огромные возможности не только для продолжения изучения процесса клонального микроразмножения примул, но и служит одним из путей долгосрочного хранения и сохранения генетических ресурсов редких и исчезающих видов, форм и сортов растений.

ВЛИЯНИЕ ВЛАЖНОСТИ И ТЕМПЕРАТУРЫ НА ДЫХАТЕЛЬНУЮ АКТИВНОСТЬ ТРУТОВЫХ ГРИБОВ

Д.К. Диярова*, А.Я. Коржиневский**

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

Ключевые слова: дереворазрушающие грибы, дыхательный газообмен, относительная влажность, температура.

Дереворазрушающие грибы играют главенствующую роль в окислительной конверсии углерода древесного дебриса и поставляют большую часть чистого углерода в общий обменный пул. Изучение влияния влажности и температуры на дыхательную активность грибов дает возможность выявить отношение к этим факторам различных видов и смоделировать их реакцию на климатические изменения. В настоящей работе, продолжающей серию работ по изучению данного процесса (Мухин, Диярова, 2012; Диярова, 2013), представлены экспериментальные данные по оценке влияния гидротермического фактора на конверсионную активность ксилотрофных базидиомицетов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для исследований были взяты 6 видов трутовых грибов, поражающих березу (*Piptoporus betulinus* Bull, *Cerrena unicolor* Bull, *Fomes fomentarius* L. и *Trichaptum pargamenum* (Fr.) G. Cunn.), иву (*Daedaleopsis confragosa* Bolton) и сосну (*Fomitopsis pinicola* Fr.). Всего проанализировано 32 образца, собранных летом 2013 г. в сосново-березовых лесах Среднего Урала. Образцы представляли собой отрезки валежных и сухостойных стволов, пораженных различными видами дереворазрушающих грибов, в форме дисков шириной 2–3 см, и диаметром 5–7 см. В первой серии экспериментов параллельно с дробным увлажнением образцов при постоянной температуре (+20°С) проводилась оценка дыхательной активности. Повторность эксперимента десятикратная. Во второй серии экспериментов образцы, пораженные *Daedaleopsis confragosa,* были поделены на три группы с разной относительной влажностью — 30, 50 и 70% соответственно. Затем, с температурным шагом в 5°С проводилась оценка дыхательной активности (мг/дм^2×ч) в диапазоне от 5°С до 50°С. Экспозиция при каждой температуре составляла 2 ч, время на адаптацию образцов к новой

температуре — 3 ч. Эксперимент имел трехкратную повторность для каждой температуры. По окончании опыта все образцы были высушены до абсолютно сухого состояния при 105 °С. Статистическая обработка выполнена с использованием пакета STATISTICA 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Показано (рис. 1), что дыхательная активность грибов возрастает при увеличении относительной влажности субстратов лишь до 50%, когда углерод-конверсионная активность трутовых грибов возрастает в 3 раза — с 0.01 до 0.03 мг CO_2/дм^2×ч. Дальнейший рост влажности не влечет за собой ни снижения, ни увеличения углерод-конверсионной активности грибов.

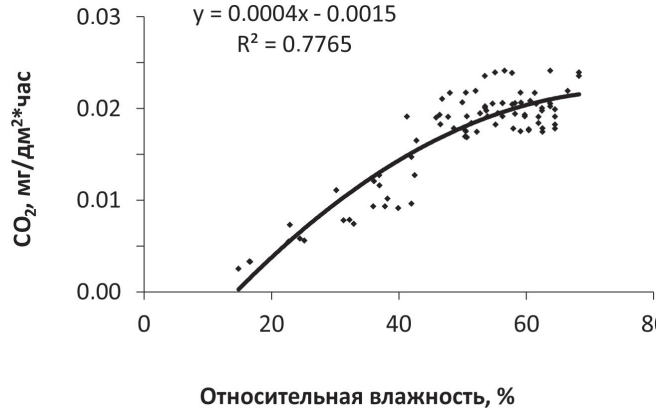


Рис. 1. Зависимость углерод-конверсионной активности трутовых грибов от влажности субстрата на примере T. pargamenit.

Полученные результаты свидетельствуют о достаточно высокой положительной связи между относительной влажностью и конверсионной активностью дереворазрушающих грибов как по выделению диоксида углерода, так и по поглощению кислорода. Коэффициенты корреляции составили для *Piptoporus betulinus* — 0.53 и 0.48, для *Cerrena unicolor* — 0.9 и 0.8, для *Daedaleopsis confragosa* — 0.9 и 0.8, для *Fomes fomentarius* — 0.8 и 0.7, для *Fomitopsis pinicola* — 0.8 и 0.7.

У всех групп образцов, имеющих различную относительную влажность, рост дыхательной активности наблюдался в температурном диапазоне от 5°С до 30°С, а дальнейшее увеличение температуры на интенсивности дыхания практически не сказывалось (рис. 2).

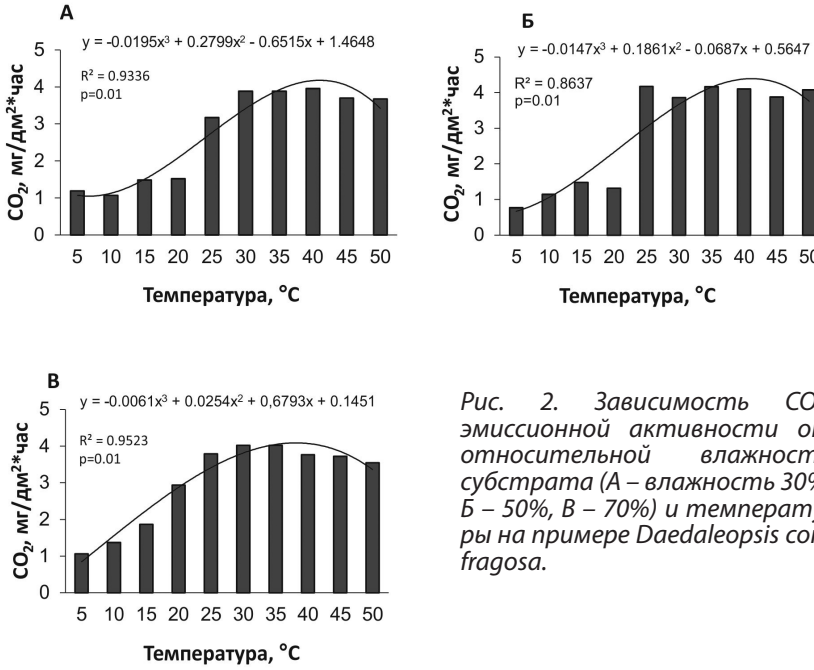


Рис. 2. Зависимость CO_2-эмиссионной активности от относительной влажности субстрата (А – влажность 30%, Б – 50%, В – 70%) и температуры на примере Daedaleopsis confragosa.

Таким образом, результаты экспериментальных работ показывают, что оптимальная для дереворазрушающих грибов относительная влажность субстратов, скорее всего, составляет не менее 45–50%. При наложении двух факторов (влажности и температуры) последний является определяющим и оказывающим существенное влияние на дыхательную активность дереворазрушающих грибов.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 12-04-00684) и Президиума УрО РАН (проект № 14-4-НП-196).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Мухин В.А., Диярова Д.К. Экологическая физиология ксилотрофных грибов: гидротермический и кислородный факторы // Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий: Матлы Всерос. конф. с междун. участием. Екатеринбург: Гощицкий, 2012. С. 283–284.

Диярова Д.К. Методические особенности сравнительной оценки дыхательной активности ксилотрофных базидиомицетов // «Ломоносов – 2013». Мат-лы XX Междун. науч. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. М., 2013. С. 167–168.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *LYCHNIS FLOS-CUCULI* В ГРАДИЕНТЕ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

О.В. Дуля

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Ключевые слова: генетическая изменчивость, микросателлитные маркеры, популяция, тяжелые металлы, Lychnis flos-cuculi.

Популяции растений загрязненных местообитаний представляют собой очень удобные модели для изучения процессов микроэволюции. Начиная с 1970-х годов изучению их генетической изменчивости посвящено множество работ. В одних (Bush, Barrett, 1993; Vekemans, Lefebvre, 1997; Nordal et al., 1999; Mengoni et al., 2001) показано, что генетическое разнообразие популяций загрязненных зон ниже, чем контрольных, что согласуется с предположениями о жестком отборе при высокой токсической нагрузке, в других (Wu et al., 1975; Ducousso et al., 1990) получены противоположные результаты, которые приводят к заключению, что давление естественных факторов (например, конкуренции) в чистых местообитаниях сильнее токсического пресса в загрязненных. Такая противоречивость затрудняет обобщение и диктует необходимость как дальнейшего накопления информации в области экологической генетики популяций импактных регионов, так и более глубокого изучения механизмов и причин выявленных закономерностей.

Объект данного исследования *Lychnis flos-cuculi* L. (Caryophyllaceae) [ITIS № 20309, IPNI № 155082–1; $2n = 24$; синонимы: *Silene flos-cuculi* (L.) Clairv., *Coronaria flos-cuculi* (L.) Braun, *Coccyganthe flos-cuculi* Rchb.] — горицвет обыкновенный — космополит; аборигенное для России двулетнее или многолетнее розеточное растение, характерное для сырых мезотрофных лугов (Chaloupecká, Leps, 2004). Цветение происходит в мае — июне, продолжается до августа (Серебряков, 1952). Опыление преимущественно перекрестное, осуществляется насекомыми.

Данная работа посвящена оценке внутрипопуляционной генетической изменчивости и реконструкции истории популяций *L. flos-cuculi* в трех зонах загрязнения выбросами Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ, г. Ревда, Свердловская обл.): фоновой, удаленной от источника загрязнения на 30 км, буферной (т.е. умеренно загрязненной), расположенной в 4 км от завода, и импактной (сильно загрязненной) — в 1–1.5 км от завода. Влияние выбросов СУМЗ на окружающую территорию изучено многосторонне

(Воробейчик и др., 1994). Подробно условия на исследуемых участках описаны ранее (Дуля, Микрюков, 2013; Дуля и др., 2013).

В работах, посвященных генетическим процессам в естественных и искусственных популяциях *L. flos-cuculi*, этот вид стоит в одном ряду с другими традиционными модельными объектами экологической генетики. Однако, несмотря на способность произрастать и даже увеличивать обилие на промышленно нарушенных территориях (Воробейчик и др., 1994; Трубина, Дуля, 2007), популяциям *L. flos-cuculi* из импактных регионов уделено очень мало внимания.

Ранее было показано, что при почти полной элиминации других видов луговых растений обилие *L. flos-cuculi* вблизи СУМЗа чрезвычайно велико по сравнению с буферной и фоновой зонами (Трубина, Дуля, 2007). В популяциях *L. flos-cuculi* импактной зоны также документирована повышенная металлоустойчивость (Дуля и др., 2013). Соответственно представляет интерес изучение популяционно-генетических механизмов приспособления *L. flos-cuculi* к промышленному загрязнению.

Термином «популяция» в данной работе обозначена группировка особей в пределах одной зоны загрязнения, изолированная от аналогичных группировок чередой лесных массивов протяженностью более 3 км. Входящая в популяцию группа особей из одного местообитания, отделенная лесным массивом и удаленная от других таких же групп на 50 м и более, обозначена как «ценопопуляция».

На изучаемых загрязненных участках из-за высокого содержания тяжелых металлов в почве токсическая нагрузка превышает фоновый уровень в десятки и сотни раз (Дуля и др., 2013). Учитывая сильный длительный токсический пресс в течение 70 лет работы СУМЗа, мы предположили, что генетическая изменчивость в популяциях *L. flos-cuculi* снижается в градиенте загрязнения.

С другой стороны известно, что генетическое разнообразие *L. flos-cuculi* может снижаться при фрагментации местообитаний, т.е. при ограничении потока генов между соседними ценопопуляциями, а также уменьшении их размеров (Jensen, Meyer, 2001; Bowman et al., 2008; Leimu et al., 2008). На исследуемой нами территории под действием загрязнения происходит изреживание древостоя (Усольцев и др., 2009). Поскольку исследуемые ценопопуляции *L. flos-cuculi* населяют луга, сформировавшиеся на лесных полянах, то изреживание разделяющих их лесных массивов ведет к дефрагментации местообитаний *L. flos-cuculi*, а также к интенсификации потока генов между соседними ценопопуляциями на загрязненной территории. Соответственно в качестве альтернативной гипотезы можно выдвинуть предположение об увеличении внутрипопуляционной генетической изменчивости *L. flos-cuculi* в градиенте загрязнения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В июле — августе 2012 г. в трех указанных выше зонах загрязнения в девяти ценопопуляциях (по три на зону) проведен сбор семян, а также образцов листьев и стеблей со взрослых растений. Образцы листьев были высушены при комнатной температуре до воздушно-сухого состояния и заморожены при −20°С для последующего генетического анализа. В феврале 2013 г. в условиях оптимального питания (садовый почвогрунт «Гумимакс», Россия), влажности, температуры и освещения с каждого материнского растения было пророщено по 20 семян. Через 80 дней с выросших растений были собраны, высушены и заморожены листья для генотипирования. Таким образом, из каждой ценопопуляции генотипировано по 15 особей родительского поколения, тогда как семенное потомство представлено 115,143 и 124 особями соответственно в ценопопуляциях № 1, № 2 и № 3, в фоновой зоне; 53, 75 и 61 — в буферной; 183, 158 и 147 — в импактной. Всего в анализ включено 1194 особи.

Генотипирование проведено на основе шести микросателлитных маркеров ядерной ДНК (табл. 1) по методике (Galeuchet et al., 2002; Aavik et al., 2012). Нами были разработаны два варианта мультиплексной полимеразной реакции (ПЦР). Характеристика мультиплексов, а также входящих в них генетических маркеров, приведена в табл. 2.

Экстракцию общей ДНК осуществляли из воздушно-сухих образцов массой 16–25 мг с помощью набора AxyPrep Multisource Genomic DNA Miniprep Kit (Axygen, США) в соответствии с рекомендациями производителя. Гомогенизацию предварительно замороженных в жидком азоте образцов проводили с использованием вибрационной мельницы MM 400 (Retsch, Германия) в течение 30 с при амплитуде 30 Гц. Амплификацию ДНК осуществляли в мультиплексах с использованием набора для ПЦР Qiagen Multiplex PCR Kit (Qiagen, Нидерланды) и термоциклера GeneAmp 2720 (Applied Biosystems, США) в реакционном объеме 10 мкл. Протокол изложен в табл. 2.

Капиллярный электрофорез с флюоресцентной детекцией проводили на автоматическом генетическом анализаторе ABI-3130 (Applied Biosystems) в полимере POP-7 (Applied Biosystems). Размеры пиков оценены в ПО GeneMapper v. 3.7 (Applied Biosystems) относительно маркера молекулярного веса S450 (Синтол, Россия) или LIZ-500 (Applied Biosystems).

Расчет разнообразия родительского поколения проведен по имеющимся полным выборкам. Из-за большого размера и структурированности выборок семенного потомства параметры его разнообразия рассчитаны для случайных выборок, состоящих из 15 особей, изъятых из каждой ценопопуляции по 1000 раз. Расчеты выполнены в ПО R v. 3.1.0 (*R* Development Core Team, 2014).

ТАБЛИЦА 1. Характеристика микросателлитных локусов *L. flos-cuculi*

Локус		Последовательность праймеров 5' – 3'	Флуоресцентная метка	№ в GenBank
Мультиплекс 1				
Cuculi 12	F R	CATGGTTGTCGACTTGTCGTAG AACCCTAAATCCCCTCTCACC	FAM	AF469941
Cuculi 4	F R	TCGGGAAACCGAGCATATAG GTGCAGAGAGGTGAGGAAGG	FAM	AF469938
Cuculi 8	F R	GGTGCATGAGTAACCTTTGTTG CAAATAACCTACGCACGCATAC	ROX	AF469940
Cuculi 13	F R	CTGCAAAACAATCTTCAAATGC CTGCTTTTTGATCGAGATATGG	HEX	AF469942
Cuculi 19	F R	CAGCGCTAAGGTACTCGTATTG GTTAGAACGCGTTGTGAAGCTA	HEX	AF469944
Мультиплекс 2				
Cuculi 17	F R	CCAGGCTGTCATCCTAACAAAC AATTACCCCCAACCAAACGCCCCC	ROX	AF469943
Cuculi 5	F R	TGCGTCAGCGAGTTTAGTGA ACTTCCATGTCGACGAATCC	FAM	AF469939

Примечание: F – прямой праймер (во всех случаях несет флуоресцентную метку на 5' конце); R – обратный праймер; № в GenBank – инвентарный номер в системе Национального центра биотехнологической информации США (National Center for Biotechnology Information, NCBI: http://www.ncbi.nlm.nih.gov).

ТАБЛИЦА 2. Условия проведения ПЦР

Этап ПЦР	Мультиплекс 1	Мультиплекс 2
Активация полимеразы	95°C (15 мин)	95°C (15 мин)
Количество циклов	30	30
Денатурация ДНК	94°C (30 с)	94°C (30 с)
Отжиг ДНК-затравок	62°C (90 с)	64°C (90 с)
Синтез ДНК	72°C (60 с)	72°C (60 с)
Финальная элонгация	72°C (30 мин)	72°C (30 мин)

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Информативность использованной системы маркеров. Локус *Cuculi 13*, демонстрировавший полиморфизм в европейских популяциях *L. flos-cuculi* (Galeuchet et al., 2002), оказался мономорфным, поэтому он был исключен из дальнейшего анализа. Пять остальных маркеров в среднем имели по 9.3 аллели, тем самым демонстрируя высокую чувствительность при идентификации генотипов. Распределение количества аллелей по локусам неравномерно (табл. 3): максимальное количество аллелей обнаружено для локуса *Cuculi 12*, и всего три аллели для *Cuculi 8*. Информативность всех маркеров, за исключением *Cuculi 8*, сходна.

ТАБЛИЦА 3. Показатели информационной насыщенности генетических данных

Параметр	*Cuculi 12*	*Cuculi 4*	*Cuculi 8*	*Cuculi 17*	*Cuculi 5*	Среднее по локусам
N_a	14.8 ± 0.8	8.9 ± 0.2	3.0 ± 0	13.2 ± 0.5	6.7 ± 0.4	9.3 ± 0.7
N_e	3.5 ± 0.5	4.6 ± 0.5	1.7 ± 0.2	3.3 ± 0.4	3.0 ± 0.1	3.2 ± 0.2
I	1.5 ± 0.2	1.7 ± 0.1	0.7 ± 0.1	1.5 ± 0.1	1.3 ± 0.1	1.3 ± 0.1

Примечание: Указаны среднее значение ± стандартная ошибка; учетная единица – ценопопуляция (n = 9; при среднем количестве особей в ценопопуляции 156.8 ± 5.2); выборка включает как родительские растения L. flos-cuculi, так и их потомство. N_a и N_e – наблюдаемые и ожидаемые количества аллелей на локус, I – индекс Шеннона.

Внутрипопуляционное генетическое разнообразие. Аллельное разнообразие (рис. 1 а, б), а также доля гетерозигот (рис. 1 в, г) в ценопопуляциях импактной зоны ниже, чем на буферной и фоновой территориях, причем как в родительском поколении, так и в потомстве. Это подтверждает нашу основную рабочую гипотезу и свидетельствует об эффекте основателя в ходе заселения местообитаний вблизи завода или в результате элиминации значительной части популяции, например из-за токсического стресса, а также о повышенной частоте инбридинга в течение времени работы завода.

Значения индекса фиксации Райта (F_{IS}) в ценопопуляциях импактной зоны, как правило, ниже, чем в фоновой и буферной. В обоих поколениях для фоновой и буферной территорий F_{IS} близок к нулю: зарегистрированы невысокие положительные значения в потомстве и отрицательные — в родительском поколении (рис. 2). Положительные F_{IS} свидетельствуют о недостатке гетерозигот в ценопопуляциях, который может быть вызван повышением частоты инбридинга

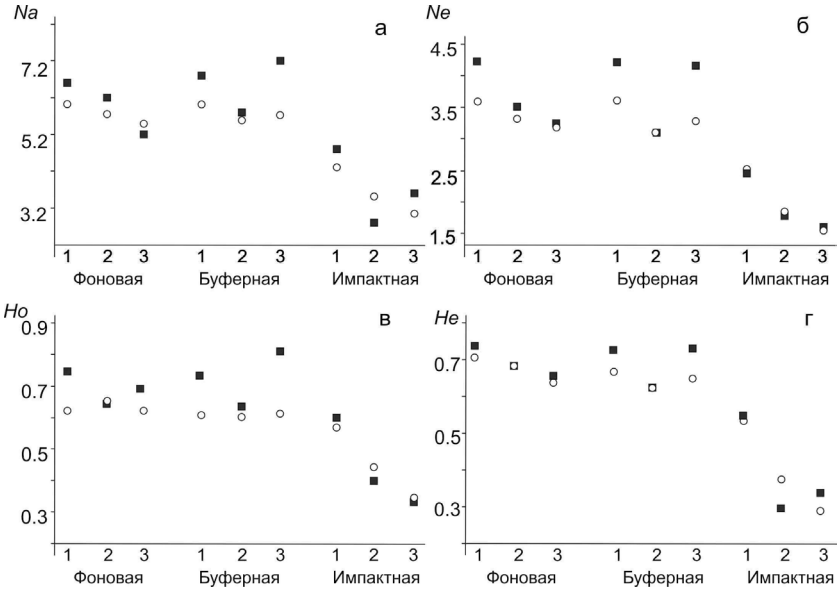


Рис. 1. Параметры внутрипопуляционного разнообразия L. flos-cuculi, рассчитанные для разных поколений. На оси абсцисс – зона загрязнения и номер ценопопуляции в ней; квадраты – родительское поколение, круги — семенное потомство; N_a и N_e – наблюдаемые и ожидаемые количества аллелей на локус; H_o и H_e – наблюдаемая и ожидаемая доля гетерозигот.

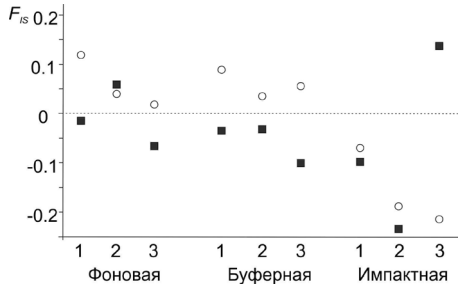


Рис. 2. Коэффициенты инбридинга в ценопопуляциях L. flos-cuculi, рассчитанные для разных поколений.
На оси абсцисс – зона загрязнения и номер ценопопуляции в ней; квадраты – родительское поколение, круги – семенное потомство; F_{IS} – коэффициент инбридинга Райта ($F_{IS} = 1 - H_O / H_e$, где H_e – ожидаемая гетерозиготность, H_O – наблюдаемая гетерозиготность).

в ближайшем прошлом. Отрицательные F_{IS}, наоборот, указывают на избыток гетерозигот и соответственно на повышение частоты аутбридинга в ближайшем прошлом (Rousset, 2002).

Для ценопопуляций №1 и №2 импактной зоны показаны отрицательные F_{IS} как в родительском поколении, так и в потомстве, что свидетельствует о повышенной частоте аутбридинга по сравнению с популяциями фоновой и буферной зон. В то же время для ценопопуляции №3 импактной зоны характерно максимальное значение F_{IS} в родительском поколении, указывающее на его высокую степень инбредности, и вместе с тем наиболее низкое из всех полученных значение F_{IS} в потомстве, свидетельствующее об избытке гетерозигот в этом поколении.

Полученные результаты могут быть хорошо интерпретированы с точки зрения временной динамики условий среды в исследуемых местообитаниях. За последние два десятилетия произошло снижение выбросов медеплавильного завода с 225 до 5 тыс. т в год (Воробейчик и др., 2014). И хотя содержание кислоторастворимых форм тяжелых металлов в корнеобитаемом слое почвы загрязненных зон не уменьшилось (Трубина и др., 2014), снижение атмосферных выбросов обусловливает снижение токсического пресса на растения как напрямую (уменьшение концентраций газообразных поллютантов), так и косвенно — через повышение pH почвы и соответственно снижение биодоступности тяжелых металлов. Вероятно, по этой причине в течение последних 10 лет происходит «олуговение» импактной территории, т.е. зарастание исследуемых участков *Agrostis capillaris* и *L. flos-cuculi*, а в отдельных локалитетах и другими луговыми видами. При этом уровень межвидовой конкуренции в импактной зоне ниже, чем в фоновой и буферной, тогда как плотность особей *L. flos-cuculi* намного выше.

Таким образом, на основе полученных результатов можно сделать вывод об эффекте основателя и повышенной частоте инбридинга в истории популяции импактной зоны. Вместе с тем для нее отмечено снижение частоты инбридинга в недавнем прошлом по сравнению с популяциями фоновой и буферной зон.

На наш взгляд, наиболее интересные результаты получены для ценопопуляции №3 в импактной зоне. Низкое аллельное разнообразие, свидетельствующее о сильно выраженном (или недавнем) эффекте основателя, и высокое значение F_{IS} для взрослых особей, указывающее на высокую частоту инбридинга в истории этой ценопопуляции, а также наиболее низкое значение F_{IS} в последнем поколении можно рассматривать как квинтэссенцию популяционно-генетических процессов *L. flos-cuculi* в импактной зоне.

Автор выражает признательность В.С. Микрюкову, Е.Л. Воробейчику, М.В. Модорову, В.Л. Семерикову и коллективу лаборатории молекулярной экологии растений ИЭРиЖ УрО РАН за помощь при генетическом анализе и в обсуждении результатов. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 14-04-31345, 12-04-32116), а также Программы развития ведущих научных школ (НШ-2840.2014.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В., Бергман И.Е. Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2014. № 6 (в печати).

Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонтов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1994. 280 с.

Дуля О.В., Микрюков В.С. Изменение формы и размера листьев *Lychnis flos-cuculi* L. в градиенте полиметаллического загрязнения // Вестн. ТГУ. Сер. «Естественные и гуманитарные науки». 2013. Т. 18. № 3. С. 778–782.

Дуля О.В., Микрюков В.С., Воробейчик Е.Л. Стратегии адаптации *Deschampsia caespitosa* и *Lychnis flos-cuculi* к загрязнению тяжелыми металлами: анализ на основе зависимости доза–эффект // Экология. 2013. № 4. С. 243–253.

Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 393 с.

Трубина М.Р., Воробейчик Е.Л., Хантемирова Е.В и др. Динамика лесной растительности после снижения промышленных выбросов: быстрое восстановление или продолжение деградации? // Доклады РАН. 2014 (в печати).

Трубина М.Р., Дуля О.В. Особенности изменения численности локальных популяций и характера размещения особей луговых видов в окрестностях медеплавильного завода // Мат-лы междун. конф. Екатеринбург: изд-во Урал. ун-та. Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель. 2007. С. 639–649.

Усольцев В.А., Воробейчик Е.Л., Хантемирова Е.В. и др. Исследование биологической продуктивности насаждений по градиентам аэрозагрязнений: методический анализ и перспективы // Вестн. МарГТУ. Сер. «Лес. Экология. Природопользование». 2009. № 2. С. 67–76.

Aavik T., Edwards P.J., Holderegger R. et al. Genetic consequences of using seed mixtures in restoration: A case study of a wetland plant *Lychnis flos-cuculi* // Biological Conservation. 2012. V. 145. № 1. P. 195–204.

Bowman G., Perret C., Hoehn S. et al. Habitat fragmentation and adaptation: a reciprocal replant-transplant experiment among 15 populations of *Lychnis flos-cuculi* // J. of Ecology. 2008. V. 96. № 5. P. 1056–1064.

Bush E.J., Barrett S.C.H. Genetics of Mine Invasions by *Deschampsia cespitosa* (Poaceae) // Canad. J. of Botany. 1993. V. 71. № 10. P. 1336–1348.

Chaloupecká E., Leps J. Equivalence of competitor effects and tradeoff between vegetative multiplication and generative reproduction: case study with *Lychnis flos-cuculi* and *Myosotis nemorosa* // Flora. 2004. V. 199. № 2. P. 157–167.

Ducousso A., Petit D., Valero M., Vernet P. Genetic-variation between and within populations of a Perennial Grass: *Arrhenatherum elatius* // Heredity. 1990. V. 65. P. 179–188.

Galeuchet D.J., Husi R., Perret C. et al. Characterization of microsatellite loci in *Lychnis flos-cuculi* (Caryophyllaceae) // Molecular Ecology Notes. 2002. V. 2. № 4. P. 491–492.

Jensen K., Meyer C. Effects of light competition and litter on the performance of *Viola palustris* and on species composition and diversity of an abandoned fen meadow // Plant Ecology. 2001. V. 155. № 2. P. 169–181.

Leimu R., Kloss L., Fischer M. Effects of experimental inbreeding on herbivore resistance and plant fitness: the role of history of inbreeding, herbivory and abiotic factors // Ecology Letters. 2008. V. 11. № 10. P. 1101–1110.

Mengoni A., Barabesi C., Gonnelli C. et al. Genetic diversity of heavy metal-tolerant populations in *Silene paradoxa* L. (Caryophyllaceae): a chloroplast microsatellite analysis // Molecular Ecology. 2001. V. 10. № 8. P. 1909–1916.

Nordal I., Haraidsen K.B., Ergon A., Eriksen A.B. Copper resistance and genetic diversity in *Lychnis alpina* (Caryophyllaceae) populations on mining sites // Folia Geobotanica. 1999. V. 34. P. 471–481.

R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing.URL: http://www.R-project.org/.

Rousset F. Inbreeding and relatedness coefficients: what do they measure? // Heredity. 2002. V. 88. P. 371–380.

Vekemans X., Lefebvre C. On the evolution of heavy-metal tolerant populations in *Armerin maritima*: Evidence from allozyme variation and reproductive barriers // Journal of Evolutionary Biology. 1997. V. 10. № 2. P. 175–191.

Wu L., Thurman D.A., Bradshaw A.D. The uptake of copper and its effects upon respiratory processes of roots of copper-tolerant and non-tolerant clones of *Agrostis stolonifera* // New Phytologist. 1975. V. 75. P. 225–230.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ СЕКЦИИ *CENANTRUM РОДА ASTRAGALUS* (FABACEAE)

О.С. Дымшакова*, Д.А. Кривенко**

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург
**Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Национальный исследовательский Иркутский государственный технический университет, Иркутск

Ключевые слова: аллозимы, Astragalus, генетическая структура, дифференциация, полиморфизм.

Секция *Cenantrum* Bunge является одной из сложных в роде *Astragalus* L. (Fabaceae Lindl.). Представители секции характеризуются высоким морфологическим полиморфизмом, вследствие чего мнения об объеме и самостоятельности микровидов, входящих в комплексы «супер-видов» *A. frigidus* (L.) A. Gray s.l. (= A. *secundus* DC.) и *A. mongholicus* Bunge s.l. (= *A. membranaceus* Bunge, = *A. propinguus* Schischk.), неоднозначны (Гончаров и др., 1946; Yakovlev et al., 1996; Zhu, 2005; Podlech, Zarre, 2013; и др.). Эти данные получены с помощью традиционных систематических методов, а также привлекались биохимический метод (Сиднева, 2005; Коцупий, 2006) и исследования ITS (internal transcribed spacer) (Dong et al., 2003). Несмотря на это, многие таксономические вопросы до сих пор остаются спорными и противоречивыми. Кроме того, один из представителей секции — *A. sericeocanus* Gontsch. — является молодым эндемичным видом северо-восточного побережья оз. Байкал (Малышев, Пешкова, 1984). Актуален вопрос о происхождении этого вида и его филогенетических отношениях с другими представителями секции *Cenantrum*.

В последнее время все чаще для систематических исследований используются молекулярно-генетические методы, позволяющие уточнять границы видов, а также оценивать их эколого-генетический потенциал и эволюционные перспективы (Endress, 2003). Для видов рода *Astragalus* известно достаточно большое количество молекулярно-генетических исследований (Osaloo et al., 2003; Knaus et al., 2005; и др.). Для видов секции *Cenantrum* подобные исследования проводили для популяций *A. membranaceus* Bunge (=*A. mongholicus* Bunge) из Китая (Yip, Kwan, 2006). Сибирский материал в такие работы не привлекался.

Цель данного исследования — с помощью аллозимного анализа охарактеризовать генетическое разнообразие популяций и оценить степень генетического родства видов астрагалов секции *Cenantrum*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследовали три вида астрагалов секции Cenantrum: *A. frigidus*, *A. mongholicus*., *A. sericeocanus* — в понимании таксономических границ Подлеха и Зарре (Podlech, Zarre, 2013). *A. frigidus* — полиморфный евразийский вид, произрастает в лесах и различных поясах гор, на северном пределе распространения доходит до гипоарктических широт. *A. mongholicus* также полиморфный вид, основная часть его ареала приурочена к степным межгорным котловинам Южной Сибири и прилегающих территорий Казахстана, Монголии и отчасти Китая, отмечен также на Дальнем Востоке и в Якутии (Podlech, Zarre, 2013). Недавно обнаружено единственное местонахождение в Свердловской области (Князев, 2006). *A. sericeocanus* — эндемик северной части побережья оз. Байкал, псаммофит (Малышев, Пешкова, 1984).

Для анализа изоферментов использовали проростки исследуемых видов, полученные в лабораторных условиях из семян, по одному от каждой особи. Семена собраны в природных местообитаниях на территории Байкальской Сибири и на Среднем Урале (табл. 1). Предварительно были посчитаны числа хромосом на образцах из исследованных популяций (Krivenko et al., 2013; Probatova et al., 2013). Все виды являются диплоидными (рис. 1). Экстракция белков и электрофорез в полиакриламидном геле проведены стандартными методами, использованными ранее при изучении аллозимной изменчивости *Trifolium pratense* L. (Семериков, Беляев, 1995). Гистохимическое окрашивание зон ферментной активности выполнено согласно протоколам Р.В. Мерфи с соавт. (Murphy et al., 1990).

Исследованы следующие ферментные системы: фосфоглюкоизомераза (PGI, EC 5.3.1.9), алкогольдегидрогеназа (ADH, EC 1.1.1.1), 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (6-PGD, EC 1.1.1.44), лейцинаминопептидаза (LAP, EC 3.4.11.1), глутаматоксалоацетаттрансаминаза (GOT, EC 2.6.1.1), никотинамиддинуклеотидфосфатдегидрогеназа (NADHD, EC 1.6.99.5), флуоресцирующая эстераза (F-EST, EC 3.1.1.1). На электрофореграммах были выявлены зоны ферментативной активности, контролируемые соответствующими генными локусами, которые обозначали буквами в соответствии с подвижностью фракции ферментов, начиная с более подвижного.

Показатели генетической изменчивости рассчитаны с помощью пакета программ BIOSYS-2 (Swofford, Selander, 1981) и GENEPOP 4.2 (Rousset, 2008). Генетические дистанции (D_N) между популяциями определены методом невзвешенных парно-групповых средних, UPGMA-дендрограмма построена на основе несмещенных генетических дистанций (Nei, 1978) в программе NTSYSpc 2.02 (Rolf, 1998), значения бутстреп поддержки, подтвержденные 100 пермутациями, получены в программе PHYLIP 3.695 (Felsenstein, 2013).

ТАБЛИЦА 1. Исследованные виды рода *Astragalus* секции Cenantrum

Вид	Популяция	Местонахождение	ID ваучера в IRK
A. frigidus	Мойготы	Республика Бурятия, Тункинский район, долина р. Иркут, окрестности д. Мойготы, правый берег р. Иркут	29593
	Игирма	Иркутская область, Нижнеилимский район, в 57 км к северо-востоку от пгт. Новая Игирма, р. Большая Ялыка, около 17 км вверх по течению от устья	24684
A. mongholicus	Горячинск	Республика Бурятия, Прибайкальский район, 2.5 км на северо-восток от п. Горячинск, вблизи поймы р. Таловка	32252
	Николаевский	Республика Бурятия, Тарбагатайский район, 15-й км спиртзаводской трассы, 5 км на север от п. Николаевский	32253
	Ялга	Иркутская область, Ольхонский район, о. Ольхон, в 5 км на восток от с. Ялга, окрестности оз. Шара-Нур	28970
	Голендухино	Свердловская область, Режевской район, правый берег р. Реж, около 2.5 км к юго-востоку от с. Голендухино	32724
A. sericeocanus	Турка	Республика Бурятия, Прибайкальский район, в 5 км к юго-западу от устья р. Турка, окрестности с. Турка	23490

Примечание. IRK – Гербарий Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН, г. Иркутск.

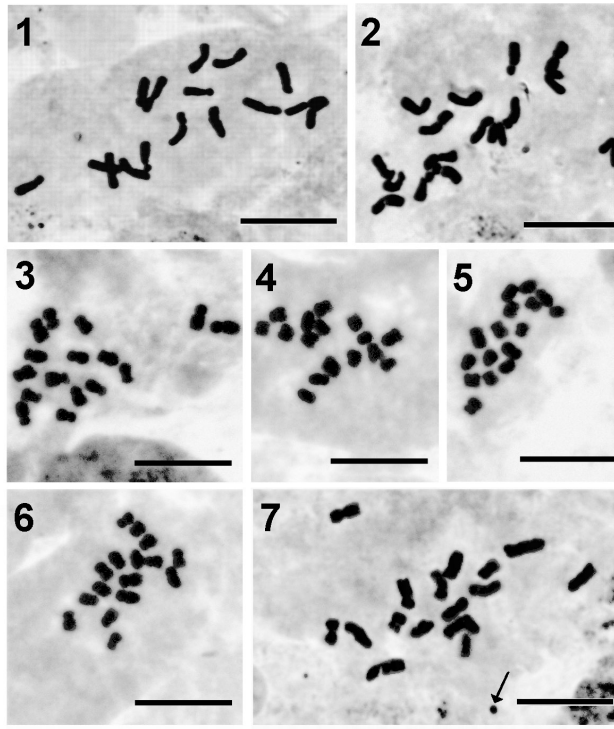


Рис. 1. Метафазные пластинки видов рода Astragalus полученные из разных популяций: 1 – Мойготы; 2 – Игирма – A. frigidus; 3 – Горячинск; 4 – Николаевский; 5 – Ялга; 6 – Голендухино – A. mongholicus; 7 – Турка (стрелкой показана B-хромосома) – A. sericeocanus. Все виды 2n = 2x = 16. Масштабная линейка – 10 мкм.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В шести ферментных системах проанализировано 10 генных локусов с 47 аллельными вариантами. В системе F-EST не удалось объяснить результаты в терминах «локус-аллель». Всего исследовано 190 особей. По всем 10 локусам исследуемые популяции оказались полиморфными, за исключением *A. mongholicus*-Голендухино, и в дальнейшем анализе эта выборка рассматривается отдельно. Один аллель (*Pgi-B-2*) характерен для всех исследованных популяций, остальные встречаются лишь в нескольких или одной. В популяциях *A. frigidus*, *A. mongholicus* и *A. sericeocanus* только три основных аллеля (*Pgi-B-2*, *Adh-4*, *NadHd-B-1*) являются общими. В двух популяциях *A. frigidus* выявлено 27 аллелей, из них 59.3% общие. Специфичны

для этого вида пять аллелей: *Adh-5*, *6-Pgd-B-4*, *Got-B-3*, *Got-C-4* и *NadHd-A-3*. Для трех популяций *A. mongholicus* выявлено 38 аллелей, 44.7% из них общие. Обнаружено два специфичных аллеля *Got-C-5* (Горячинск) и *6-Pgd-B-5* (Николаевское). У *A. sericeocanus* выявлено 26 аллелей, из них три — *Adh-7*, *6-Pgd-A-4*, *6-Pgd-A-5* — характерны только для этого вида. В мономорфной популяции *A. mongholicus*-Голендухино в большинстве локусов зафиксированы наиболее часто встречающиеся аллели. В то же время все исследованные особи данной популяции гомозиготны по аллелю *Adh-1*, частота которого в других популяциях не превышает 10%, по редкому аллелю *Nadh-B-2*, обнаруженному еще только у *A. sericeocanus*, а также по специфичному аллелю *6-Pgd-A-6*.

Значения основных показателей генетического полиморфизма в исследованных популяциях приведены в табл. 2. Среднее число аллелей на локус (A) варьирует от 2.1 до 3.0, эффективное число аллелей (N_e) — от 1.22 до 1.33. Доля полиморфных локусов (P_{99}) во всех популяциях высокая — от 80 до 90%. Средняя наблюдаемая гетерозиготность (H_o) составляет от 0.166 до 0.247 и почти у всех популяций она ниже, чем значения ожидаемой гетерозиготности (H_e), варьировав-

ТАБЛИЦА 2. Значения основных показателей генетического полиморфизма для видов рода *Astragalus*

Вид / популяция	N_i	N_l	A	A_p	P_{99}, %	H_o	H_e
A. frigidus Мойготы	30	28.6 (0.8)	2.1 (0.2)	1.22	80.0	0.182 (0.068)	0.181 (0.054)
A. frigidus Игирма	30	30.0 (0.0)	2.2 (0.2)	1.23	80.0	0.190 (0.065)	0.218 (0.065)
A. mongholicus Горячинск	20	20.0 (0.0)	3.0 (0.4)	1.27	90.0	0.210 (0.036)	0.321 (0.071)
A. mongholicus Николаевский	17	16.9 (0.1)	2.5 (0.3)	1.33	80.0	0.247 (0.067)	0.296 (0.070)
A. mongholicus Ялга	38	33.0 (0.7)	2.8 (0.3)	1.19	90.0	0.166 (0.069)	0.274 (0.071)
A. mongholicus Голендухино	18	18.0 (0.0)	1.0 (0.0)	1.00	0.0	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)
A. sericeocanus Турка	37	31.1 (1.2)	2.7 (0.4)	1.27	80.0	0.213 (0.069)	0.274 (0.071)

Примечание. N_i – число исследованных растений; N_l – среднее число исследованных локусов; A – среднее число аллелей на локус; A_p – количество аллелей на полиморфный локус; P_{99}, % – полиморфность с учетом 99%-ного критерия; H_o – средняя наблюдаемая гетерозиготность; H_e – средняя ожидаемая гетерозиготность; в скобках – стандартная ошибка среднего.

шей от 0.181 до 0.321. Разница значений H_o и H_e значимая ($p < 0.05$), за исключением популяции *A. frigidus*-Мойготы ($p = 0.07$).

Полученные нами значения основных показателей генетического полиморфизма в изученных популяциях астрагалов выше по сравнению с другими астрагалами: так, например, для *A. bibullatus* Barneby et Bridges — $P = 25.6\%$, $A = 1.4$, $H_o = 0.064$, $H_e = 0.063$ (Baskauf, Snapp, 1998); для *A. tennesseensis* A. Gray — $P = 43.1\%$, $A = 1.71$, $H_e = 0.148$ (Edwards et al., 2004); для *A. humillimus* Freyn (= *A. prosgatus* Barneby) — $P = 33.3\%$, $A = 1.39$, $H_o = 0.104$, $H_e = 0.139$; для *A. troglodytes* Wats — $P = 44.4\%$, $A = 1.67$, $H_o = 0.149$, $H_e = 0.204$ (Allphin et al., 2005) и др. Более того, полученные показатели выше, чем для травянистых бобовых: $P = 53.0\%$, $H_e = 0.160$ (Hamrick, Godt, 1996). Вероятно, это связано с тем, что исследуемые нами популяции находятся вблизи центра ареала исследуемой группы таксонов, а высокий уровень полиморфизма указывает на большой адаптивный потенциал популяций.

Несмотря на то, что эффективная плотность исследуемой популяции эндемичного вида *A. sericeocanus* вдвое меньше экологической (Жмудь и др., 2012), значения генетического полиморфизма выше, чем у других эндемичных астрагалов. Так, например, для *A. oniciformis* Barneby — H_o от 0.140 до 0.180 (Alexander et al., 2004); для уральского эндемика *A. clerceanus* Iljin et Krasch. — $P = 44.5\%$, $A = 1.67$, $H_o = 0.144$, $H_e = 0.163$ (Кутлунина и др., 2009); для эндемичных видов в целом — ($A = 1.8$, $H_o = 0.096$ (Hamrick, Godt, 1996). Вероятно, такой уровень полиморфизма *A. sericeocanus* поддерживается особенностями системы опыления (энтомофилия) и большой продолжительностью жизни особей, которая приводит к наличию перекрывающихся поколений и увеличивает эффективную численность популяции.

Результаты анализа генетической структуры популяций *A. mongholicus* с помощью индексов фиксации Райта приведены в табл. 3. Для каждой особи характерен дефицит гетерозигот 31.2% относительно популяции и 35.1% — относительно группы в целом. Среднее значение показателя коэффициента инбридинга популяции относительно всего вида (F_{st}) составляет 0.057. Следовательно, на межпопуляционную изменчивость *A. mongholicus* приходится 5.7% от выявленной генетической изменчивости. В целом каждая отдельная популяция поддерживает 94.3% генетической изменчивости вида.

Выявлена большая генетическая дистанция ($D_N = 1.24$) между выборками *A. frigidus* и *A. mongholicus–A. sericeocanus* (рис. 2). Это можно объяснить указанными выше резкими генетическими различиями между этими двумя группами астрагалов. Более того, у *A. frigidus* отсутствует дублирующий локус *Got-D*, который наблюдается у *A. mongholicus–A. sericeocanus*. Такие данные свидетельствуют о высокой эволюционной обособленности *A. frigidus* от других изученных

астрагалов, а также отражает их степень родства и представление о естественном делении секции на подсекции по анатомо-морфологическим признакам: *A. frigidus* относится к подсекции Elliptica Gontsch. — длиннокорневищные растения с эллиптическими бобами и 3–8 листочками; *A. mongholicus* и *A. sericeocanus* — представители

ТАБЛИЦА 3. Значения индексов фиксации Райта для популяций *Astragalus mongholicus*

Локус	*F*is	*F*it	*F*st
Pgi-A	0.444	0.465	0.037
Pgi-B	0.080	0.116	0.039
Adh	0.518	0.531	0.029
6-Pgd-A	0.095	0.110	0.017
6-Pgd-B	0.074	0.153	0.085
Lap-B	0.656	0.684	0.082
Got-B	0.050	0.130	0.084
Got-C	0.047	0.153	0.111
NadH-A	0.334	0.359	0.038
Среднее	0.312	0.351	0.057

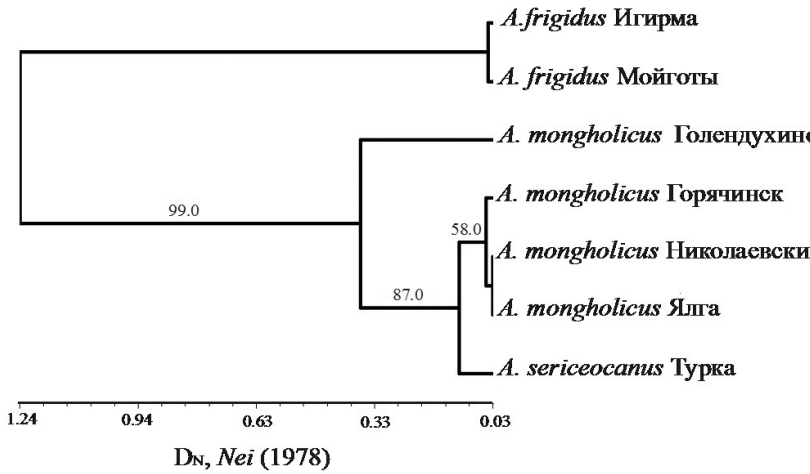


Рис. 2. Дендрограмма сходства популяций видов рода Astragalus секции Cenantrum, построенная на основе генетических дистанций D_N. Значения бутстрепа приведены при соответствующих узлах ветвления.

подсекции Semilunaria Gontsch. — каудексные стержнекорневые растения, с сильно неравнобокими, почти округлыми бобами, с 10–18 парами листочков (Гончаров и др., 1946; Безделев, Безделева, 2006).

Между популяциями *A. mongholicus* наблюдается небольшая генетическая дистанция (от 0.02 до 0.03), что соответствует межпопуляционным различиям (Шурхал и др., 1993). Дистанция между ними и эндемичным видом *A. sericeocanus* выше (D_N=0.10). Вероятно, это связано с наличием специфичных для каждого вида аллелей, а также различиями в частотах аллелей. Между этими видами в системе F-EST имеются качественные различия по расположению бендов, которые указывают на генетическую самостоятельность данных таксонов. Можно предположить, что эти виды формировались дивергентно от какого-то общего предка.

Большую дистанцию (D_N=0.36) между группой популяций *A. mongholicus – A. sericeocanus* и *A. mongholicus*-Голендухино можно объяснить только мономорфностью последней, которая не позволяет корректно оценивать генетические связи. Ее следует относить к периферическим популяциям, которые обычно характеризуются низкой изменчивостью (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Vucetich, Waite, 2003). Вероятно, эта популяция реликтовая и является фрагментом ранее существовавшей обширной предковой популяции. Ее мономорфность можно объяснить многократным прохождением через «бутылочное горлышко».

ВЫВОДЫ

1. Все изученные популяции астрагалов (за исключением *A. mongholicus*-Голендухино) являются высокополиморфными, с высоким уровнем гетерозиготности, которая предоставляет возможность для адаптаций и микроэволюционных преобразований.

2. Популяции *A. frigidus* и группы популяций *A. mongholicus–A. sericeocanus* по аллозимным маркерам относятся к разным кластерам, что соответствует представлениям о естественном делении секции на подсекции по морфологическим признакам.

3. Сходство *A. mongholicus* и *A. sericeocanus* по аллозимным маркерам свидетельствует об их тесном родстве, в то же время наличие видоспецифичных аллелей свидетельствует об их видовой самостоятельности.

4. Мономорфность популяции *A. mongholicus*-Голендухино, вероятно, определяется изоляцией популяции и дрейфом генов. Возможно, популяция является реликтовой.

Выражаем благодарность к.б.н. А.Ю. Беляеву за помощь в проведение аллозимного анализа и предоставленные семена *A. mongholicus* из Свердловской области; А.В. Верхозиной, Д.В. Санданову и

М.С. Князеву — за помощь в сборе материала; д.б.н. В.Л. Семерикову — за полезное обсуждение полученных результатов.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (проекты №14-04-31023-мол_а, 14-47-04125-р_сибирь_а) и Междисциплинарного интеграционного проекта СО РАН №17.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безделев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2006. 296 с.

Гончаров Н.Ф., Попов М.Г., Борисова А.Г. и др. Род *Astragalus L.* — Астрагал // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. Т. 12. 915 с.

Жмудь Е.В., Елисафенко Т.В., Кривенко Д.А. и др. Состояние ценопопуляций *Astragalus sericeocanus* (Fabaceae) — эндемика восточного побережья озера Байкал // Бот. журн. 2012. Т. 97. № 10. С. 1310–1320.

Князев М.С. К проектам Красных книг Пермского края и Свердловской области // Проблемы красных книг регионов России: Мат-лы межрегион. науч.-практ. конф. Пермь: Перм. ун-т, 2006. С. 154–157.

Коцупий О.В. Биохимическая дифференциация видов секции *Cenantrum* рода *Astragalus* по составу фловоноидов // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Мат-лы V междунар. науч.-практ. конф. Барнаул: АРТИКА, 2006. С. 128–133.

Кутлунина Н.А., Зимницкая С.А., Максимова М.С. Генетическая изменчивость *Astragalus clerceanus* Iljin et Krasch. в связи со структурой системы размножения и размером популяций // Ботанические исследования на Урале: Мат-лы регион. конф. с междунар. участием, посвящ. памяти П.Л. Горчаковского. Пермь: Перм. ун-т, 2009. С. 216–219.

Малышев Л.И., Пешкова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1984. 265 с.

Семериков В.Л., Беляев А.Ю. Аллозимный полиморфизм в природных популяциях и культурных сортах клевера лугового (*Trifolium pratense* L.) // Генетика. 1995. Т. 31. № 6. С. 815–819.

Сиднева О.В. Биохимическая специфичность сибирских видов секции *Cenanirum* Koch рода *Astragalus* L. (Fabaceae) // Turczaninowia. 2005. Т. 8. Вып. 4. С. 73–82.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М: Наука, 1973. 277 с.

Шурхал А.В., Подогас А.В., Животовский Л.А. Уровни генетической дифференциации жестких сосен род *Pinus*, подрод *Pinus*, по данным аллозимной изменчивости // Генетика. 1993. Т. 29. № 1. С. 77–90.

Alexander J.A., Liston A., Popovich S.J. Genetic diversity of the narrow endemic *Astragalus oniciformis* (Fabaceae) // Am. J. Bot. 2004. V. 91. № 12. P. 2004–2012.

Allphin L., Brian N., Matheson T. Reproductive success and genetic divergence among varieties of the rare and endangered *Astragalus cremnophylax* (Fabaceae) from Arizona, USA // Conservation Genetics. 2005. V. 6. № 5. P. 803–821.

Baskauf C., Snapp S. Population genetics of the cedar glad endemic *Astragalus bibullatus* (Fabaceae) using isozymes // Ann. Missouri Bot. Gard. 1998. V. 85. № 1. P. 90–96.

Dong T.T.X., Ma X.Q., Clarke C. et al. Phylogeny of *Astragalus* in China: Molecular Evidence from the DNA Sequences of 5S rRNA Spacer, ITS, and 18S rRNA // J. Agric. Food Chem. 2003. V. 51. №. 23. P. 6709–6714.

Edwards A.L., Wiltshire B., Nickrent D.L. Genetic diversity in *Astragalus tennesseensis* and the federal endangered *Dalea foliosa* (Fabaceae) // J. Torrey Bot. Soc. 2004. V. 131. № 3. P. 279–291.

Endress P.K. Morphology and angiosperm systematics in the molecular era // Bot. Rev. 2003. V. 68. № 4. P. 545–570.

Felsenstein J. 2013 PHYLIP (phylogeny inference package). Version 3.695. http://evolution.gs.washington.edu/phylip/bugs (дата обращения — май 2014 г.).

Hamrick J.L., Godt M.J.W. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species // Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 1996. V. 351. № 1345. P. 1291–1298.

Knaus B.J., Cronn R.C., Liston A. Genetic characterization of three varieties of *Astragalus lentiginosus* (Fabaceae) // Brittonia. 2005. V. 54. № 4. P. 334–344.

Krivenko D A., Kotseruba V.V., Kazanovsky S.G. et al. *Astragalus frigidus* // IAPT/IOPB chromosome data 16. Ed. Marhold K. // Taxon. 2013. V. 62. № 6. P. 1357– 1358. E. 5.

Murphy R.W., Sites J.W., Buth D.G., Haufler C.H. Proteins I: Isozyme Electrophoresis // Molecular Systematics. Eds Hillis D.M., Moritz C. Sunderland, Massachusetts, USA: Sinauer Associates, Inc. Publ. 1990. P. 45–126.

Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. 1978. V. 89. № 3. P. 583–590.

Osaloo S.K., Maassoumi A.A., Murakami N. Molecular systematics of the genus *Astragalus* L. (Fabaceae): Phylogenetic analyses of nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacers and chloroplast gene ndhF sequences // Plant Syst. Evol. 2003. V. 242. P. 1–32.

Podlech D., Zarre Sh. A taxonomic revision of the genus *Astragalus* L. (Leguminosae) in the Old World. Vienna: Natural History Museum, 2013. V. 1. P. 1–822.

Probatova N.S., Verkhozina A.V., Rudyka E.G., Krivenko D.A. Astragalus frigidus, Astragalus mongholicus, Astragalus sericeocanus // IAPT/IOPB chromosome data 16. Ed. Marhold K. // Taxon. 2013. V. 62. № 6. P. 1361. E. 14.

Rolf F.J. NTSYSpc numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 2.0. User guide // Applied Biostatistics. Inc. Setauret. New York, 1998. 37 p.

Rousset F. Genepop'007: a complete re-implementation of the GENEPOP software for Windows and Linux // Mol. Ecol. Res. 2008. V. 8. № 1. P. 103–106.

Swofford D.L., Selander R.B. BIOSYS_1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics // J. Heredity. 1981. V. 72. № 4. P. 281–283.

Vucetich J.A., Waite T.A. Spatial patterns of demography and genetic processes across the species' range: null hypotheses for landscape conservation genetics // Conserv. Genetics. 2003. V. 4. № 5. P. 639–645.

Yakovlev G.P., Sytin A.K., Roskov Yu.R. Legumes of Nothern Eurasia: A checklist. Kew, 1996. 724 p.

Yip P.Y., Kwan H.S. Molecular identification of *Astragalus membranaceus* at the species and locality levels // J. Ethnopharmacology. 2006. V. 106. № 2. P. 222–229.

Zhu X. Y. Revision of the *Astragalus penduliflorus* complex (Leguminosae — Papilionoidae) // Nord. J. Bot. 2005. V. 23. № 3. P. 283–294.

К РАСПРОСТРАНЕНИЮ СТЕПНЫХ ВИДОВ МЕЛКИХ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ

Е.П. Изварин

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

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

Степные виды мелких млекопитающих занимают важное место в современных экосистемах Урала. Распространены они преимущественно в его южной части (Челябинская и Оренбургская обл., Республика Башкортостан). На Среднем Урале в настоящее время они не встречаются (Марвин, 1969). Только на юге Среднего Зауралья, где проходит северная граница зональной лесостепи (Долгова, 1954; Горчаковский, 1965; Урал и Приуралье, 1968; Колесников и др., 1973; Горчаковский и др., 1994; и др.), обитают большой суслик (*Spermophilus major* Pallas, 1779) и узкочерепная полевка (*Microtus gregalis* Pallas, 1779). В позднем плейстоцене степные виды проникали на север далеко за пределы их современного распространения (до 60º с.ш. и далее), главным образом по восточному склону Уральских гор. Так, степная пищуха встречалась на 62º с.ш. — в верховьях р. Печоры (Смирнов, 1996). В позднем плейстоцене эти виды вместе с тундровыми и лесными входили в состав «тундро-степного» («мамонтового»), или «гиперборейного», комплекса млекопитающих Евразии. В исследованиях их обычно рассматривают в составе этого комплекса (Смирнов, 1995, 1996; Маркова и др., 2008; и др.). Известны работы по отдельным степным видам из позднеплейстоценовых сообществ, но только для территории Зауралья (Малеева, Воробьева,1973; Малеева, Нордстрем, 1974; Струкова, 2003; Погодина, 2006; и др.). На Среднем Урале таких исследований до сих пор не проводилось.

Цель настоящей работы — провести анализ распространения степных видов мелких млекопитающих на Среднем Урале в течение позднего плейстоцена и голоцена на основании оригинальных и литературных данных.

В работе использованы литературные (Смирнов, 1993, 1995; Смирнов и др., 1992, 2009; Фадеева, Смирнов, 2008; Садыкова, 2011; и др.) и собственные данные. Проанализированы данные по 20 местонахождениям: пещеры Махневская-2, Большая Махневская, гроты Дыроватый камень на р. Чусовой, Большой Глухой, Расик

и Дыроватые ребра-5, скала Камень Козий (север Среднего Урала), пещера Аракаево-8, гроты Нижнеиргинский, Сухореченский, Бобылек, Дыроватый камень на р. Серге, Олений, Филин, навесы Красносоколье-2, Усть-Лог-1, Усть-Лог-5, Светлый, Старик, Смотровой (юг Среднего Урала). Главный критерий включения данных в анализ — наличие радиоуглеродных датировок отдельно по каждому условному горизонту отложений (элементарный образец). Использован материал по 82 элементарным образцам, насчитывающий 113 395 зубов мелких млекопитающих и включающий 61 радиоуглеродную дату (из них 26 779 зубов и 17 ^{14}C-дат — собственные данные).

Степные виды мелких млекопитающих в позднем плейстоцене и раннем голоцене были распространены на всей территории Среднего Урала (от 59º до 56º с.ш.), включая Предуралье и Зауралье. Постоянными обитателями были три степных вида: степная пищуха (*Ochotona pusilla* Pallas, 1769), степная пеструшка (*Lagurus lagurus* Pallas, 1773), серый хомячок (*Cricetulus migratorius* Pallas, 1773), составляя «ядро» степной группировки; и один тундро-степной вид — узкочерепная полевка (*Microtus gregalis* Pallas, 1779).

Количество степных видов в составе синхронных фаун позднего плейстоцена ожидаемо возрастает с севера на юг. В южной части на протяжении позднего плейстоцена помимо трех видов «ядра», также постоянно обитали крупный суслик (*Spermophilus sp.*) и желтая пеструшка (*Eolagurus luteus* Eversmann, 1840), эпизодически заходили хомячок Эверсманна (*Allocricetulus eversmanni* Brandt, 1859) и большой тушканчик (*Allactaga major* Kerr, 1792).

По степени участия степных видов в структуре населения мелких млекопитающих позднего плейстоцена на Среднем Урале четко выделяются два района: северный и южный. В северной части эти виды были постоянными, но не многочисленными обитателями, их суммарная доля в структуре сообщества не превышала 10%. На юге они входили в сообщество в качестве самой многочисленной группы — их суммарная доля достигала 25% и более. Узкочерепная полевка была самым многочисленным видом на всей территории Среднего Урала (доля в структуре населения около 40%) в позднем плейстоцене и раннем голоцене.

В северной части Среднего Урала степная пеструшка и серый хомячок в конце позднего плейстоцена исчезли из состава сообществ. В раннем голоцене здесь еще продолжали встречаться узкочерепная полевка и степная пищуха, но уже к среднему голоцену и эти виды исчезли из состава фауны. На юге Среднего Урала основная часть степных видов исчезла из состава фауны лишь в среднем голоцене, а узкочерепная полевка и степная пищуха продолжали встречаться

в качестве редких видов вплоть до позднего голоцена, что можно связать с наличием на юге Среднего Урала внутри зоны смешанных хвойно-широколиственных лесов обширных открытых пространств Кунгурско-Красноуфимской островной лесостепи.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 14-04-00120).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горчаковский П.Л. О соотношении между горизонтальной и вертикальной поясностью растительного покрова на примере Урала и прилегающих равнин // География и динамика растительного покрова: Мат-лы по изучению флоры и растительности Урала. Ч. II. Тр. ин-та биологии УФАН СССР. Свердловск, 1965. Вып. 42. С. 3–32.

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

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

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

Малеева А.Г., Воробьева Т.Д. Степная пеструшка (*Lagurus lagurus*) из состава «смешанной» фауны юга Тюменской области // Фауна Европейского Севера, Урала и Западной Сибири. Свердловск: Изд. Урал. ун-та, 1973. С.49–66.

Малеева А.Г., Нордстрем Е.А. О морфотипической изменчивости зубов степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pall.) // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск: Изд. Урал. ун-та, 1974. Вып. 2. С. 107–116.

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

Маркова А.К., ванн Кольфсхотен Т., Бохнкке Ш. и др. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л.н.). М.: Тов. научн. изд. КМК, 2008. 556 с.

Погодина Н.В. Суслик (Rodentia, Sciuridae) из позднего плейстоцена среднего и южного Зауралья // Бюл. МОИП. Отдел биологич. 2006. Т. 3. Вып. 5. С. 17–25.

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

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

Смирнов Н.Г. Материалы к изучению исторической динамики разнообразия грызунов таежных районов Среднего Урала // Мат-лы по истории современной биоты Среднего Урала. Екатеринбург: Екатеринбург, 1995. С. 24–57.

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

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. Свердловск: УрО РАН, 1992. С. 20–44.

Смирнов Н.Г., Вотяков С.Л., Садыкова Н.О. и др. Физико-химические характеристики ископаемых костных остатков млекопитающих и проблема оценки их относительного возраста. Ч.1. Термический и масс-спектрометрический элементный анализ. Екатеринбург: Гощицкий, 2009. 118 с.

Струкова Т.В. Степная пеструшка (*Lagurus lagurus* Pall.) и узкочерепная полевка (*Microtus gregalis* Pall.) в четвертичных фаунах Среднего и Южного Зауралья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2003. 24 с. Урал и Приуралье. М.: Наука, 1968. 462 с.

Фадеева Т.В., Смирнов Н.Г. Мелкие млекопитающие Пермского Предуралья в позднем плейстоцене и голоцене. Екатеринбург: Гощицкий, 2008. 172 с.

НЕКОТОРЫЕ ЧЕРТЫ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ПОСЕЛЕНИЯ СТЕПНОГО СУРКА (*MARMOTA BOBAK* MULLER, 1776) НА ТЕРРИТОРИИ ПАМЯТНИКА ПРИРОДЫ «СТЕПНЫЕ УЧАСТКИ ПО Р. СУБОЙ» В НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

М.В. Кауфман

Нижегородский госуниверситет им. Н.И. Лобачевского, Нижний Новгород

Ключевые слова: Marmota bobak, Нижегородская область, пространственная структура популяций, степной сурок.

Степной сурок, или байбак (*Marmota bobak* Muller, 1776), — типичный обитатель степных и лесостепных ландшафтов Евразии (Машкин и др., 2010). В Нижегородской области популяция данного вида была полностью истреблена к началу XVIII в. и вновь восстановлена в результате реакклиматизационных работ в середине 80-х годов прошлого столетия. В настоящее время степной сурок спорадически встречается в юго-восточных районах области (Восточное Межпьянье), где сохранились пригодные для его обитания участки луговых степей на склонах балок и долин рек с глубоким залеганием грунтовых вод (Леонтьева и др., 2000). Байбак включен в новую редакцию Красной книги Нижегородской области, что определяет актуальность изучения современного состояния локальных поселений вида (Пузанов и др., 2005).

Целью работы было изучение пространственной структуры Субойского поселения байбака. Для достижения указанной цели решались следующие задачи: 1) оценить численность сурков и их семей в Субойском поселении; 2) изучить характер пространственного размещения семейных участков сурков; 3) оценить влияние выпаса скота на пространственную структуру населения сурков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследовали базовое поселение степного сурка на территории памятника природы «Степные участки по р. Субой» в Краснооктябрьском районе Нижегородской области. Полевые работы проводили в июне – июле и октябре 2013 г. Сурков учитывали путем визуальных наблюдений с использованием 8-кратного бинокля в периоды их набольшей наземной активности. Географические координаты зимовочных нор фиксировали с помощью GPS-навигатора.

Для каждой норы отмечали характер расположения относительно экспозиции и профиля склона.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Субойское поселение степного сурка по общепризнанной классификации может быть отнесено к балочному типу с ленточным распределением семейных участков по левому склону р. Субой. Территория изученного поселения длиной около 10 км и площадью порядка 297.5 га (рис. 1). В результате учетных работ в Субойском поселении нами были выявлены 72 семьи общей численностью примерно 260–270 особей (в среднем 3.6 особи на одну семью). С учетом общей площади поселения плотность населения сурков составила 0.4 семьи/га, что несколько ниже по сравнению с популяциями, обитающими в оптимуме видового ареала. Возможно, это связано с прекращением выпаса крупного рогатого скота на некоторых участках территории поселения, что приводит к формированию высокотравной растительности, в результате чего ухудшаются защитные и кормовые условия в местах обитания байбака.

Изучение местоположения зимовочных нор по отношению к экспозиции склона показало их количественное преобладание на

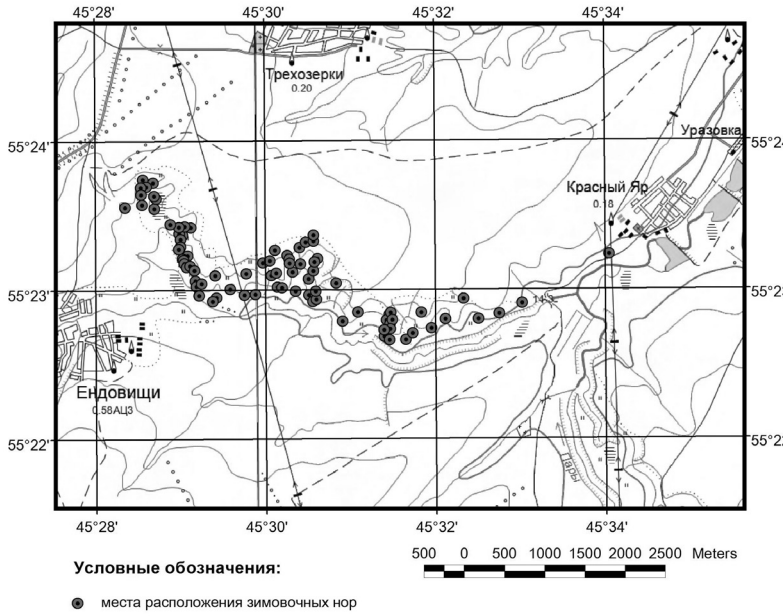


Рис. 1. Схема размещения зимовочных нор байбака в Субойском поселении.

участках теплых румбов (рис. 2). Больше всего нор было учтено на западных, юго-западных, южных и юго-восточных склонах. Это связано с тем, что весной с таких участков быстрее сходит снег и здесь раньше появляется свежая растительность, необходимая суркам после пробуждения.

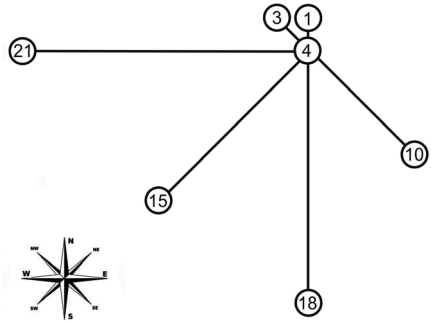


Рис. 2. Распределение зимовочных нор по отношению к экспозиции склона.

Как видно из рис. 3 большинство зимовочных нор располагается в средней и нижней частях склонов. Небольшая доля нор в верхней части склона, вероятно, связана с тем, что в этих местах снег зимой сдувается ветрами, что приводит к более глубокому промерзанию почвы и ухудшению условий для зимовки сурков. Кроме того, здесь быстрее выгорает травяная растительность, в результате чего снижается кормовая ценность семейных участков.

По степени антропогенного воздействия территорию поселения сурков мы разделили на два участка: А — участок с выпасом скота и Б — участок без выпаса. Интенсивный выпас скота на участке А способствует формированию низкотравной растительности, что значительно улучшает защитные и кормовые условия обитания сурков: зверьки не уходят далеко от норы в поисках сочной зелени, поэтому их семейные участки небольшие по площади и более плотно располагаются друг к другу. Плотность сурчиных семей на этом участке составляет 0.6 семьи/га. На участке Б, где отсутствует выпас скота, плотность семейных участков в 2 раза меньше и составляет 0.3 семьи/га. Это связано с тем, что при отсутствии выпаса места обитания сурков зарастают высокотравной растительностью (во многих местах выше 1 м), и это препятствует зрительно-звуковой связи между отдельными особями и снижает защитные свойства участка обитания сурков. Кроме того, во второй половине лета травяная растительность на этом участке начинает выгорать, что вынуждает зверьков уходить на значительные расстояния от норы в поисках пищи.

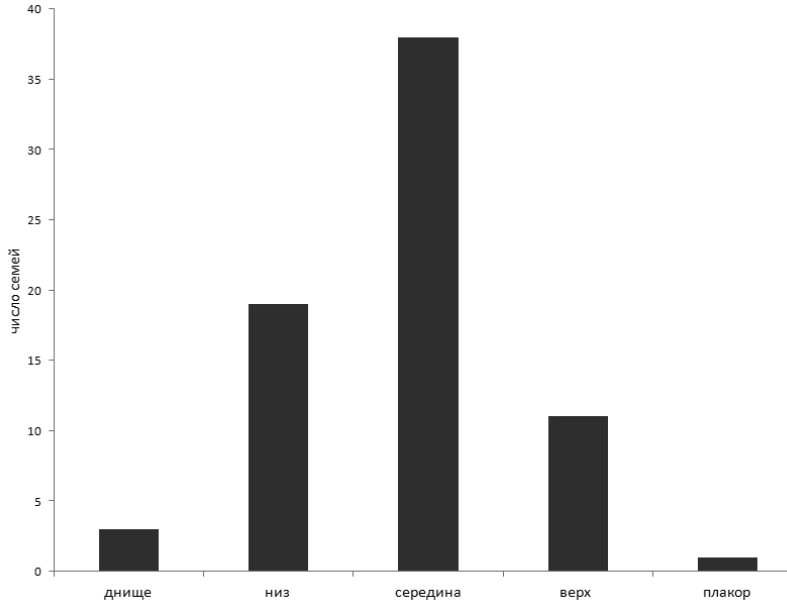


Рис. 3. Расположение зимовочных нор по профилю склона.

ВЫВОДЫ

В результате учетных работ в Субойском поселении степного сурка были выявлены 72 семьи общей численностью примерно 260–270 особей. Общая плотность сурчиных семей в поселении составляет 0.4 семьи/га.

Для устройства зимовочных нор сурки предпочитают склоны западной и южной экспозиций, преимущественно в средней и нижней частях склонов.

Выпас скота улучшает защитные и кормовые условия обитания сурков, что приводит к уменьшению площади семейных участков и увеличению плотности населения: на участке с выпасом — 0.6 семьи/га, на участке без выпаса — 0.3 семьи/га.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Леонтьева М.Н., Захаров А.П., Парамонов Г.В. О состоянии поселения байбака в Нижегородской области // Биология сурков Палеарктики: Сб. науч. тр. М.: МАКС Пресс, 2000. С. 34–44.

Машкин В.И., Батурин А.Л., Колесников В.В. Экология, поведение и использование сурков Евразии. Киров: Вятская ГСХА, 2010. 290 с.

Пузанов И.И., Кипарисов Г.П., Козлов В.И. Животный мир Горьковской области (Позвоночные). Н. Новгород: Изд-во Нижегород. ун-та, 2005. 544 с.

КОСТНЫЕ ОСТАТКИ ИЗ АРХЕОЛОГИЧЕСКОГО ПАМЯТНИКА ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ БАЛА 1

А.В. Кисагулов

Институт криосферы Земли СО РАН, Тюмень

Ключевые слова: археозоология, животноводство, остеология, охота, поздний голоцен.

Целью данной работы являлось изучение костных остатков из раскопок археологического памятника Бала 1. Были поставлены следующие задачи: 1) определить таксономический состав млекопитающих по остеологическим материалам; 2) оценить относительную численность отдельных видов и их роль для населения памятника Бала 1; 3) дать характеристику хозяйству населения поселения Бала 1.

В работе использованы костные остатки млекопитающих из раскопок археологического памятника Бала 1 (таблица). Данный памятник расположен в Ханты-Мансийском районе ХМАО, на левом береге протоки Дуниной (61°17′ с.ш., 70°21′ в.д.). Относительная датировка — XVI–XIX вв., что соответствует позднему голоцену.

ТАБЛИЦА. Видовой состав костных остатков из памятника Бала 1

Вид	Число костей	
	абс. зн.	%
Крупный рогатый скот – *Bos taurus*	534	39
Лошадь – *Equus caballus*	212	15
Мелкий рогатый скот – *Capra hircus* et *Ovis aries*	10	0.7
Свинья – *Sus scrofa*	1	0.1
Северный олень – *Rangifer tarandus*	247	18
Собака – *Canis familiaris*	42	3
Медведь – *Ursus arctos*	12	0.9
Волк – *Canis lupus*	11	0.8
Лось – *Alces alces*	4	0.3
Canis sp.	3	0.2
Martes sp.	2	0.1
Грызуны – Rodentia indet.	1	0.1
Млекопитающие не определимые – Mammalia indet.	110	8
Птицы не определимые – Aves indet.	178	13
Всего	1386	100

Общая доля костных остатков домашних видов значительно больше доли костей диких видов и составляет 76%. Можно говорить о том, что животноводство играло основную роль в жизни населения памятника. Роль охоты была незначительной. Вероятно, единичные кости северного оленя могут принадлежать диким особям, но, поскольку для памятника в целом характерно преобладание остатков домашних животных, большая часть костей оленя, вероятно, происходит от домашних особей.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ КОРНЕВЫХ ГЕМИПАРАЗИТОВ ИЗ РОДА *PEDICULARIS* L. НА УРАЛЕ

О.А. Киселева

Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург

Ключевые слова: Pedicularis, корневая система, морфолого-анатомические особенности.

Сведения по специфике организации корневых систем двулетних и многолетних мытников Урала крайне скудны. В настоящее время исследования морфолого-анатомических особенностей вегетативных органов представителей рода *Pedicularis* L. единичны (Piehl, 1963; Mill, 2001; Ren et al., 2010), хотя его представители принадлежат к группе паразитических норичниковых, которая признана перспективной в плане развития современного знания о паразитических растениях (Joel et al., 2013). Не вполне понятны принципы устройства корневых систем двулетних и многолетних мытников на фоне отличий в жизненных циклах данных растений, а главное, в связи с проявлением специфического способа питания. Все мытники — зеленые облигатные корневые паразиты слабой и средней степени специализации (Терехин, 1977).

Цель настоящего исследования — изучение особенностей организации корневых систем 4 видов мытников в уральских популяциях. Задачи: 1) описать особенности морфологической организации подземных органов растений; 2) охарактеризовать подземные органы многолетних и двулетних представителей рода в связи с корневым паразитизмом; 3) сравнить результатов исследования с данными по однолетним видам-гемипаразитам из того же семейства. Рабочая гипотеза: внутри семейства норичниковые существует несколько жизненных форм паразитических растений, каждая из них имеет определенный набор структурных отличий вегетативных органов, в частности на уровне организации корневой системы многолетние и двулетние мытники имеют ряд отличий от однолетних представителей семейства и между собой.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучали модельные виды: многолетние *Pedicularis compacta* Steph., *P. sibirica* subsp. *uralensis* (Vved.) Ivanina и двулетние *P. palustris* L., *P. karoi* Freyn. Методами сравнительной анатомии и морфологии

растений с использованием световой микроскопии и классических методик структурной ботаники проанализирован материал, собранный на территории Челябинской (окрестности г. Миасс, парк Зюраткуль) и Свердловской областей (Александровские сопки), а также Башкирии (с. Аркаулово).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате работы показаны архитектурные и структурные отличия корневых систем изученных видов, а также их структурная специфика. Подготовлены описания анатомических и морфологических отличий видов, часть из которых представлена на рис. 1, 2.

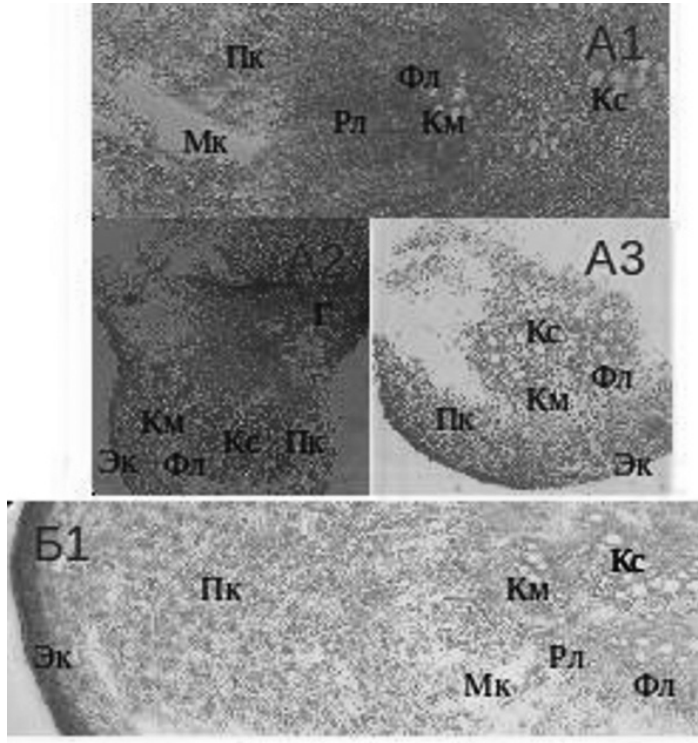


Рис. 1. Микрофотографии срезов корней многолетних мытников.
(а – P. compacta Steph., б – P. sibirica subsp. uralensis (Vved.) Ivanina; А1, Б1 – запасающий корень; А2, А3 – боковой корень II порядка):
Эк – экзодерма, Пк – первичная кора, Мк – межклетники, Г – гаустория, Кс – ксилема, Км – камбий, Фл – флоэма, Рл – радиальный луч.

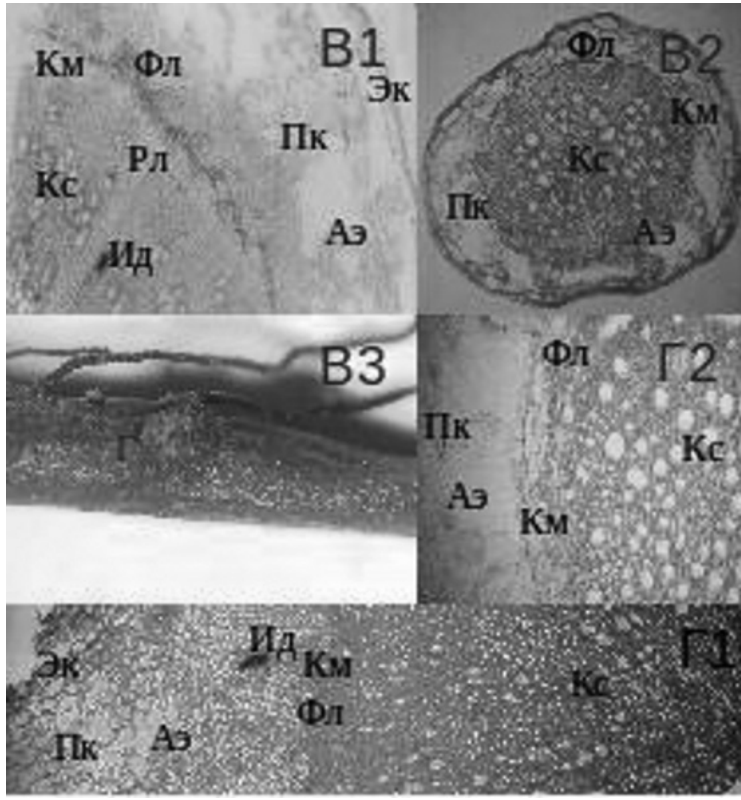


Рис. 2. Микрофотографии корней двулетних мытников (В – P. palustris L., Г – P. karoi Freyn.; В1, Г1 – главный корень, В2, Г2, В3 – боковой корень). Аэ – аэренхима, Г – гаустория, Кс – ксилема, Ид – идиобласт, Км – камбий, Фл – флоэма, Пк – первичная кора, Рл – радиальный луч, Эк – экзодерма.

Необходимо отметить, что, несмотря на сходство надземных органов мытников (Mill, 2001; Joel et al., 2013), двулетние и многолетние мытники заметно различаются по строению подземных органов. По внешней и внутренней организации корня изученные двулетние *P. palustris* L., и *P. karoi* Freyn. подобны однолетним гемипаразитическим норичниковым, изученным ранее (Киселева, 2013). Если дифференцировать исследованные паразитические виды на основании микроскопического строения корней, двулетние можно было бы объединить в одну группу с исследованными ранее однолетними представителями семейства.

ВЫВОДЫ

1. Для многолетних мытников (*Pedicularis compacta* Steph., *P. sibirica* subsp. *uralensis* (Vved.) Ivanina) характерна стеблекорневая каудексная корневая система со стержневым и боковыми запасающими корнями. Двулетние мытники (*P. palustris* L., *P. karoi* Freyn.) формируют стержнекорневую ветвистую систему с боковыми и придаточными корнями, напоминая строение однолетних паразитических норичниковых.

2. Для всех изученных видов характерны аллогоморизная корневая система, скудное развитие флоэмы в боковых корнях, развитая паренхима первичной коры с системой межклетников, запасающая крахмал.

3. Изученные виды отличаются в деталях дифференциации отдельных элементов корневой системы, имеют отличия в морфологическом блике присосок. К анатомически значимым признакам подземных органов, позволяющим различать рассмотренные виды мытников между собой, относятся особенности строения их первичной коры (черты строения экзодермы, организация аэренхимы, наличие идиобластов), степень развития механической ткани в стеле, специфика проводящих тканей, характер радиальных лучей.

Работа выполнена при финансовой поддержке Президиума УрО РАН (проект № 12-И-4-2023).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Киселева О.А. Гемипаразитические растения семейства Scrophulariaceae Juss.: специализация вегетативных органов в связи с паразитизмом: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2013. 20 с.

Терехин Э.С. Паразитные цветковые растения: эволюция онтогенеза и образ жизни. Л.: Наука, 1977. 220 с.

Joel D.M., Gressel J., Musselman L.J. Parasitic Orobanchaceae. Parasitic Mechanisms and Control Strategies. Berlin: Springer-Verlag, 2013. 514 p.

Mill R.R. Notes relating to the flora of Bhutan. XLIII. Scrophulariaceae *(Pedicularis)* // Edinburgh J. of Botany. 2001. V. 58. P. 57–98.

Piehl M.A. Mode of attachment, haustorium structure, and hosts of *Pedicularis canadensis* // Amer. J. of Botany. 1963. V. 50. № 10. P. 978–985.

Ren Y.-Q., Guan K.-Y., Li A.-R. et al. Host Dependence and preference of the root hemiparasite *Pedicularis cephalantha* Franch. (Orobanchaceae) // Folia Geobotanica. 2010. V. 45. № 4. P. 443–455.

ПРИЧИНЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ПАРАЗИТИЗМА У НОРИЧНИКОВЫХ: АНАТОМИЧЕСКИЙ ВЗГЛЯД

О.А. Киселева

Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург

Ключевые слова: Scrophulariaceae, анатомическая преадаптация, вегетативные органы.

Изучение природы возникновения и развития адаптаций у растений на фоне появления способности к паразитизму вызывает интерес в связи с решением фундаментальных и прикладных задач в области биологии и экологии паразитических организмов. Для обсуждения данной темы в качестве объекта удобны представители группы гемипаразитических растений, способных совмещать автотрофное питание с поглощением похищенных из хозяев питательных веществ. В ходе продолжительного изучения вегетативных органов однолетних корневых паразитов семейства норичниковые на Урале был установлен ряд микроструктурных трансформаций, связанных, по-нашему мнению, с их специфическим образом питания (Киселева, 2013 а). Отметим, что для изученных нами видов можно уверенно говорить об отсутствии выраженных адаптивных изменений со стороны генеративной сферы, в отличие от более специализированных облигатных паразитических норичниковых (Терехин, 1977). Обнаружение адаптивных анатомических изменений вегетативных органов на ранних этапах паразитизма у норичниковых требует обсуждения с позиции эволюционной теории, в частности в связи с проблемами изучения преадаптаций, поскольку данная тематика практически не затрагивается в работах современных ученых.

Цель работы — изучение возможных анатомических причин возникновения паразитизма в рамках семейства норичниковые на основе описания структурных особенностей видов. Задачи: 1) исследовать анатомическое строение вегетативных органов пяти тривиальных для Среднего Урала видов однолетних гемипаразитических норичниковых; 2) проанализировать полученные сведения в сопоставлении с существующими анатомическими и физиологическими данными, концепциями паразитизма; 3) сформулировать гипотезу микроструктурных трансформаций, происходящих в связи с паразитизмом у норичниковых на основе представлений о роли преадаптаций в филогенетическом развитии видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве материала использованы модельные виды: *Melampyrum cristatum* L., *M. pratense* L., *Rhinanthus aestivalis* Schischk. et Serg., *Euphrasia brevipila* Burn. et Gremli, *Odontites vulgaris* Moench. Подробные описания строения вегетативных органов перечисленных видов с указаниями на тонкости проведенного анатомического исследования, а также анализ данных с позиции типологии, экологической анатомии растений, биоморфологии, архитектоники растений, фармакогнозии приведены в предыдущих публикациях (Киселева, 2013 а, б, 2014). В данной работе мы попытались взглянуть на полученные ранее результаты в новом свете — на уровне теоретического обобщения и гипотезы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Пока очень сложно ответить на вопросы, почему именно в рамках семейства норичниковые возникли внутренние условия для независимого возникновения паразитизма сразу в нескольких подгруппах, почему оказалось возможным дальнейшее углубление этого специфического явления в данной категории высших растений. В настоящее время на уровне предположений существуют несколько альтернативных, отчасти перекликающихся концепций. Известны сторонники экологического обоснования причин возникновения корневого паразитизма у норичниковых (Бейлин, 1986; Терехин, 1977). Наряду с ними многочисленна группа, разрабатывающая физиологическую концепцию (Joel et al., 2013; Stewart, Press, 1990).

Мы предполагаем, что на ранних этапах паразитизма у норичниковых возможность эффективного потребления ресурсов от растений-хозяев обусловлена рядом анатомических причин, которые в сумме можно рассматривать как преадаптацию к паразитизму. Под преадаптацией понимают способность к смене функций органов живых организмов определенного вида при изменении форм биологической работы в изменившихся условиях среды (Кривицкий, 2009). Нередко преадаптация рассматривается в качестве универсального механизма переключения эволюции органа на новый путь (Симпсон, 1948; Иорданский, 2001; Георгиевский, 1974; Bock, 1959).

В рассмотренном нами случае с однолетними гемипаразитическими норичниковыми первостепенное значение для перехода к паразитизму имеют атомические трансформации микроскопического строения вегетативной сферы видов. Нами показано, что на ранних этапах паразитизма у норичниковых имеются следующие анатомические особенности: сохранение в корнях первичной коры, кольцевое строение стелы, наличие довольно крупных устьиц и развитого опу-

шения. В совокупности перечисленные черты в той или иной мере присущи автотрофным представителям семейства, однако имеются свидетельства о том, что у рассмотренной группы паразитных растений именно такое строение дает возможность к переходу на дополнительное питание ресурсами хозяев.

Действительно, сохранение в корнях первичной коры на большом протяжении оправдано, поскольку именно в первичной коре у паразитических норичниковых формируются резервы для успешного прикрепления к хозяевам, прежде всего инициируется образование гаусторий. Последнее соответствует не только нашим наблюдениям, но и отмечается рядом зарубежных авторов (Joel et al., 2013).

Кольцевое строение стелы осевых вегетативных органов у паразитических норичниковых дает возможность для заложения мощного цилиндра вторичной ксилемы в корнях и стеблях, по сосудам которой осуществляется поток «похищенных» веществ от корней к надземным органам. Нами подтверждено (Киселева, 2013 а, б), что у изученных видов наблюдается выраженная амплификация ксилемы, которая сопровождается постепенной редукцией флоэмы по мере развития облигатно-паразитического существования. Эти данные хорошо согласуются с результатами анатомических работ, выполненных на других представителях семейства (Băeşu et al., 2009; Schweingruber et al., 2012), т. е. кольцевое строение стелы у норичниковых — своего рода «заготовка» для насоса, в который превращается растение-паразит по мере углубления специализации.

Наконец, показано наличие довольно крупных устьиц и развитого опушения из живых тонкостенных волосков у модельных видов (Киселева, 2013 а, б, 2014). Это является свидетельством ускоренных темпов их кутикулярной и устьичной транспирации, которая вносит существенный вклад в нагнетание потока веществ от подземных органов к надземным частям паразита. Многочисленные физиологические эксперименты (Joel et al., 2013; Stewart, Press, 1990) доказали необходимость интенсивного испарения для эффективности поглощения веществ от хозяев у паразитических норичниковых. Таким образом, для каждой из перечисленных выше преадаптивных черт однолетних паразитических норичниковых удается наблюдать, как преадаптивный признак реализуется в настоящую адаптацию.

Рассмотренные нами анатомические приспособления в сумме с остальными факторами формообразования (физиологическими, генетическими, экологическими и прочими) участвуют в возникновении и развитии паразитизма у норичниковых. Структурные особенности гемипаразитных видов нуждаются в пристальном изучении на обширном материале, поскольку это дает ключ к пониманию развития специализации видов на ранних этапах перехода к паразитиз-

му. Если отмеченные нами на примере пяти видов паразитических норичниковых приспособления к корневому паразитизму присущи всем остальным представителям данной группы, то они с уверенностью могут считаться анатомическими преадаптациями к паразитизму у норичниковых.

Работа выполнена при финансовой поддержке Президиума УрО РАН (проект № 12-И-4-2023).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бейлин И.Г. Паразитизм и эпифитотиология: на примере паразитов из высших растений. М.: Наука, 1986. 352 с.

Георгиевский А.Б. Проблема преадаптации. Историко-критическое исследование. Л.: Наука, 1974. 148 с.

Иорданский Н.Н. Эволюция жизни. М.: Академия, 2001. 425 с.

Киселева О.А. Гемипаразитические растения семейства Scrophulariaceae Juss.: специализация вегетативных органов в связи с паразитизмом: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2013 а. 20 с.

Киселева О.А. Особенности анатомического строения листьев и стебля *Melampyrum cristatum* L. (Средний и южный Урал) // Вестник Пермского университета. 2013 б. Вып. 3. С. 18–26.

Киселева О.А. К диагностике сырья паразитических норичниковых // Медицинский альманах. 2014. Вып. 1 (31). С. 105–107.

Кривицкий Л.В. Эволюционизм: история природы и общая теория эволюции. СПб.: ЛитРес, 2009. Т. 1. 3175 с.

Симпсон Д.Г. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1948. 358 с.

Терехин Э.С. Паразитные цветковые растения: эволюция онтогенеза и образ жизни. Л.: Наука, 1977. 220 с.

Băeşu A., Toma C., Stănescu I. Histo-anatomical observations referring to some *Melampyrum* species // Scientific Annals of Alexandru Ioan Cuza University of Iasi. Vegetal Biology. 2009. Section 2. T. 55. P. 5–12.

Bock W.J. Preadaptation and multiple evolutionary pathways // Evolution. 1959. V. 13. P. 194–211.

Joel D.M., Gressel J., Musselman L.J. Parasitic Orobanchaceae. Parasitic Mechanisms and Control Strategies. Berlin: Springer-Verlag, 2013. 514 p.

Schweingruber F.H., Börner A., Schulze E. Atlas of stem anatomy in herbs, shrubs and trees. Berlin: Springer Verlag, 2012. V. 2. 415 p.

Stewart G.R., Press M.C. The physiology and biochemistry of parasitic angiosperms // Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 1990. V. 41. P. 127–151.

ИЗУЧЕНИЕ КАЧЕСТВА СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА FABACEAE ИЗ ЗОНЫ ВУРСа

М.С. Клочковская, Е.В. Антонова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Ключевые слова: Восточно-Уральский радиоактивный след, Fabaceae, семенное потомство, жизнеспособность.

В 1957 г. на Южном Урале вблизи г. Кыштым произошла крупная радиационная авария, причиной которой стал взрыв емкости с радиоактивными отходами на ПО «Маяк». В результате выброса радиоактивных веществ образовался Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС). В 1967 г. произошло вторичное загрязнение этой территории в результате переноса радиоактивного ила с берегов обмелевшего оз. Карачай (технологический водоем № 9). На данный момент основными дозообразующими радионуклидами в зоне ВУРСа являются ^{90}Sr и ^{137}Cs (Никипелов и др., 1990).

Виды семейства бобовые (Fabaceae) считаются радиочувствительными растениями (Преображенская, 1971), тем не менее они широко представлены в фитоценозах наиболее загрязненной части ВУРСа. Показано (Шевченко, Померанцева, 1985; Позолотина и др., 2008), что радиочувствительные виды быстрее приспосабливаются к действию радиации. Поэтому представляло интерес изучить четыре вида семейства бобовых — донник желтый (*Melilotus officinalis* (L.) Pall.), донник белый (*M. albus* Medikus), горошек мышиный (*Vicia cracca* L.) и клевер средний (*Trifolium medium* L.), длительное время произрастающих в зоне ВУРСа, в целях оценки жизнеспособности их семенного потомства.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Семена растений собирали с 7 площадок, расположенных на центральной оси и по периферии ВУРСа на разном удалении от эпицентра аварии: оз. Большое Травяное — Буферный-1; оз. Кожакуль — Буферный-2; северный берег оз. Урускуль — Буферный-3; юго-западный берег оз. Урускуль — Буферный-4; оз. Бердениш — Импактный-1; район лежневой дороги — Импактный-2; район просеки — Импактный-3. Фоновые участки располагались вне зоны какого-либо загрязнения: н.п. Рассоха — Фоновый-1, н.п. Шеелит — Фоновый-2.

В лабораторном эксперименте семена из разных ценопопуляций проращивали 21 день в дистиллированной воде методом рулонной культуры в стандартных условиях (12 ч день/ночь, t = +24°C). Из-за твердосемянности перед посевом их подвергали скарификации жидким азотом, а затем горячей водой. Жизнеспособность оценивали по комплексу критериев (выживаемость проростков, число растений с настоящими листьями, длина корней). Эксперимент проводили в 3–4 повторностях. Количество изученных семян составило 3522 шт. Для проверки статистических гипотез использовали дисперсионный анализ и критерий множественных сравнений Шеффе в программе STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Современные уровни загрязнения зоны ВУРСа и дозовые нагрузки на растения представлены в работе В.Н. Позолотиной с соавт. (2008). Естественный радиационный фон (ЕРФ) в Уральском регионе составляет 0.072 мГр/мес., с учетом этой нагрузки поглощенные растениями дозы в зоне ВУРСа превышают фоновый уровень в 2–104 раз (Karimullina et al., 2013).

На рисунке показаны основные характеристики семенного потомства четырех изученных видов. У донника желтого выживаемость проростков в градиенте загрязнения изменялась нелинейно (см. рисунок, А). Так, максимальная выживаемость была характерна для выборок Фоновая-2 и Буферная-2, различия между фоновой и импактными выборками значимы (p=0.0004–0.0016). В то же время выживаемость проростков значимо различалась на участках со сходным уровнем загрязнения (Буферный-1 и Буферный-2, p=0.027). Максимальное число проростков с настоящими листьями отмечено в фоновой выборке, различия значимы между фоновой и всеми остальными выборками (p=0.001–0.019), за исключением популяции Буферная-2. По длине корня наименьшие значения были в выборке Импактная-1, различия значимы с Фоновой-2 и Импактной-2 (p=0.003–0.022), остальные выборки не различались между собой.

Проростки донника белого из выборки Буферная-3 были самыми слабыми (см. рисунок, Б). Значимые различия отмечены по выживаемости (p=0.0002–0.007), числу растений с настоящими листьями (p=0.0001–0.0013) и длине корней (p=0.006–0.015). В целом для всех исследуемых показателей жизнеспособности семенного потомства обоих видов донников фактор «участок» был высоко значимым ($F_{3-5,12-16}$= 6.96–22.41, p=0.00001–0.0029).

У горошка мышиного (см. рисунок, Г) в градиенте загрязнения не проявилось снижения показателей жизнеспособности: выживаемость проростков в выборке Импактный-2 была значимо выше, чем

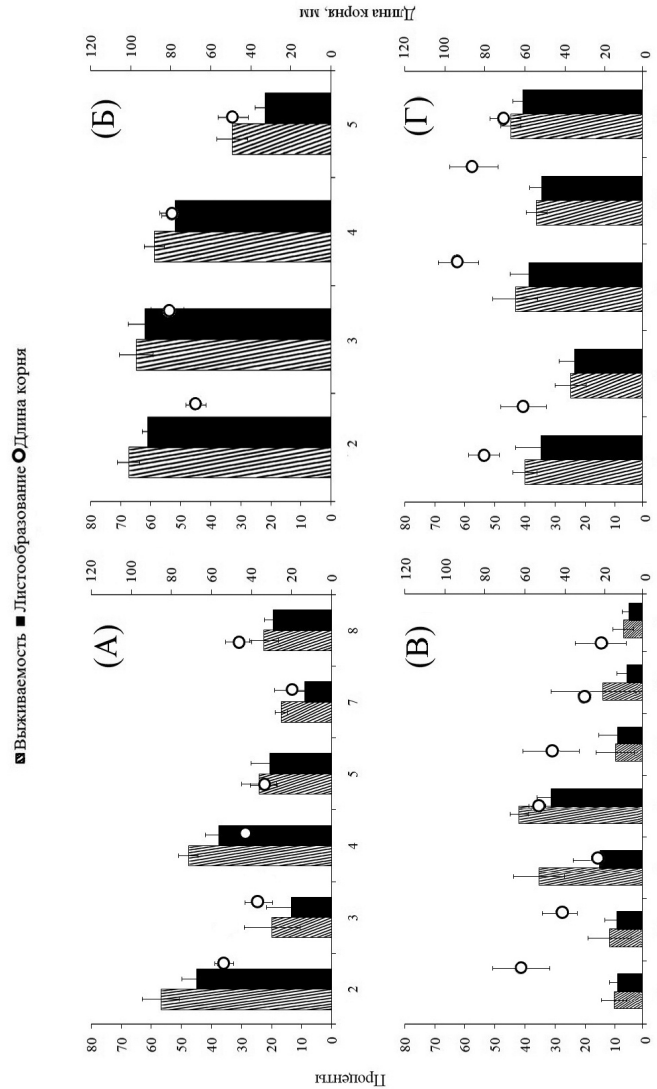


Рисунок. Изменчивость показателей жизнеспособности семенного потомства донника желтого (А), донника белого (Б), горошка мышиного (В) и клевера среднего (Г) из разных ценопопуляций:
1 — Фоновая-1; 2 — Фоновая-2; 3 — Буферная-1; 4 — Буферная-2; 5 — Буферная-3; 6 — Буферная-4; 7 — Импактная-1; 8 — Импактная-2; 9 — Импактная-3. Значения длины корней отложены по вспомогательной шкале.

на фоновых участках (p=0.048). По скорости формирования настоящих листьев, длине главного корня и побега выборки не различались между собой ($F_{4, 15}$ = 1.96–1.97, p=0.151–0.153).

Выживаемость проростков клевера среднего (см. рисунок, Д) была низкой во всех выборках, за исключением обеих буферных, значения признака которых (32.4–41.7%) значимо превышали остальные значения (p=0.01–0.016). Скорость образования настоящих листьев у проростков на всех участках была ниже по сравнению с выборкой Буферная-4 (p=0.003–0.021), а различия между выборками Буферная-3 и Буферная-4 были незначимы (p=0.1044). Длина корней проростков фоновой популяции (61.5 мм) была значимо выше, чем в хронически облучаемых выборках (22.1–42.3 мм, p=0.025–0.042), за исключением Буферной-3. В однофакторном приближении место формирования семян было значимо для их качества ($F_{6, 19}$ = 6.23–9.29, p=0.00008–0.00095).

В целом у семенного потомства *Melilotus officinalis* (L.) Pall., *M. albus* Medikus, *Vicia cracca* L. и *Trifolium medium* L. не установлена линейная зависимость показателей жизнеспособности семенного потомства от дозы облучения материнских растений.

Работа проведена при финансовой поддержке Программы междисциплинарных исследований между Институтами УрО РАН (проект №12-М-24-2016) и ФЦП поддержки ведущих научных школ (НШ-2840.2014.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Никипелов Б.В., Микерин Е.И., Романов Г.Н. и др. Радиационная авария на Южном Урале в 1957 году и ликвидация ее последствий // Recovery Operation in the Event of nuclear Accident or Radioecological Emergency: Proc. of Symposium. Vienna: IAEA, 1990. P. 373–403.

Позолотина В.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н. и др. Современное состояние наземных экосистем зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа. Екатеринбург: Гощицкий, 2008. 204 с.

Преображенская Е.И. Радиоустойчивость семян растений. М.: Атомиздат, 1971. 232 с.

Шевченко В.А., Померанцева М.Д. Генетические последствия действия ионизирующих излучений. М.: Наука, 1985. 279 с.

Karimullina E.M., Antonova E.V., Pozolotina V.N. Assessing radiation exposure of herbaceous plant species at East-Ural Radioactive Trace // J. of Environmental Radioactivity. 2013. V. 124. P. 113 –120.

ДИНАМИКА МАССЫ ТЕЛА ГУСЕНИЦ БОЯРЫШНИЦЫ *APORIA CRATAEGI* L. (LEPIDOPTERA: PIERIDAE) ПРИ РЕАКТИВАЦИИ ПОСЛЕ ЗИМОВКИ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

И.Д. Ключерева*, Т.С. Ослина, А.О. Шкурихин**, Е.Ю. Захарова****

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

**Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Ключевые слова: боярышница, Aporia crataegi, зимовка, ранние возраста, реактивация гусениц.

Изучение жизненных циклов насекомых представляет значительный теоретический и практический интерес. Как правило, при рассмотрении личиночной стадии развития чешуекрылых различные авторы анализируют темпы роста, эффективность потребления корма, количество личиночных возрастов, реакции на воздействие биотических и абиотических факторов и другие особенности физиологии. Полученные результаты используются как при теоретическом обсуждении эволюции жизненных циклов (Esperk, Tammaru, 2010; Gotthard et al., 1994; Fischer et al., 2004; Stearns, 1992), так и при разработке методов надзора и борьбы с насекомыми-вредителями (Кожанчиков, 1961; Надзор, учёт и прогноз..., 1965; Танский, 1988). Однако, несмотря на достаточную изученность личиночной стадии развития чешуекрылых в целом, особенности роста и развития гусениц на младших возрастах относительно редко оказываются в поле зрения исследователей (Zalucki et al., 2002). Целью нашей работы было изучение особенностей реактивации гусениц боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) после зимовки на Среднем Урале.

Согласно классификации А.С. Исаева с соавт. (2001), боярышница *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) представляет собой вид с эруптивным типом динамики численности, способный давать вспышки массового размножения. Этим определяется важное хозяйственное значение и необходимость контроля и прогнозирования численности данного вида вредителя леса и плодовых садов. Начиная с 2010 г. численность боярышницы на территории некоторых районов Среднего и Южного Урала перешла экономический порог вредоносности (Танский, 1988).

Зимующие гнезда боярышницы были собраны в окрестностях биостанции УрФУ в Сысертском районе Свердловской области (окр.

д. Ключи — 56º 36′ с.ш., 61º 03′ в.д.) 30 марта 2013 г. и 15 марта 2014 г. Как показали результаты предварительного рекогносцировочного учета зимующих гнезд, на данной территории вид является олигофагом с предпочитаемой кормовой породой черемухой (*Padus avium* Mill.). В 2013 г. гнезда были собраны на двух кормовых породах боярышницы: яблоне (*Malus baccata* (L.) Borkh.) и черемухе, в 2014 г. — на трех: яблоне, черемухе и рябине (*Sorbus aucuparia* L.). Деревья, с которых были собраны гнезда, произрастали на трех разных по степени освещенности участках: 1) на открытом участке (поле и берег р. Сысерти); 2) на опушке леса (на обочине дороги); 3) под пологом смешанного сосново-березового леса. Всего было собрано 1111 зимующих гнезд. Зимующие гнезда помещали в пластиковые контейнеры, затянутые марлей, и содержали при постоянной комнатной температуре 22–24ºС в условиях лаборатории. В день реактивации у каждой гусеницы измеряли ширину головной капсулы на бинокулярном микроскопе МС-2 с использованием окулярного микрометра при увеличении 10×2 и определяли массу тела, используя весы HR-120 (Япония), с точностью до 0.0001 г.

По результатам измерений гусениц, собранных весной 2013 г., было получено бимодальное распределение, позволившее отнести каждую особь к тому или иному возрасту. Размер головной капсулы гусениц II возраста варьировал от 0.67 до 0.78 мм, а у гусениц III возраста — от 0.83 до 1.09 мм. Средние значения ширины головной капсулы составили соответственно 0.77±0.02 мм и 0.87±0.04 мм для гусениц II и III возрастов. Поскольку гусеницы III возраста примерно в 2 раза тяжелее гусениц II возраста (t=15.95; df=890; p=0.01), анализ динамики их массы после реактивации проводили отдельно для каждого возраста.

При помещении зимующих гнезд в условия лаборатории гусеницы начали покидать коконы на третий день в 2013 г. и на второй день в 2014 г. после начала эксперимента. Реактивация гусениц как в 2013 г., так и в 2014 г. продолжалась в течение восьми дней. В первые три дня гусеницы выходили массово, далее наблюдалось снижение их количества, и после шестого дня обнаруживались единичные особи.

Как видно из рисунка, первыми выходят с зимовки наиболее крупные по массе гусеницы (независимо от возраста) — в течение первых трех дней реактивации. Масса гусениц, развивавшихся на открытом пространстве, больше, чем масса гусениц, развивавшихся под пологом леса. Начиная с четвёртого дня реактивации их масса не различается. Гусеницы, развивавшиеся на черемухе, были крупнее, чем гусеницы на других кормовых породах (яблоне и рябине). Двухфакторный дисперсионный анализ показал значимое влияние как

времени реактивации, так и кормовой породы на массу гусениц при реактивации. Взаимодействие этих факторов оказалось значимым для гусениц II возраста (F=3.62, df=10, p=0.001) и незначимо для гусениц III возраста.

Полученные результаты свидетельствуют о существовании значительной морфофизиологической гетерогенности гусениц боярышницы, уходящих в диапаузу. Как известно, успех зимовки гусениц зависит от степени их подготовленности к ней. На примере

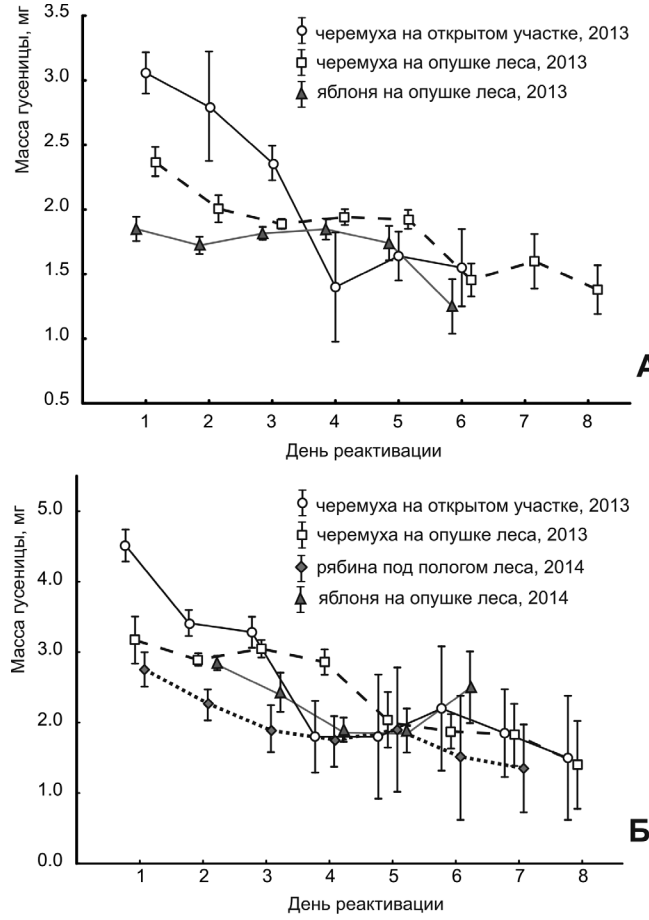


Рисунок. Динамика массы гусениц боярышницы II (А) и III (Б) возрастов, собранных на разных кормовых породах, при реактивации в лабораторных условиях.

яблонной плодожорки *Cydia pomonella* L. было показано, что холодоустойчивость слабых, вялых гусениц почти в 2 раза ниже, чем здоровых, упитанных (Миндер и др., 1984). Наши данные свидетельствуют о том, что лучше переживают зимовку наиболее крупные по массе гусеницы боярышницы, они реактивируются первыми независимо от возраста и кормовой породы.

Авторы выражают благодарность сотрудникам УрФУ П.В. Рудоискателю и К.И. Фадееву за помощь в сборе зимующих гнезд боярышницы.

Работа выполнена при поддержке программы Президиума РАН «Живая природа» (проект № 12-П-4-1048) и ведущих научных школ (НШ-2840.2014.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кожанчиков И.В. Методы исследования экологии насекомых. М.: Высшая школа,1961. 284 с.

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

Миндер И.Ф., Дудаш А.В., Чеснек С.И. Сезонные изменения холодоустойчивости и содержания гликогена, глицерина и редуцирующих сахаров в теле зимующих гусениц яблонной плодожорки *(Laspeyresia pomonella*) // Зоол. журн. 1984. Т. 63. № 9. С. 1355–1361.

Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых в лесах СССР. М.: Лесная промышленность, 1965. 524 с.

Танский В.И. Биологические основы вредоносности насекомых. М.: ВО Агропромиздат, 1988. 182 с.

Esperk T., Tammaru T. Size compensation in moth larvae: attention to larval instars // Physiological Entomology. 2010. V. 35. P. 222–230.

Gotthard K., Nylin S., Wiklund C. Adaptive variation in growth rate: life history costs and consequences in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* // Oecologia. 1994. V. 99. P. 281–289.

Fischer K., Zeilstra I., Hertz S.K., Fiedler K. Physiological costs of growing fast: does accelerated growth reduce pay-off in adult fitness? // Evolutionary Ecology. 2004. V. 18. P. 343–353.

Stearns S.C. The Evolution of Life Histories. Oxford: Oxford Univ. Press, 1992. 264 p.

Zalucki M., Clarke A., Malcolm S. Ecology and behavior of first instar larval Lepidoptera // Annu. Rev. Entomol. 2002. V. 47. P. 361–393.

КРАНИОМЕТРИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ (*ELLOBIUS TALPINUS* PALL) НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА ВИДА

Т.О. Колесникова*, Н.В. Синева**

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

***Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург*

Ключевые слова: обыкновенная слепушонка, географическая изменчивость, меланисты, морфометрические признаки.

Обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus* Pall.) — подземный грызун, ареал которого охватывает степную и лесостепную зоны Евразии. Малоподвижный вид с низкой миграционной активностью, ведет скрытный роющий образ жизни. Изолированные поселения слепушонки, обитающие на определенной территории в течение длительного времени (с естественной сменой поколений), можно считать отдельными популяциями. Северную границу ареала занимают мономорфные популяции, состоящие из черных зверьков — меланистов. Представляло интерес провести сравнение краниометрических признаков животных из природных северных уральских и западносибирских популяций обыкновенной слепушонки и сравнить их с группой зверьков, содержащихся в экспериментальных условиях вивария в течение нескольких лет (1–2 поколения). Сравнение метрических признаков черепа и нижней челюсти используется при выявлении межполовых различий отдельного вида, внутривидовых и межвидовых различий и для оценки географической изменчивости.

Материалом для исследования послужила коллекция черепов обыкновенной слепушонки, собранная в осенние месяцы в Кунашакском районе Челябинской области (2000 и 2001 гг.) и Искитимском районе Новосибирской области (2002 г.). Также проанализирована выборка животных, пойманных в Искитимском районе и содержащихся в виварии ИСиЭЖ УрО РАН (г. Новосибирск). Возраст животных определяли по методике Н.Г. Евдокимова (1997). Использовали 24 промера черепа и нижней челюсти и 9 индексов, включая индекс упитанности и прогнатизма резцов. Всего изучено 183 черепа. Статистическая обработка материала выполнена в программе Statistica 6.0.

Многомерный морфометрический анализ выявил достоверные отличия уральских слепушонок от западносибирских по ряду признаков. Зверьки челябинской популяции отличаются от новосибирских большей упитанностью, укороченным черепом с увеличенной относительной затылочной и скуловой шириной. Популяции обыкновенной слепушонки относительно устойчиво сохраняют свои свойства как во времени (челябинская популяция), так и при содержании в виварии (новосибирская популяция). При содержании слепушонок в виварии в течение нескольких лет сохраняются основные пропорции черепа, характерные для популяции основателей. Однако в условиях вивария наблюдаются быстрые перестройки в зубной системе животных, связанные, скорее всего, с переходом на доступные мягкие корма и отсутствием возможности и необходимости рыть норы. Так, индекс прогнатизма верхних резцов оказался самым низким в виварной новосибирской популяции (4.34±1.17), тогда как у диких новосибирских животных он равен 6.28±1.65. В челябинской популяции прогнатизм верхних резцов у сеголеток варьирует от 5.19±1.36 до 8.22±0.92 в разные годы. Выявленные различия между виварной и дикой популяциями в Новосибирской области сопоставимы с хронографическими различиями в челябинской популяции, которые значительно меньше географических различий между двумя северными популяциями.

Работа выполнена при поддержке программы Президиума РАН «Живая природа» (проект № 12-П-4-1048) и Программы фундаментальных исследований Президиума УрО РАН (проект № 12-С-4-1031).

ФАСЕТКИ БОКОВЫХ СТИРАНИЙ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ПОЛЕВОК (ARVICOLINAE)

Ю.Э. Кропачева

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Ключевые слова: мезостачивания, моляры, окклюзия, полевки.

Среди модусов фитофагии у млекопитающих, описанных А.К. Агаджаняном (Agadgjanian, 1996), полевки занимают особое место. Переработка больших масс грубых растительных кормов осуществляется у представителей этого подсемейства благодаря нескольким вариантам строения моляров, рабочие грани которых представлены эмалевыми кромками треугольных призм. Биомеханика жевательных движений настроена на преимущественно передне-заднюю подвижность нижней челюсти по отношении к верхней (Громов, 1977).

Нарушение нормальной окклюзии у некоторых видов приводит к образованию фасеток боковых стираний на верхних и нижних зубах. Это явление было описано нами ранее для полевки-экономки (Кропачева и др., 2012). В данной работе оценено распространение фасеток боковых стираний у серии видов и родов подсемейства. Важность изучения этого феномена определяется тем, что фасетки боковых стираний можно рассматривать в качестве проявления мезостачивания зубов млекопитающих, изучаемого для реконструкций палеодиет (Fortelius, Solounias, 2000). Опыт исследования мезостачиваний имеется для крупных млекопитающих (Kaiser, Fortelius, 2003), а для полевок только начинает накапливаться, но, безусловно, имеет перспективы развития. Кроме того, наличие фасеток следует учитывать при оценке морфотипов рисунка жевательной поверхности.

Цель работы — рассмотреть фасетки боковых стираний как одну из форм мезостачиваний моляров полевок. Задачи: 1) описать форму, степень проявления и локализацию фасеток боковых стираний моляров у представителей подсемейства полевок (Arvicolini); 2) выявить особенности фасеток боковых стираний по сравнению с другими видоизменениями формы зубов; 3) оценить встречаемость фасеток боковых стираний у серии представителей подсемейства полевок; 4) рассмотреть возможные причины и механизмы возникновения и исчезновения фасеток боковых стираний.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Распространение фасеток боковых стираний оценено на примере серии выборок 15 видов 10 родов подсемейства Arvicolinae. Исследовано 1766 черепов из коллекций зоомузея МГУ, музея БПИ ДВО РАН, ИЭРиЖ УрО РАН и любезно предоставленных коллегами. Чтобы выяснить, существуют ли внутривидовые различия в частотах встречаемости фасеток боковых стираний, выбирали по несколько коллекций одного вида из географически удаленных локалитетов. Закономерности появления фасеток исследовали методом снятия прижизненных отпечатков с жевательной поверхности моляров (Оленев, 1980) на полевках-экономках (*Microtus oeconomus*) из лабораторной колонии (n=70).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Фасетки боковых стираний — это стирания боковых граней выходящих углов по направлению от жевательной поверхности к альвеолярной части моляра. Они образуются с лингвальной стороны нижних и буккальной стороны верхних моляров, распространяются от передней к задней части зуба и от первых к третьим молярам.

Стирания могут затрагивать только эмалевый слой, но чаще в местах возникновения фасеток эмаль стирается полностью, обнажается и начинает разрушаться дентин. Фасетки могут распространяться вдоль коронки зуба как по кромке жевательной поверхности, так и по большей части выходящего угла, но никогда не доходят до альвеолы.

Боковые стирания изменяют очертания и размер жевательной поверхности моляров. У полевок-экономок из лабораторной колонии уменьшалась выраженность внутренних выходящих углов. Пятый внутренний выходящий угол (LSA5) полностью исчезал на верхней части моляра, что меняло морфотип жевательной поверхности. Длина жевательной поверхности уменьшалась до 7%.

На зубах современных и ископаемых полевок встречаются структуры различной природы, внешне похожие на фасетки боковых стираний: в частности, дентиновые тракты, сколы, следы переваривания хищниками и комплекс изменений в процессе фоссилизации. Фасетки легко отличаются от иных видоизменений формы зубов своей гладкой пришлифованной поверхностью.

Дентиновые тракты имеются в норме у ряда таксонов. В отличие от фасеток они возникают в альвеолярной части моляра и по мере роста и стирания зуба продвигаются вверх. Прорываясь, они образуют перерыв в эмали на жевательной поверхности. Сколы в отличие от боковых стираний не симметричны на правых и левых молярах, возникают на одном-двух выходящих углах, имеют неровные, но в неко-

торых случаях зашлифованные края. На зубах после переваривания хищником эмаль истончается по всей поверхности, растворяется цемент во входящих углах. Разрушения, затрагивающие выходящие углы, в отличие от фасеток боковых стираний начинаются с более тонких стенок и возникают с обеих сторон моляра. П. Эндрюсом (Andrews, 1990) была разработана классификация степени разрушенности костных остатков в процессе переваривания разными хищниками. Самой сильной эрозии подвергаются зубы, прошедшие через желудочно-кишечный тракт млекопитающих. На таких молярах распознать мезостачивания невозможно. Однако пернатые хищники, которые являются основными агентами накопления зубов полевок в карстовых полостях Урала, в основном относятся к видам, оставляющим кости и зубы своих жертв в погадках почти не измененными. Моляры, накопившиеся в результате деятельности этих хищников, вполне можно исследовать на наличие фасеток боковых стираний. На сильно окатанных зубах в процессе переотложения так же, как и в случаях с сильной эрозией, невозможно оценить степень развития фасеток боковых стираний.

На основании анализа прижизненных отпечатков моляров полевок-экономок из лабораторной колонии установлено, что фасетки боковых стираний появляются при переходе на недостаточно жесткий корм. После возвращения в рацион абразивных кормов форма жевательной поверхности постепенно восстанавливается.

Вероятно, фасетки возникают как аномалия при нарушении окклюзии, когда в процессе жевания соприкасаются боковые части верхних и нижних зубов. Такое нарушение может образоваться, когда стирание зубов не компенсирует их рост из-за недостаточно грубой пищи. При восстановлении «нормальной» скорости стирания зуба причина образования фасеток устраняется, не затронутая фасеткой часть зуба отрастает, а поврежденная стирается.

На микрофотографиях моляра полевки-экономки с фасетками на жевательной поверхности видны царапины, возникшие при переработке пищи, тогда как поверхность фасеток не несет следов абразивного действия корма, что возможно при трении зуб об зуб (см. рисунок). У серых полевок при жевании рабочим служит движение нижней челюсти вперед (Kesner, 1980). Подвижное сочленение нижнечелюстных ветвей в области симфиза позволяет разводить правую и левую челюсти в стороны (Громов, 1977). Можно предположить, что соприкосновение боковых кромок верхних и нижних зубов происходит при смыкании челюстей, когда нижняя челюсть находится в заднем положении.

Объекты исследования подобраны в соответствии с типами морфофункциональных структур, обеспечивающих «жевательные адап-

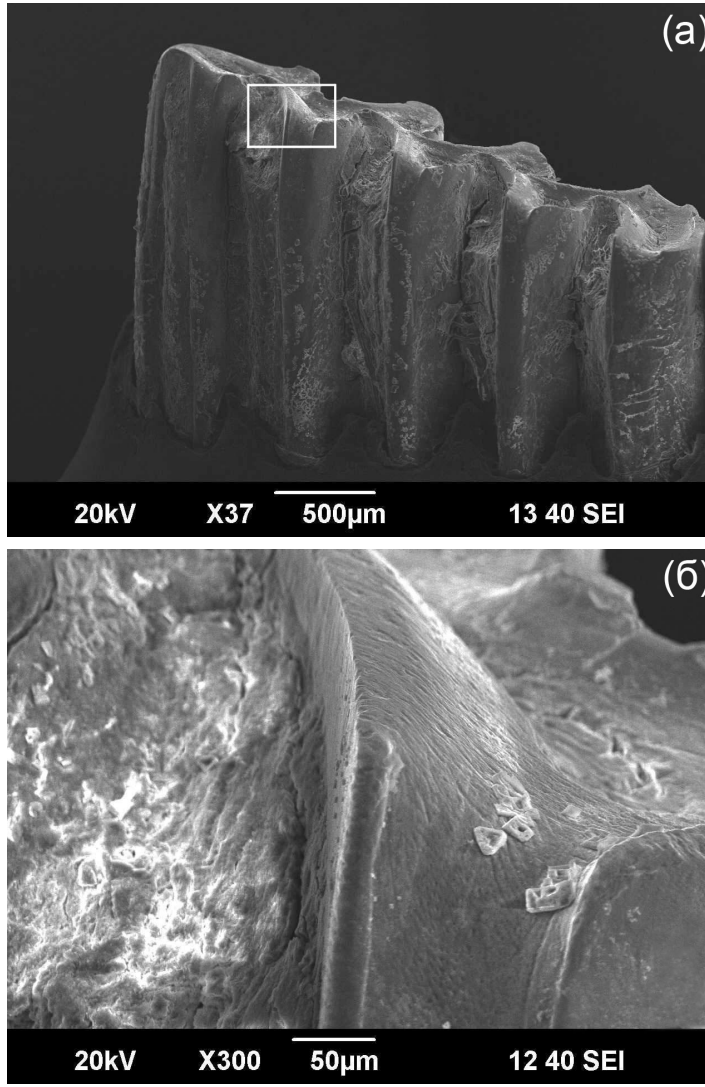


Рисунок. Первый нижний моляр полевки-экономки с хорошо выраженными фасетками боковых стираний (а – увеличение в 37 раз, б – увеличение в 300 раз).

тации» в пределах подсемейства, выделенных И.М. Громовым (1977), и включает виды с разнообразными вариантами строения моляров. Различия в строении коренных зубов у таксономических групп поле-

вок проявляются в количестве эмалевых призм, конфигурации жевательной поверхности, степени дифференциации толщины эмали на передних и задних стенках призм, наличии или отсутствии дентиновых трактов и цемента во входящих углах. Корнезубые формы имеют ограниченный период роста моляров, тогда как у некорнезубых форм щечные зубы растут всю жизнь.

Фасетки боковых стираний были хорошо выражены у полевок родов *Alticola* и *Microtus*. Представители этих таксонов имеют гипселодонтные моляры с отложениями цемента во входящих углах, без ярко выраженных дентиновых трактов, с толстой недифференцированной эмалью у *Alticola* и дифференцированной у *Microtus* (см. таблицу).

Наибольшие доля и выраженность фасеток боковых стираний были отмечены у животных, отловленных на Полярном Урале. В этом локалитете максимальна доля животных с боковыми стираниями моляров (64%) в коллекции полевок Миддендорфа (*M. middendorffii)*. Полевки-экономки (*M. oeconomus*) с фасетками боковых стираний моляров отмечены в выборках с Полярного Урала (43%),

ТАБЛИЦА. Наличие фасеток боковых стираний на зубах у представителей подсемейства полевочьих (Arvicolinae)

Виды полевок	Район отлова	Кол-во изученных особей	Кол-во / Доля, % особей с фасетками боковых стираний
Prometheomys shaposhnicovi	Сев. Осетия	137	11/8.03
Alticola (Aschizomis) lemminus)	Чукотка	25	9/36.0
	Лабораторная колония (отловленные на Чукотке)	13	13/100
Microtus gregalis	Полярный Урал	117	26/22.2
	Средний Ямал	182	3/1.65
	Челябинск	26	3/11.5
	Курганская обл.	42	3/7.14
M. oeconomus	Южный Ямал	122	12/9.83
	Полярный Урал	85	37/43.5
	Чукотка	58	11/19.0
	Лабораторная колония	60	28/46.7
M. agrestis	Полярный Урал	116	24/20.7
	Средний Урал	51	8/15.7
M. middendorffii	Полярный Урал	96	61/63.5

Чукотки (19%) и Ямала (10%). Экономок с боковыми стираниями моляров не найдено в двух выборках со Среднего Урала (*n*=111, *n*=37) и одной — с Южного Урала (*n*=109). Узкочерепные полевки (*M. gregalis*) с фасетками боковых стираний обнаружены в коллекциях с Полярного Урала (22%), Среднего Ямала 1.6%), Южного Урала (11.5%) и Южного Зауралья (7%). Животные этого вида с боковыми стираниями моляров отсутствуют в выборке со Среднего Урала (*n*=31). Среди темных полевок *(M. agrestis)* экземпляры с фасетками боковых стираний обнаружены в выборках с Полярного (22%) и Среднего Урала (16%). Фасетки боковых стираний обнаружены у 36% особей лемминговидной полевки (*Alticola (Aschizomis) lemminus)* из окрестностей пос. Эгвикинот (Чукотка). Все особи (13 экз.), привезенные из окрестностей пос. Певек (Чукотка), после содержания в лаборатории ИЭРиЖ УрО РАН приобрели ярко выраженные фасетки. У большеухих полевок (*Alticola macrotis)*, отловленных в районе Тикси (*n*=35), фасетки боковых стираний моляров не обнаружены.

У прометеевых полевок (*Prometheomys shaposhnicovi)* фасетки боковых стираний были обнаружены у 6.5% особей в самых начальных стадиях. Эти полевки имеют гипсодонтные моляры с цементом во входящих углах и очень толстую недифференцированную эмаль. Работа нижнечелюстных ветвей раздельная, попеременная с задним скольжением (Громов, 1977).

У представителей родов *Ondatra, Clethrionomys, Dycrostonyx, Lemmus* и *Myopus* обнаружены разные следы мезостачиваний, но их нельзя считать аналогичными фасеткам боковых стираний серых полевок.

Ондатра (*Ondatra zibethicus*) имеет гипсодонтные зубы с хорошо выраженными дентиновыми трактами, которые с возрастом достигают жевательной поверхности и образуют разрыв в эмали на вершинах выступающих треугольных призм. В исследованной выборке с Южного Ямала (*n*=98) у старых особей по разрывам эмали наблюдались стирания и эмалевых краев, и дентина. Ширина этих стираний на боковой кромке призмы уменьшается от жевательной поверхности к корню, а ниже прослеживался ровный дентиновый тракт. При отсутствии дентиновых трактов такой вариант мезостачивания следовало бы причислить к фасеткам боковых стираний. То обстоятельство, что на зубах у ондатры без прорывов трактами эмалевой ленты на жевательной поверхности фасеток не наблюдается, дает основание относить эти образования к мезостачиваниям другого типа. Можно именовать их фасетками по дентиновым трактам.

Полевки рода *Clethrionomys* обладают гипсодонтными молярами с отложениями цемента во входящих углах. У обследованных особей красной (*Cl. rutilus*) и красно-серой (*Cl. rufocanus*) полевок с Поляр-

ного Урала (*n*=33, *n*=39 соответственно) зашлифованные края эмали и выработанный дентин чаще всего отмечались на элементах, где формируются более тонкая эмаль либо дентиновые тракты.

Представители родов *Lemmus* и *Myopus* имеют моляры без корней, с отложениями цемента, толстой эмалью с дентиновыми трактами и дифференциацией по толщине. У леммингов в норме присутствуют боковые движения челюстей (Абрамсон, 1986; Громов, 1977). У исследованных лесных леммингов (*M. schisticolor*) с р. Енисей (*n*=8) и сибирских леммингов (*L. sibiricus*) с Южного Ямала (*n*=30) фасеток боковых стираний не обнаружено — только небольшая зашлифовка вдоль дентиновых трактов.

У полевок родов *Dicrostonyx, Eolagurus* и *Lagurus* моляры без корней и цемента, с дентиновыми трактами и тонкой дифференцированной эмалью. Движение челюстей только передне-заднее (Громов, 1977). У копытных леммингов (*D. torquatus*) с Южного Ямала (*n*=43) и желтых пеструшек (*E. luteus*), отловленных на берегах оз. Зайсан (*n*=20), фасеток боковых стираний не обнаружено. У нескольких особей степных пеструшек (*L. lagurus*), содержавшихся в виварии ИЭРиЖ (*n*=30), были выявлены зашлифовки вдоль дентиновых трактов.

Таким образом, фасетки боковых стираний характерны для полевок с молярами без корней, с достаточно толстой эмалью и отложениями цемента во входящих углах, без ярко выраженных дентиновых трактов. Среди изученных нами видов это представители родов *Microtus* и *Alticola*. Внутри одного вида обнаружены существенно различающиеся частоты встречаемости фасеток боковых стираний.

ВЫВОДЫ

1. Фасетки боковых стираний — это функционально обусловленное патологическое образование. Они представляют собой углубления в боковых стенках конидов, затрагивающие эмаль и, как правило, дентин, имеющие максимальную ширину у жевательной поверхности и исчезающие не доходя до десны. Чаще всего они встречаются на лингвальной стороне первых нижних моляров и буккальной стороне первых верхних коренных зубов.

2. Фасетки боковых стираний легко отличить от других видоизменений формы зубов по гладкой пришлифованной поверхности. Главное отличие от дентиновых трактов — сужающайся к корневой части форма, от сколов — упорядоченное расположении и ровные края, от следов переваривания — ненарушенная эмаль вне фасеток.

3. Фасетки боковых стираний характерны для полевок с молярами без корней, с достаточно толстой эмалью и отложениями цемента во входящих углах, без ярко выраженных дентиновых трактов. Среди

изученных нами 15 видов это представители родов *Microtus* и *Alticola*. Частоты проявления фасеток могут существенно различаться на разных участках ареала одного вида.

4. Выдвинуто предположение, что фасетки боковых стираний возникают в результате трения боковых поверхностей верхних и нижних зубов при нарушении окклюзии вследствие ненормального соотношения роста и стирания моляров.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты № 14-04-00120, 14-04-31335) и Программы Президиума УрО РАН (проект № 12-П-4-1050). Автор благодарен зав. лабораторией палеотериологии ПИН РАН, д.б.н. А.К. Агаджаняну за консультации при поиске названия для изучаемого явления, специалистам лаборатории физических и химических методов исследования ИГиГ УрО РАН С.П. Главатских, к.б.н. Т.А. Гуляевой за сотрудничество при микроскопических исследованиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамсон Н.И. Морфотипическая изменчивость строения жевательной поверхности коренных зубов у палеарктических видов рода *Lemmus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. 1986. Т. 65. Вып. 3. С. 416–425.

Громов И.М., Поляков И.Я. Фауна СССР. Т. 3. Вып. 8. Млекопитающие. Л.: Наука, 1977. 504 с.

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

Оленев Г.В. Прижизненное определение видовой принадлежности мышевидных грызунов по отпечаткам зубов // Зоол. журн. 1980. Т. 59. Вып. 2. С. 294–295.

Agadgjanian A.K. Modes of phytophagy in mammals // Paleontological J. 1996. V. 30. № 6. P. 723–729.

Andrews P. Owls, caves and fossils. The University Chicago Press, 1990. 232 p.

Fortelius M., Solounias N. Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets // American Museum Novitates. 2000. V. 3301. P. 1–36.

Kaiser T.M., Fortelius M. Differential mesowear in occluding upper and lower molars: Opening mesowear analysis for lower molars and premolars in hypsodont horses // J. Morphol. 2003. V. 258. P. 67–83.

Kesner M.Y. Functional Morphology of the Masticatory Musculature of the Rodent Subfamily Microtinae // Journal of morphology. 1980. V. 165. P. 205–222.

ООМЕТРИЧЕСКИЕ КРИТЕРИИ КАК ОДИН ИЗ АСПЕКТОВ РАСПОЗНАВАНИЯ ПЕНОЧКОЙ-ЗАРНИЧКОЙ *PHYLLOSCOPUS INORNATUS* ИНОРОДНЫХ ЯИЦ ПРИ ГНЕЗДОВОМ ПАРАЗИТИЗМЕ

С.Г. Мещерягина

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Ключевые слова: гнездовой паразитизм, глухая кукушка, пеночка-зарничка.

Отклонение инородных яиц видами-хозяевами считается одной из важных защитных реакций против гнездового паразитизма. Исследования взаимоотношений гнездового паразита обыкновенной кукушки с видами-воспитателями (Alvarez, 2000; Stokke et al., 2010) показали, что одним из стимулов, лежащих в основе поведения отклонения птицами инородного яйца, являются размерные различия яиц хозяина и паразита. Наше исследование было посвящено изучению подобного адаптационного механизма против гнездового паразитизма у одного из видов-воспитателей глухой кукушки *Cuculus optatus*. Анализ коллекционного материала яиц глухой кукушки позволил сделать вывод о существовании у нее четырех основных рас, специализирующихся в паразитизме на пеночках: зарничке, корольковой, теньковке и таловке. Расы отличаются не только окраской яиц, но также размером и формой яйца (Балацкий, Бачурин, 1999).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Был проведен полевой эксперимент по подкладыванию в гнезда зарнички чужеродных яиц разного размера. Исследования проводили на западном макросклоне Баргузинского хребта в период размножения птиц в 2012 и 2013 гг. В качестве модельных использовали ненасиженные яйца волнистого попугайчика. Выбор модельного вида был обусловлен цветом его яиц — чисто-белым и сходством по размерам с яйцами глухой кукушки. Фон окраски яиц у пеночек белый, известны случаи откладки почти чисто-белых яиц, практически без пятен. Поэтому использование белых яиц позволяет свести к минимуму вероятность отклонения яиц из-за несоответствия окраски рисунка яичной скорлупы. Сравнение размерных характеристик яиц глухой кукушки и волнистого попугайчика показало существование достоверных различий ($p \leq 0.05$) только по диаметру яйца: у волнистого

попугайчика он в среднем равен 14.92±0.19 мм (здесь и далее указана ошибка среднего) (n=11), у глухой кукушки — 12.87±0.13 мм (n=21).

Подкладывание яиц в каждое отдельное гнездо пеночки-зарнички было сделано только один раз, во второй половине дня. При этом одно яйцо хозяина обменивалось на одно модельное яйцо. Применяли однотипный способ размещения яйца в гнезде, продолжительность его нахождения там составляла не менее 2 сут. Результат эксперимента оценивали ежедневно.

Яйца подкладывали в кладки, насиженные в разной степени, но преимущественно в самом начале или на ранних стадиях инкубации. Это соответствовало естественной ситуации — кукушки стремятся подложить яйца либо в процессе откладывания яиц хозяевами, либо на ранних стадиях инкубации, но в действительности нередко это происходит лишь в конце периода насиживания. Всего было сделано 20 подкладок модельных яиц.

Модельное яйцо считалось «принятым», если регистрировали его перемещение внутри лотка гнезда, при этом яйца в кладке были теплыми и сухими, если обнаруживали в гнезде самку или отмечали продолжение откладки яиц. Модельное яйцо считалось «отклоненным», если яйца в кладке оказывались холодными и мокрыми, при этом размещение яйца в лотке по сравнению с исходным положением не менялось или было изменено незначительно, если пара отсутствовала на гнездовом участке, если происходила откладка яйца вне лотка. В случае исчезновения модельных яиц при сохраненной кладке хозяина и отсутствии остатков скорлупы вблизи гнезда результат эксперимента рассматривали как «возможную дискриминацию», не исключая вероятности выборочного разорения гнезда, например бурундуком. При исчезновении и модельного яйца, и кладки хозяина при видимых повреждениях гнезда результат эксперимента определяли как «разорение». Данные о яйцах из гнезд, подвергшихся разорению, и случаи «не доказанной дискриминации» исключали из дальнейшего анализа.

Яйца измеряли с помощью штангенциркуля с цифровым отчетным устройством, с разрешением 0.01 мм. Регистрировали два параметра — длину и диаметр яйца. На основе этих данных рассчитывали разницу между диаметром инородного яйца и средним диаметром яиц в кладке хозяина и разницу между диаметром инородного яйца и средней длиной яиц в кладке хозяина. В анализ были также включены 13 обнаруженных случаев подкладывания яиц глухой кукушкой в гнезда зарнички.

Статистический анализ проводили методами непараметрической статистики, используя критерий знаков и критерий Фишера.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В исследуемой популяции пеночек-зарничек диаметр яиц глухой кукушки превышает диаметр яиц хозяина на 2.11±0.32 мм, но меньше длины яиц хозяина на 0.79±0.39 (n=13). Судьба подложенных модельных и обнаруженных яиц глухой кукушки представлена в таблице. Следует учитывать, что визуально зарегистрировать случай отклонения яйца кукушки сложно. В том случае, когда подложенные яйца оказывались крупнее собственных яиц зарнички — разница

Таблица. Судьба модельных яиц в эксперименте и обнаруженных яиц глухой кукушки в гнездах пеночки-зарнички

Яйца	N	Принято	Гнездо брошено	Возможная дискриминация	Разорено
Модельные	20	7	10	2	1
Глухой кукушки	13	9	4	—	—

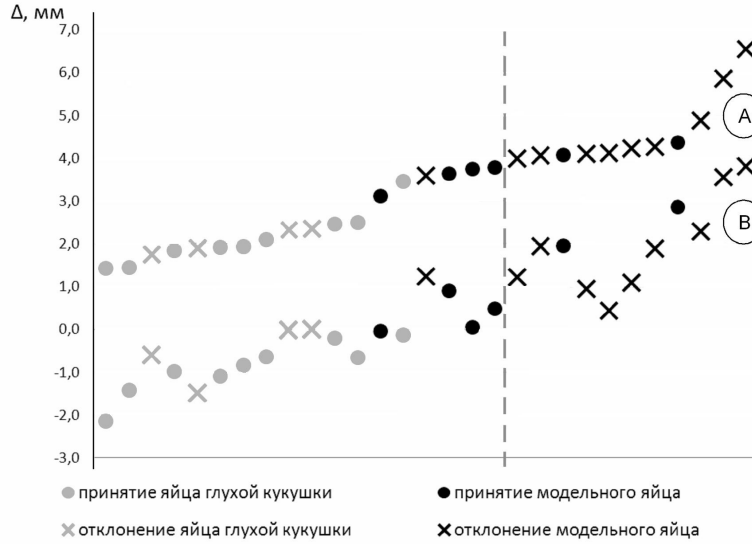


Рисунок. Реакция отклонения инородного яйца пеночкой-зарничкой в зависимости от его размерных отличий (Δ мм) от собственных яиц: А – разница между диаметром инородного яйца и средним диаметром яиц зарнички; В – разница между диаметром инородного яйца и средней длиной яиц зарнички; пунктирная линия обозначает части выборки, между которыми существуют значимые различия по количеству отклоненных яиц.

по диаметру более 3.75 мм (см. рисунок), отклонение подложенных яиц происходило чаще (критерий знаков — $p \leq 0.05$; F — $p = 0.04$). У глухой кукушки столь крупных яиц не обнаружено.

Таким образом, эксперимент по имитации гнездового паразитизма у пеночки-зарнички показал, что размерные различия могут служить стимулом к отклонению инородного яйца при гнездовом паразитизме. Четкое проявление реакции отклонения подложенных яиц происходит в случае, когда их размер (диаметр) превышает размер собственных яиц более чем на 3.75 мм. Отсутствие у глухой кукушки, специализирующейся в гнездовом паразитизме на пеночке-зарничке, яиц такого размера можно рассматривать как приспособление паразита к виду-хозяину.

Автор выражает искреннюю признательность за помощь в работе А.А. Ананину, Г.Н. Бачурину, И.Ф. Вурдовой, М.Г. Головатину.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Alvarez F. Response to Common Cuckoo Cuculus canorus model egg size by a parasitized population of Rufous Bush Chat *Cercotrichas galactotes* // Ibis. 2000. V. 142. P. 683–686.

Stokke Bard G., Polačiková L., Dyrcz A. et al. Responses of Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* to non-mimetic eggs of different sizes in a nest parasitism experiment // Acta Ornithologica. 2010. V. 45. № 1. P. 98–104.

АНАЛИЗ РАЗНООБРАЗИЯ СООБЩЕСТВ ПОЧВЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

В.С. Микрюков

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Ключевые слова: грибы, загрязнение, почвенный метагеном, разнообразие, T-RFLP.

Благодаря незаменимой роли микроорганизмов в наземных экосистемах, анализ разнообразия их сообществ, особенно в почве, считается одной из приоритетных проблем экологии (Bardgett et al., 2008). Для оценки и характеристики гигантского разнообразия микроорганизмов и анализа их взаимодействий с биотическими и абиотическими факторами окружающей среды особенно перспективны молекулярно-генетические подходы, которые не требуют получения чистых культур микроорганизмов. Эти подходы позволяют получить профиль сообществ, представленный набором так называемых «операциональных таксономических единиц» (operational taxonomic unit, OTU) или филотипов — групп последовательностей ДНК или РНК, обладающих высоким сходством (Schloss, Westcott, 2011). Наиболее распространены методы, с помощью которых можно избирательно анализировать в большом количестве проб отдельные таксономические группы организмов (микоризообразующие грибы, археи, отдельные группы эубактерий и т.д.), например с использованием генов и межгенных спейсеров рДНК. В последнее время также стало возможным характеризовать сообщества с точки зрения потенциальной функциональной активности организмов по разнообразию генов отдельных ферментов (таких, как нитрат- и нитритредуктаза, марганец пероксидаза, рибулозодифосфаткарбоксилаза и др.). Другими словами, стала возможной оценка разнообразия отдельных функциональных групп микроорганизмов, необходимая для раскрытия механизмов связи «разнообразие — функционирование».

Обилие праймеров, разработанных для различных групп организмов и представленных в литературных источниках, с одной стороны, обеспечивает свободу выбора для анализа разнообразия, а с другой — при их разнокачественности и разнообразии других условий анализа (положение флуоресцентной метки, выбор эндонуклеазы рестрикции) возникает необходимость тщательного подбора наиболее оптимальных комбинаций «группа организмов — пара праймеров» для конкретных образцов (лесная подстилка, донные отложения и т.д.).

Основная цель данной работы — осуществить подбор лучших комбинаций праймеров и эндонуклеаз рестрикции для основанного на изучении полиморфизма длин концевых рестрикционных фрагментов ДНК (T-RFLP, terminal restriction length polymorphism) (Ahmad et al., 2011) анализа разнообразия ключевых таксономических и функциональных групп почвенных микроорганизмов южной тайги.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

На основе нуклеотидных последовательностей, полученных из международной базы данных GenBank (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/), нами был создан массив из 886 358 последовательностей ДНК целевых групп организмов, обитающих в почве (характеристики массива приведены в табл. 1). Последовательности неудовлетворительного качества, включающие продолжительные участки с неопределенными основаниями, были исключены из последующего анализа.

Параллельно на основе литературных данных был создан массив из 83 праймеров, характеризующихся высокой специфичностью по отношению к исследуемым группам почвенных микроорганизмов. На их основе были подобраны 334 комбинации праймеров для амплификации определенных фрагментов генов и межгенных участков у изучаемых групп. Созданные комбинации впоследствии были опробованы in silico с помощью ПО BEsTRF v.3.6 (Stres et al., 2009) и ПО R v.3.0 (R Development Core Team, 2014) на массиве, включавшем последовательности ДНК целевых групп.

С использованием разработанной методики нами было проанализировано разнообразие упомянутых групп почвенных микроорганизмов в подзоне южной тайги в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ, Свердловская область, г. Ревда). Экстракция ДНК микроорганизмов выполнена из 0.25 г подстилки с помощью набора Soil Microbe DNA MiniPrep (Zymo Research). Поскольку экстрагированные из почвы нуклеиновые кислоты представляют собой смесь геномных ДНК различных микроорганизмов, то для уменьшения неспецифических репликации ДНК и связывания праймеров мы использовали полимеразу горячего старта (HotStarTaq Plus DNA Polymerase, Qiagen) в связке со ступенчатой ПЦР (touchdown PCR). После рестрикции продуктов ПЦР анализ полученных фрагментов ДНК был выполнен на автоматическом генетическом анализаторе ABI-3130 (Applied Biosystems).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам апробации, проведенной *in silico* на основе массива, включавшего комбинаций праймеров, характеризующихся

ТАБЛИЦА 1. Объем материала, полученного из базы генетических данных GenBank

Участок ДНК	Группа организмов	Количество последовательностей ДНК
Таксономические группы:		
Рибосомная ДНК (*SSU, ITS1, 5.8S, ITS2, LSU*)	Все грибы	507 956
	Аскомицеты	201 605
	Базидиомицеты	109 318
	Гломеромицеты	25 611
β-тубулин	Все грибы	17 228
Функциональные группы:		
Ксиланаза	Археи, бактерии, грибы	3 467
Лакказа	Базидиомицеты	5 271
β-глюкозидаза	Дикариомицеты	3 265
Пероксидаза	Базидиомицеты	533
Целлобиогидролаза	Грибы	12 104
Итого		886 358

высокой специфичностью по отношению к исследуемым группам почвенных микроорганизмов, было выявлено, что некоторые праймеры, получившие широкое распространение, обладают существенными недостатками: имеют низкое покрытие целевой группы организмов (т.е. не охватывают все ее разнообразие), амплифицируют нецелевые группы (например, помимо грибов способны реплицировать ДНК растений) или проявляют разное сродство к дочерним подгруппам (например, праймер, нацеленный на дикариомицетов, охватывает преимущественно аскомицетов, в то время как разнообразие базидиомицетов может быть недоучтено). В связи с этим при поиске лучших комбинаций предпочтение отдавалось тем парам праймеров, которые проявляют наибольшую эффективность и селективность к анализируемой группе организмов. Наиболее перспективные комбинации праймеров, полученные в итоге анализа, приведены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2. Комбинации праймеров, подобранные для амплификации участков ДНК у изучаемых групп почвенных микроорганизмов

Участок ДНК	Группа организмов	Комбинация праймеров	Литературный источник	*N*	N_u	*L*
Гены и спейсеры рибосомной РНК (*SSU, ITS1, 5.8S, ITS2, LSU*)	Все грибы	ITS1-F_KYO1 – ITS4	White et al., 1990; Nikolcheva, Bärlocher, 2004; Toju et al., 2012	16350	592	640.6 ± 93.4
	Аскомицеты	ITS1-F_KYO1 – ITS4Asco		2653	308	650.3 ± 117.4
	Базидиомицеты	ITS1-F_KYO1 – ITS4Basidio		1236	207	765.6 ± 66
	Зигомицеты	ITS1-F_KYO1 – ITS4Zygo		1415	161	695.7 ± 170.5
β-тубулин	Все грибы	B36F – B12R	Thon, Royse, 1999	2218	100	393 ± 78.4
рРНК (*SSU*)	Гломеромицеты	AML1 – AML2	Lee et al., 2008	2962	32	799.1 ± 3.5
Целлобиогидролаза	Дикариомицеты	cbhIF – cbhIR	Edwards et al., 2008	561	66	537.2 ± 40.9
β-глюкозидаза	Аскомицеты	Glc1_155F – Glc1_235R	Kellner et al., 2010	210	24	241.6 ± 24.5
β-глюкозидаза	Базидиомицеты	Glc2_250F – Glc2_390R	Kellner et al., 2010	198	24	474.8 ± 36.2
Лакказа	Базидиомицеты	Cu1F – Cu2R	Luis et al., 2004	2505	90	172.5 ± 35.5
Лакказа	Аскомицеты	Cu1AF – Cu2R	Luis et al., 2004	158	16	162.3 ± 28.4
Пероксидазы (класс II)	Базидиомицеты	PerF – PerR	Bödeker et al., 2009	216	75	517.6 ± 340.8
Ксиланаза	Грибы и бактерии	X10-F – X10-R	Wang et al., 2010	38	10	715 ± 1579.5
Ксиланаза	Грибы и бактерии	X11-F – X11-R	Wang et al., 2010	59	8	522 ± 1288.1

Примечание. N — количество совпадений в базе данных GenBank; Nu — количество ампликонов, различающихся по длине; L — длина ампликона, пн (среднее значение ± стандартное отклонение).

Для целевых ампликонов, описанных в табл. 2, характеризующих каждую из исследуемых нами групп организмов, также *in silico* были подобраны эндонуклеазы рестрикции, максимизирующие разрешающую способность используемого метода, т.е. обеспечивающие максимальное количество флуоресцентно меченых концевых фрагментов ДНК, которые представляют собой различимые операциональные единицы (OTU) целевой группы. Количество кандидатных рестриктаз составило 153. Анализ был выполнен в двух вариантах: с учетом места присоединения флуоресцентной метки к прямому (1) и обратному (2) праймеру (табл. 3).

На завершающем этапе подбора комбинаций «пара праймеров — положение флуоресцентной метки — рестриктаза» лучшие комбинации были выбраны таким образом, чтобы они максимально

ТАБЛИЦА 3. Результаты подбора эндонуклеаз рестрикции, максимизирующих количество уникальных концевых фрагментов ДНК исследуемых групп

Комбинация праймеров	Метка*	Рестриктаза	Количество уникальных концевых фрагментов и их размер, пн			
			n	Среднее±SD	*min*	*max*
ITS1-F_KYO1 – ITS4	F	ErhI	787	502.7±175.7	31	1560
ITS1-F_KYO1 – ITS4Asco	R	ErhI	391	536.7±192.3	80	1182
ITS1-F_KYO1 – ITS4Basidio	R	ErhI	320	599.7±194.8	36	995
ITS1-F_KYO1 – ITS4Zygo	R	ErhI	224	639.9±173.6	28	3814
B36F – B12R	F	HinfI	87	313.3±146.6	1	628
AML1 – AML2	F	HinfI	82	319.1±209.8	23	800
cbhIF – cbhIR	F	HaeIII	116	293.6±136.1	17	641
Glc1_155F – Glc1_235R	F	TaqI	49	173.2±72.8	3	309
Glc2_250F – Glc2_390R	F	AspLEI	73	291.1±138.8	28	566
Cu1F – Cu2R	F	TaqI	154	145.2±51.3	17	384
Cu1AF – Cu2R	F	TaqI	26	138.7±46.6	4	287
PerF – PerR	F	HinfI	99	291.6±149.9	1	657
X10-F – X10-R	R	HaeIII	9	72.9±91	2	259
X11-F – X11-R	R	HaeIII	13	111.5±93.2	2	213

*Примечание: * – присоединение флуоресцентной метки к 5'-концу прямого праймера (F) или 3'-концу обратного (R).*

удовлетворяли следующим условиям: 1) выявляли на электрофореграмме большое количество уникальных концевых фрагментов; 2) первый квартиль распределения размера концевых фрагментов был не менее 35 пар нуклеотидов; 3) средний размер фрагмента не превышал 800 пар нуклеотидов; 4) распределение фрагментов по размеру было относительно однородным во всем диапазоне. Изначально ожидалось, что наилучшие результаты будут достигнуты с одновременным использованием нескольких (2–3) рестриктаз. Однако в большинстве случаев увеличение количества рестриктаз служило причиной уменьшения числа выявляемых фрагментов (рис. 1), которые к тому же были очень плотно распределены на теоретически ожидаемых профилях (рис. 2), что должно затруднять дифференциацию филотипов.

Далее подобранные *in silico* комбинации «пара праймеров — положение флуоресцентной метки — рестриктаза» были использованы нами на образцах почвы из окрестностей СУМЗ. Так, например,

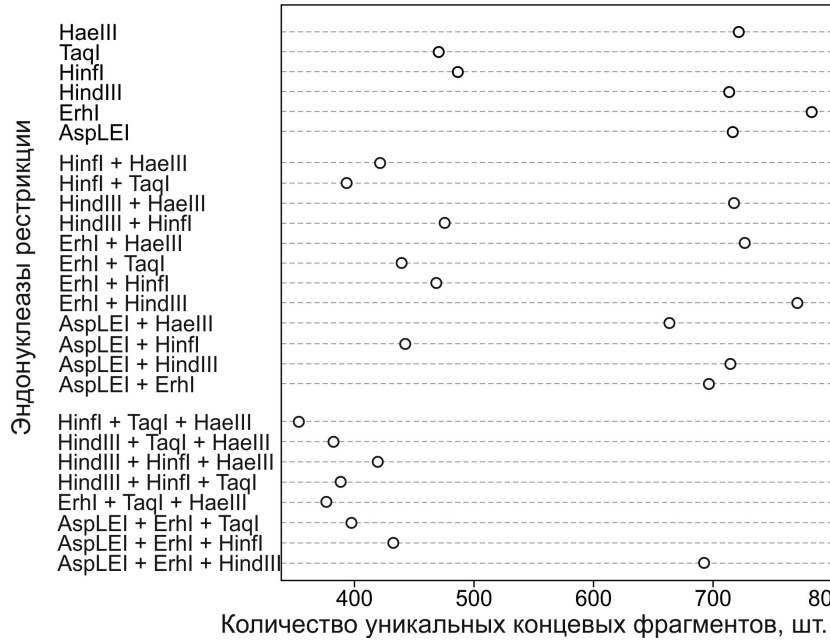


Рис. 1. Ожидаемое количество уникальных концевых фрагментов ДНК для группы почвенных грибов с использованием праймеров ITS1-F_KYO1 — ITS4 и различных рестриктаз или их комбинаций (показана лишь часть комбинаций). Флуоресцентно меченый праймер — ITS1-F_KYO1.

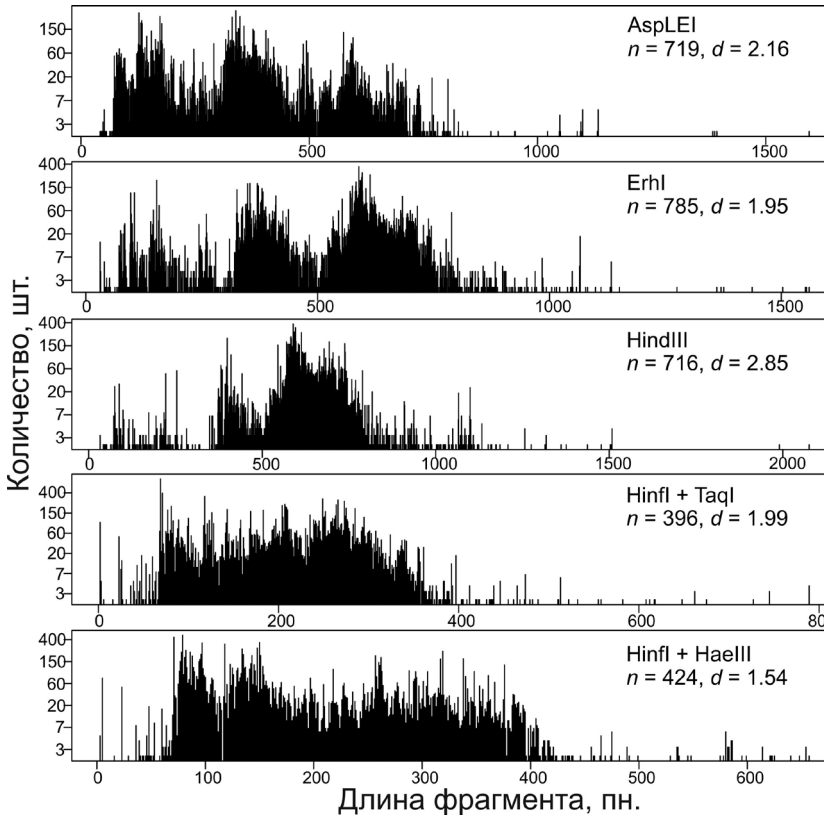


Рис. 2. Пример теоретически ожидаемых профилей концевых фрагментов ДНК для группы почвенных грибов с использованием праймеров ITS1-F_KYO1 — ITS4 и различных рестриктаз. Флуоресцентно меченый праймер — ITS1-F_KYO1; n — наблюдаемое количество уникальных концевых фрагментов ДНК; d — плотность профиля (количество уникальных фрагментов на единицу размаха длин фрагментов для анализируемой комбинации).

по результатам анализа разнообразия почвенных грибов (праймеры ITS1-F_KYO1 — ITS4) в 36 пробах было обнаружено 382 филотипа (рис. 3), а грибов арбускулярной микоризы (отдел Glomeromycota, праймеры AML1 — AML2) — 223 филотипа. Неперспективными для использования оказались праймеры, нацеленные на β-глюкозидазу аско- и базидиомицетов (Glc1 и Glc2; Kellner et al., 2010), которые были крайне неспецифичны, а также на лакказу аскомицетов (Kellner et al., 2007), поскольку проявляли неспецифичность в отношении базидиомицетов.

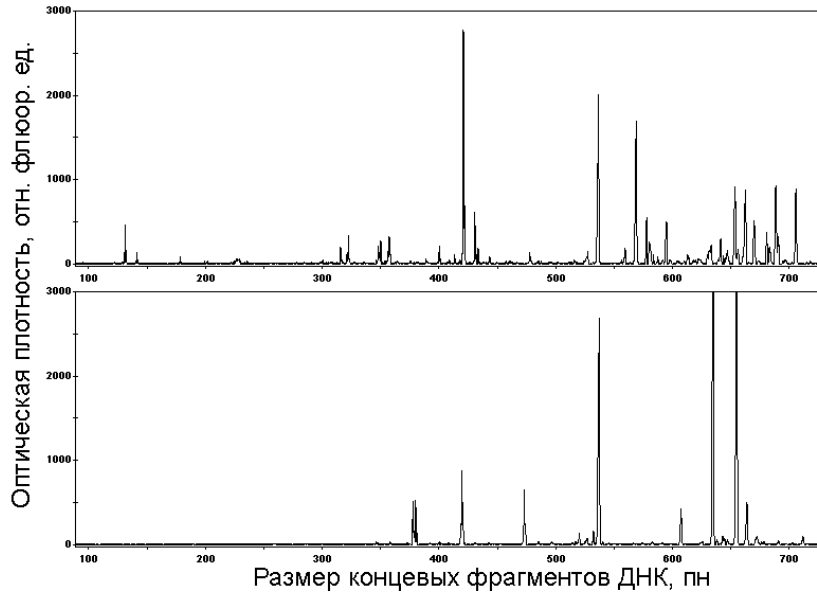


Рис. 3. Примеры электрофореграмм фрагментов рибосомной ДНК почвенных грибов (праймеры ITS1-F_KYO1 — ITS4). Сверху показан образец подстилки из незагрязненной территории, снизу — из загрязненной. Каждый из пиков представляет собой отдельный филотип грибов, а его высота или площадь — относительное обилие в пробе.

Автор признателен Е.Л. Воробейчику и О.В. Дуле (ИЭРиЖ УрО РАН) за обсуждение работы и комментарии, И.Ю. Шпортко (УрФУ) — за техническую помощь в лабораторной работе. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 13-04-01699), Программы развития ведущих научных школ (НШ-2840.2014.4) и Программы Президиума УрО РАН «Живая природа» (проект № 12-П-4-1026).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ahmad I., Ahmed F., Pichtel J. Microbes and microbial technology: Agricultural and environmental applications. New York: Springer, 2011. 516 p.

Bardgett R.D., Freeman C., Ostle N.J. Microbial contributions to climate change through carbon cycle feedbacks // Isme Journal. 2008. V. 2. № 8. P. 805–814.

Bödeker I.T.M., Nygren C.M.R., Taylor A.F.S. et al. ClassII peroxidase-encoding genes are present in a phylogenetically wide range of ectomycorrhizal fungi // Isme Journal. 2009. V. 3. № 12. P. 1387–1395.

Edwards I.P., Upchurch R.A., Zak D.R. Isolation of fungal cellobiohydrolase I genes from sporocarps and forest soils by PCR // Applied and Environmental Microbiology. 2008. V. 74. № 11. P. 3481–3489.

Kellner H., Zak D.R., Vandenbol M. Fungi Unearthed: Transcripts Encoding Lignocellulolytic and Chitinolytic Enzymes in Forest Soil // Plos One. 2010. V. 5. № 6.

Lee J., Lee S., Young J.P.W. Improved PCR primers for the detection and identification of arbuscular mycorrhizal fungi // Fems Microbiology Ecology. 2008. V. 65. № 2. P. 339–349.

Luis P., Walther G., Kellner H. et al. Diversity of laccase genes from basidiomycetes in a forest soil // Soil Biology & Biochemistry. 2004. V. 36. № 7. P. 1025–1036.

Nikolcheva L.G., Bärlocher F. Taxon-specific fungal primers reveal unexpectedly high diversity during leaf decomposition in a stream // Mycol Prog. 2004. V. 3. № 1. P. 41–49.

R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing / R Foundation for Statistical Computing. 2014. URL: http://www.R-project.org/.

Schloss P.D., Westcott S.L. Assessing and Improving Methods Used in Operational Taxonomic Unit-Based Approaches for 16S rRNA Gene Sequence Analysis // Applied and Environmental Microbiology. 2011. V. 77. № 10. P. 3219–3226.

Stres B., Tiedje J.M., Murovec B. BEsTRF: a tool for optimal resolution of terminal-restriction fragment length polymorphism analysis based on user-defined primer-enzyme-sequence databases // Bioinformatics. 2009. V. 25. № 12. P. 1556–1558.

Thon M.R., Royse D.J. Partial beta-tubulin gene sequences for evolutionary studies in the Basidiomycotina // Mycologia. 1999. V. 91. № 3. P. 468–474.

Toju H., Tanabe A.S., Yamamoto S., Sato H. High-Coverage ITS Primers for the DNA-Based Identification of Ascomycetes and Basidiomycetes in Environmental Samples // Plos One. 2012. V. 7. № 7.

Wang G.Z., Wang Y.R., Yang P.L. et al. Molecular detection and diversity of xylanase genes in alpine tundra soil // Applied Microbiology and Biotechnology. 2010. V. 87. № 4. P. 1383–1393.

White T.J., Bruns T., Lee S., Taylor J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics // PCR protocols: A guide to methods and applications. Eds Innis M.A., Gelfond D.H., Sninsky J.J., White T.J. San Diego, 1990. P. 315–322.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ ЮЖНОЙ ТАЙГИ ПРИИРТЫШЬЯ

А.А. Одинцева, А.В. Макаров

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск

Ключевые слова: население птиц, организация населения, пространственно-типологическая структура, факторы среды, южная тайга.

Цель исследования заключалась в выявлении межгодовых особенностей территориальной организации населения птиц южной тайги Прииртышья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований расположен на р. Иртыш, в 70 км к северу от г. Тобольска, в Уватском районе Тюменской области. Учеты проведены в период с 16 мая по 31 августа 2013 г. в 16 ландшафтных урочищах. Данные за 1968 г. взяты из монографии Ю.С. Равкина и И.В. Лукьяновой (1976), а за 1991 г. — К.В. Торопова и Е.Л. Шора (2012). Учеты птиц проведены на тех же постоянных, но не строго фиксированных маршрутах без ограничения ширины трансекты, с последующим раздельным пересчетом полученных данных на площадь по групповым средним дальностям обнаружения интервальным методом (Равкин, 1967; Равкин, Ливанов, 2008). Все расчёты проведены с использованием программ банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

За весь период исследований на территории ключевого участка отмечено пребывание 194 видов, из них 140 видов в 1968 г., 181 — в 1991 г., 153 — в 2013 г. Для большинства местообитаний в 1991 г. характерно самое низкое суммарное обилие, показатели плотности населения в 1968 и 2013 гг. отличаются менее значительно и характерны лишь для отдельных местообитаний. Основные изменения в населении птиц по годам связаны, вероятно, с разницей в увлажнении (Шор, Равкин, 1995; Торопов, Шор, 2012). По мнению К.В. Торопова и Е.Л. Шора, именно дефицит влаги в 1991 г. послужил причиной сокращения численности птиц по сравнению с концом 1960-х. В 1968 и 2013 гг. при нормальном количестве летних осадков плотность населения птиц отличалась незначительно. В поселках и полях-перелесках значимых изменений в орнитокомплексах не обнаружено.

Причина этого в том, что антропогенная кормность в поселках не зависит от увлажнения, так же как и в полях-перелесках из-за низкой продуктивности в результате отрицательного влияния распашки и создания монокультурных агроценозов.

Анализ особенностей пространственно-типологической структуры населения птиц исследуемой территории, выявленных при двух вариантах расчета: по данным за 2013 г. и по объединенным материалам конца 1960-х, начала 1990-х и 2013 гг. показал, что полученные структуры очень близки. Различия не носят принципиального характера и не искажают общую закономерность. Это свидетельствует о корректности использования материалов разных лет для выявления территориальной изменчивости орнитокомплексов, что подтверждает аналогичные выводы, полученные ранее (Шор, Равкин, 1995; Равкин и др., 2009; Торопов, Шор, 2012).

Иерархия факторов среды, коррелирующих с пространственной неоднородностью населения птиц, почти идентична за все годы исследований, в том числе по данным 2013 г. Более того, она достаточно сходна с иерархией значимости факторов для всей территории южной тайги Западной Сибири, где основными структурообразующими факторами являются облесенность и состав лесообразующих пород, а меньшими по значимости — рельеф, застройка и распашка (Торопов, Шор, 2012).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 13-04-00582).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Равкин Ю.С. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск: Наука, 1967. С. 66–75.

Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск: Наука, 2008. 205 с.

Равкин Ю.С., Лукьянова И.В. География позвоночных южной тайги Западной Сибири (птицы, мелкие млекопитающие и земноводные). Новосибирск: Наука, 1976. 360 с.

Равкин Ю.С., Миловидов С.П., Цыбулин С.М. и др. Пространственно-типологическая неоднородность летнего населения птиц южной тайги Западной Сибири (1959–2006 гг.) // Орнитогеография Палеарктики. Современные проблемы и перспективы. Махачкала, 2009. С. 13–22.

Торопов К.В., Шор Е.Л. Птицы южной тайги Западной Сибири: 25 лет спустя. Новосибирск: Наука-Центр, 2012. 636 с.

Шор Е.Л., Равкин Ю.С. Численность птиц южной тайги Западной Сибири в конце 60-х и начале 90-х // Фауна и экология животных Южного Зауралья и сопредельных территорий. Екатеринбург; Курган, 1995. С. 107–115.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ХЛОРОПЛАСТНОЙ ДНК У КРЫМСКИХ ВИДОВ СОСЕН

Н.В. Семериков

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

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

В Крыму естественным образом обитают три вида сосен: бореальный вид сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L. и два средиземноморских вида: вариация сосны калабрийской *P. brutia* var. *stankewiczii* Sukacz. и подвид сосны черной — сосна крымская или Палласа *P. nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe (далее *P. pallasiana*). С точки зрения популяционной генетики и биогеографии крымские популяции сосен интересны из-за оторванности от основных ареалов и обитания на пределе экологических ниш. Все предыдущие исследования генетической изменчивости крымских видов сосен были проведены с помощью аллозимного анализа (Гончаренко и др., 1998; Коршиков и др., 2012). Исследования выявили определенное сходство между крымскими и кавказскими популяциями сосны обыкновенной (Санников, Петрова, 2007), однако генетико-таксономический статус крымской *P. sylvestris* изучен недостаточно.

Для изучения генетической структуры популяций и исторической демографии трех видов крымских сосен был проведен анализ микросателлитных локусов хлоропластной ДНК (cpSSR). Хлоропластная ДНК (хпДНК) у видов сем. Pinaceae имеет отцовское наследование и передается с пыльцой, что определяет повышенную величину генетического потока, по сравнению с генетическими маркерами, имеющими материнское наследование. В то же время микросателлитные локусы обладают высокой скоростью мутирования, что в сочетании с отсутствием рекомбинации определяет высокое разнообразие гаплотипов cpSSR.

Мы ставили следующие задачи: 1) выявить характер генетической изменчивости cpSSR локусов данных видов; 2) исследовать дифференциацию двух реликтовых популяций *P. brutia* в Крыму; 3) оценить уровень генетической изменчивости *P. sylvestris* в Крыму и дифференциацию крымской популяции сосны обыкновенной от популяций основного ареала; 4) на основе анализа разнообразия гаплотипов хпДНК получить данные о демографической истории данных видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Выборки *P. brutia* были отобраны из двух мест произрастания этого вида в Крыму — урочищ Аязьма (44°27' с.ш., 33°39' в.д.; 38 деревьев) и Новый Свет (44°49' с.ш., 34°54' в.д.; 30 деревьев), выборки Сосны крымской *P. pallasiana* — из центральной части ареала в Крыму (44°31' с.ш., 34°14' в.д.; 27 особей), а выборка *P. sylvestris* включала 23 особи из Крымского заповедника (44°34' с.ш., 34°13' в.д.). Результаты сравнивали с ранее полученными данными для 10 популяций *P. sylvestris*, представляющих основную часть ареала вида (Семериков, 2013). Анализировали четыре cpSSR: Pt15169, Pt30204, Pt71936 и Pt26081 (Vendramin et al., 1996). Были вычислены показатели изменчивости (N, He) и проведен анализ AMOVA. Ординация популяций *P. sylvestris* выполнена с помощью анализа главных координат. Анализ исторической демографии осуществлялся двумя методами: на основе статистики Fs и анализа распределения парных генетических различий между индивидуумами «mismatch distribution» на основе модели популяционного роста. Для вычислений использовалась программа Arlequin v.3.1 (Excoffier et al., 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Обнаружена видоспецифичность изменчивости четырех cpSSR локусов у трех видов сосен, что выражается в длине аллелей и составе гаплотипов. У *P. sylvestris* вариабельны все локусы. У двух других видов изменчивы по три локуса: (Pt15169, Pt71936, Pt26081 — у *P. brutia* и Pt30204, Pt71936, Pt26081 — у *P. pallasiana*).

Для крымской популяции *P. sylvestris* характерна величина изменчивости, близкая к таковым для популяций основной части ареала (см. таблицу). Генетическая дифференциация крымской популяции сосны обыкновенной близка к значениям дифференциации генетически наиболее удалённых популяций основной части ареала (рис. 1). Состав некоторых специфических редких гаплотипов крымских и европейских популяций близок, однако отличия в частотах аллелей и составе гаплотипов свидетельствуют об обособленности популяций *P. sylvestris* в Крыму. Доля межпопуляционной изменчивости составляет 2.30% ($p<0.001$). Параметр t (время популяционного роста), вычисленный на основе распределения «mismatch distribution», в крымской популяции *P. sylvestris* сравним с таковыми для популяций основной части ареала (см. таблицу) и составляет около 5 млн лет, т.е. «mismatch distribution» хпДНК сосны обыкновенной отражает очень древнее событие популяционного роста, не имеющее аналогов в более позднее время, и сигналы региональных демографических флуктуаций не выявляются на его фоне. В то же время на основании палеогеографических сведений можно предполагать, что крымские популяции сосны обыкновенной

Рис. 1. Ординация 11 популяций P. sylvestris из разных частей ареала, полученная на основе четырёх микросателлитных локусов (cpSSR), парных значений Rst, и анализа главных координат.

были изолированы от основной части ареала в начале голоцена (около 7000 лет назад) в результате морской трансгрессии.

Популяции *P. brutia* имеют значительно более низкие величины cpSSR изменчивости, чем популяции *P. sylvestris* (см. таблицу). Они также существенно сильнее дифференцированы между собой генетически. Параметры исторической демографии для популяций *P. brutia* незначимы, однако неравномерность распределения длин аллелей и низкая изменчивость позволяют сделать вывод о том, что крымские популяции *P. brutia* испытали сильное сокращение численности в прошлом во время последнего плейстоценового оледенения либо во время морской трансгрессии (Yena et al., 2005), около 7000 лет назад, и рост их численности начался относительно недавно. Необходимо отметить, что численность этого вида в Крыму остаётся небольшой, что может объясняться термофильностью *P. brutia*. Две популяции *P. brutia* сильно дифференцированы между собой генетически. Доля межпопуляционной изменчивости составляет 24.6% ($p<0.001$), и составы гаплотипов популяций существенно различаются (рис. 2). Это объясняется малым размером популяций и их длительной изоляцией друг от друга.

Популяция *P. pallasiana* характеризуется сходной величиной изменчивости с популяциями сосны обыкновенной (см. таблицу).

ТАБЛИЦА. Показатели внутрипопуляционной изменчивости и исторической демографии для изученных популяций трех видов сосен

Выборки	*n*	*N*	F_S	$p(F_S)$	*t*	H_e
P. sylvestris						
Апатиты	22	19	-15.19	< 0.001	4.990	0.987
Плесецк	22	20	-18.56	< 0.001	4.670	0.991
Петрозаводск	23	20	-16.90	< 0.001	4.919	0.988
Макарово	22	16	-10.70	< 0.001	3.934	0.970
Семипалатинск	23	17	-10.88	< 0.001	4.451	0.972
Шира	23	16	-9.11	< 0.001	4.611	0.964
Балгазын	23	20	-15.71	< 0.001	5.354	0.984
Иволгинское	21	18	-15.41	< 0.001	3.598	0.986
Богда-Уул	24	19	-13.10	< 0.001	3.598	0.978
Баян-Адарг	22	18	-14.01	< 0.001	4.236	0.978
Крым	23	15	-6.32	< 0.001	5.400	0.961
Среднее	22.5	18				0.970
Всего для *P. sylvestris*	248	72				
P. brutia						
Новый Свет	30	4	2.396	0.891	6.461	0.637
Аязьма	38	4	-0.836	0.236	0.799	0.494
Среднее	34	4				0.566
Всего для *P. brutia*	68	5	0.973	0.739	6.861	0.582
P. pallasiana						
Никита	27	15	-8.162	< 0.001	3.377	0.960

Примечание: n – размер выборки, N – число гаплотипов в популяции, Fs – значение теста на селективную нейтральность, p(Fs) – уровень значимости теста, t – время в млн. лет с момента начала экспансии, H_e – параметр внутрипопуляционной изменчивости.

Подобно *P. sylvestris*, распределение длин cpSSR аллелей пологое и одновершинное. Параметры исторической демографии также сходны. График распределения парных различий имеет, как и у *P. sylvestris*, куполообразную форму, и можно предполагать, что численность *P. pallasiana* в течение очень длительного времени как на территории Крыма, так и суммарно для всего вида остается высокой.

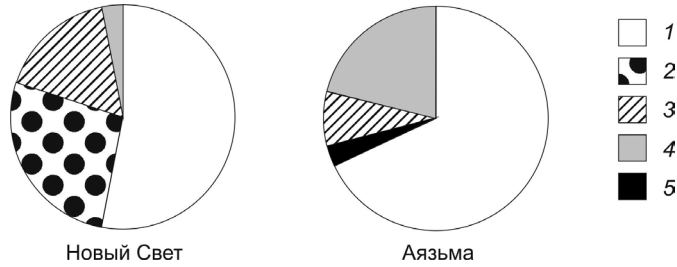


Рис. 2. Распределение cpSSR гаплотипов (1–5) в крымских популяциях P. brutia.

ВЫВОДЫ

1. Состав аллелей и гаплотипов изученных хлоропластных микросателлитных локусов уникален для каждого вида изученных сосен.

2. Две реликтовые популяции *P. brutia* в Крыму генетически изолированы друг от друга, имеют низкие показатели генетического разнообразия и низкую численность в течение длительного времени.

3. *P. pallasiana* в Крыму характеризуется высоким значением генетического разнообразия и не испытывала в течение длительного времени значительного сокращения численности.

4. Популяции *P. sylvestris* характеризуются высоким значением генетического разнообразия, стабильной численностью на большом промежутке времени.

5. Крымские популяции *P. sylvestris* генетически менее разнообразны по сравнению с популяциями бореальной части ареала, отличаются от них на уровне группы популяций. Они более близки к восточноевропейской группе популяций, чем к сибирской, так как имеют с первой общий гаплотип, не обнаруженный в Сибири.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гончаренко Г.Г., Болсун С.И., Нево Э., Захави А. Генетико-таксономические взаимоотношения у сосны пицундской, сосны Станкевича и сосны Брутской // Докл. РАН. 1998. Т. 359. Вып. 4. С. 565–568.

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

Санников С.Н., Петрова И.В. Феногеногеография популяций древесных растений: проблемы, методы и некоторые итоги // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24. Вып. 2–3. С. 288–296.

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

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

Vendramin G.G., Lelli L., Rossi P., Morgante M. A set of primers for the amplification of 20 chloroplast microsatellites in Pinaceae // Mol. Ecol. 1996. V. 5. P. 111–114.

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

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ *MICROTUS ARVALIS OBSCURUS* (ARVICOLINAE, RODENTIA): НОВЫЕ ДАННЫЕ

П.А. Сибиряков

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Ключевые слова: Microtus arvalis obscurus, митохондриальная ДНК, цитохром b, Урал.

Обыкновенная полевка — широко распространенный в Северной Евразии вид, часто используемый в качестве модельного объекта при проведении эволюционно-экологических исследований. Данный вид представлен двумя формами, имеющими спорный таксономический статус: *Microtus arvalis arvalis* и *M. arvalis obscurus*. На примере западной формы *M. arvalis arvalis* проведен ряд филогеографических исследований (Haynes et al., 2003; Tougard et al., 2008, 2013; Renvoise et al., 2011; Martinkova et al., 2013) и показана внутренняя структура данной формы с выделением нескольких клад, история расселения которых согласуется с представлениями о климатических и ландшафтных изменениях в европейской части ареала вида на протяжении последних 500 тыс. лет (Tougard et al., 2008).

Обитающая на востоке и занимающая примерно половину ареала форма *M. arvalis obscurus* изучена в меньшей степени. В частности, в базе данных GeneBank представлено более 500 последовательностей гена цитохрома *b* формы *M. arvalis arvalis*, при этом последовательностей формы *M. arvalis obscurus* всего 50.

Форма obscurus представлена двумя кладами: Южно-Кавказской (South Caucasian), которая занимает незначительную часть ареала в северо-восточной части Турции и закавказских республиках, и Китайско-Русской (Sino-Russian), широко распространенной на востоке видового ареала и, по данным последних исследований, не имеющей выраженной внутренней структуры по результатам анализа изменчивости гена цитохрома *b* (Tougard et al., 2013).

Целью данной работы было получение новых данных по изменчивости митохондриальной ДНК *M. arvalis obscurus* из Уральского региона для оценки выраженности филогеографической структуры Китайско-Русской клады *M. arvalis obscurus*. Были поставлены следующие задачи: 1) отлов животных в Уральском регионе от северной границы ареала вида в регионе до степной зоны и от Вятско-Камского Предуралья до восточного склона Урала и сбор образцов, пригодных для выделения ДНК; 2) составление банка данных нуклеотидных

последовательностей гена цитохрома *b M. arvalis obscurus* из Уральского региона; 3) синтез оригинальных и литературных данных и проверка гипотезы об отсутствии филогеографической структуры в пределах распространения *M. arvalis obscurus* в Уральском регионе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

При проведении отловов отобрано более 300 образцов мышечной ткани обыкновенной полевки из 20 локалитетов (в том числе в 14 локалитетах сбор образцов проведен при непосредственном участии автора) в пределах Уральского региона. Географически точки распределены в направлении запад — восток от Вятско-Камского Предуралья до восточного склона Урала и в направлении север — юг от северной границы ареала вида на Урале (г. Ивдель, Свердловская область) до степной зоны (п. Айтуар, Оренбургская область, граница с Казахстаном) (рис. 1).

Методики, основанные на ПЦР, использовались для решения двух задач: 1) предварительная видовая идентификация полевок — проанализированы 190 образцов, из которых на данный момент произведено выделение ДНК; 2) ПЦР для дальнейшего секвенирования последовательностей гена цитохрома *b* — получены данные для 49 образцов.

Выделение тотальной ДНК осуществляли из образцов мышечной ткани животных зафиксированных в 96%-ном этаноле методом солевой экстракции (Aljanabi, Martinez, 1997) с некоторыми модификациями (Ракитин и др., 2013). Видовую идентификацию проводили по методике, предложенной А. Некрутенко (Nekrutenko et al., 1999).

ПЦР участка митохондриальной ДНК, содержащего ген цитохрома *b*, осуществляли с использованием пары праймеров L7 (5' –ACCAATGACATGAAAAATCATCGTT– 3') и H6 (5' –TCTCCATTTCTGGTTTACAAGAC– 3') (Tougard et al., 2007) в 25 мкл реакционной смеси (dNTP's (SibEnzyme) 3 mM каждого, Taq Buffer 10x +KCl –$MgCl_2$ (Fermentas), 6.25 mM $MgCl_2$ (Fermentas), 7.5 pM каждого праймера, 2.5U Taq DNA Polymerase (SibEnzyme), 50–100 нг матрицы ДНК) по протоколу (94°C — 3'; [94°C — 20''; 58°C — 15''; 72°C — 1' 20''] — 35 циклов; 72°C — 10') на амплификаторе MyCycler (BioRad). Для очистки ПЦР продукта от примесей осуществляли электрофорез в 1%-ном агарозном геле, после чего участок геля, содержащий необходимый фрагмент, вырезали и переосаждали ПЦР продукт с использованием Silica (Sigma-Aldrich S-S5631). Сиквенсовую ПЦР проводили с использованием набора реактивов «Big Dye Terminator Cycle Sequencing Kit» V. 3.1 (Applied Biosystems, USA) в соответствие с рекомендациями производителя. Секвенирование осуществляли на автоматическом секвенаторе ABI Prism 3130 (Applied Biosystems, USA).

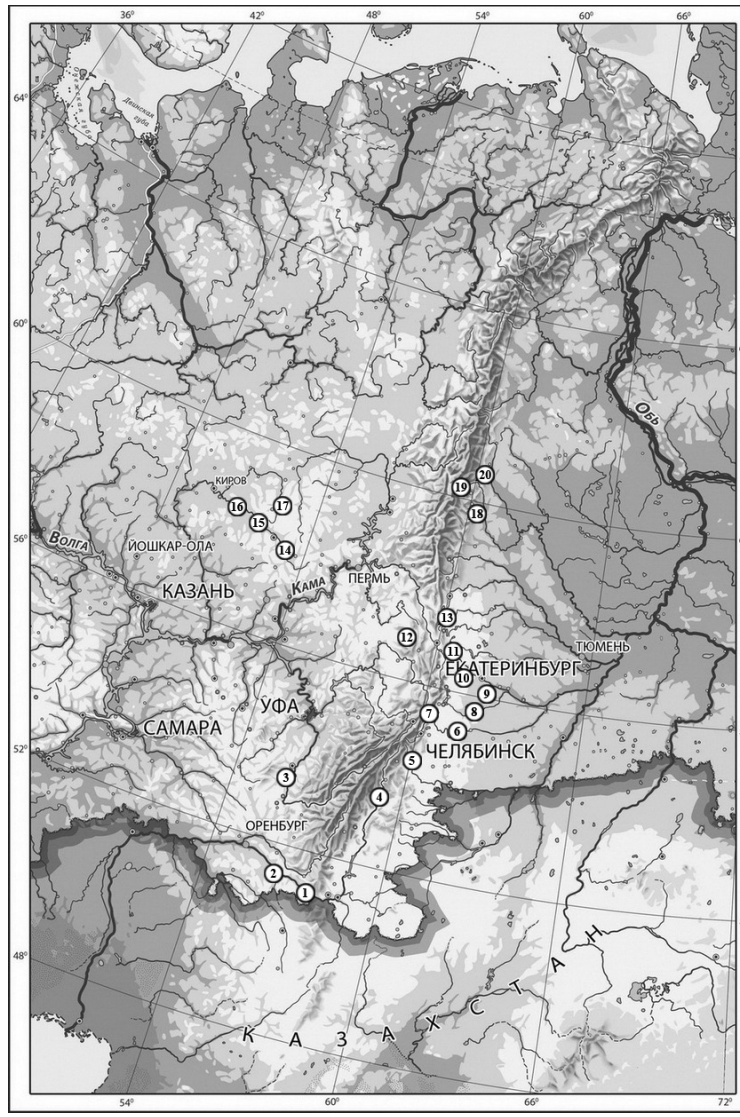


Рис. 1. Точки сбора материала: 1 – п. Айтуар; 2 – гора Верблюжка; 3 – г. Ишимбай; 4 – г. Магнитогорск; 5 – г. Озерск; 6 – г. Челябинск; 7 – Ильменский заповедник; 8 – головная часть ВУРСа; 9 – д. Старикова; 10 – Биостанция УрФУ; 11 – г. Екатеринбург; 12 – Нижнеиргинская дубрава; 13 – г. Нижний Тагил; 14 – д. Залазна; 15 – д. Черная Холуница; 16 – г. Белая Холуница; 17 – д. Зимино; 18 – п. Черемухово; 19 – д. Сосьва (Долгая Поберега); 20 – г. Ивдель (в точках 1–3, 7, 9, 10, 12, 14–20 сбор образцов производился при непосредственном участии автора).

Первичную обработку результатов секвенирования производили с использованием программы BioEdit v 7.2.0 (4.30.2013) (Hall, 1999). Все результаты автоматического анализа полученных данных капиллярного электрофореза были перепроверены вручную. В случае неудовлетворительного результата и наличии спорных участков и/или нуклеотидов в пределах последовательности было произведено повторное секвенирование данных образцов для устранения возникших разночтений. Для проведения дальнейшей обработки и последующих филогенетических реконструкций были использованы программы BioEdit v 7.2.0 (4.30.2013) (Hall, 1999), MEGA v6 (Tamura et al., 2013), MrBayes v 3.2.2 (Ronquist et al., 2012), Network v 4.6.1.2 (Bandelt et al., 1999), FigTree v1.4.0.

Для анализа были использованы оригинальные и литературные данные по изменчивости гена цитохрома *b* у 108 особей обыкновенной полевки. Литературные данные: 59 последовательностей гена цитохрома *b* обыкновенной полевки. Номера в базе данных GeneBank: AY220760–67; 70; 76; 77 [на рис. 2: Siberia A, B; Ukrain B; Russia C; Georgia; Armenia; Slovakia A; Finland; Denmark; Germany; Italy] (Hayens et al., 2003); AM991031; 59; 76; 78 [на рис. 2: MA10; 76; 118; 123] (Tougard et al., 2008); FR865393–429 [на рис. 2: MO1–57] (Tougard at al., 2013); KF839584–90 [на рис. 2: S01–03; 015–017; 152] (данные неопубликованного отчета Б. Жумабековой и др. по современному состоянию ГПЗ «Пойма реки Иртыш», Казахстан). Оригинальные данные: 49 последовательностей гена цитохрома *b* обыкновенной полевки формы *obscurus* из Уральского региона и 3 последовательности гена цитохрома *b* восточноевропейской полевки *M. rossiaemeridionalis* (использованных в качестве внешней группы). Номера оригинальных образцов на рис. 2 промаркированы префиксами «M» и «Mk« в соответствии с нумерацией образцов в коллекции лаборатории филогенетики и биохронологии ИЭРиЖ УрО РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе анализа оригинальных и литературных данных установлено, что из 99 последовательностей гена цитохрома *b* обыкновенной полевки формы obscurus 91 последовательность из 29 точек относится к кладе Sino-Russian (рис. 2, 3), среди них встречено 57 уникальных гаплотипов гена цитохрома *b*, 24 из которых впервые описаны в ходе выполнения данной работы.

Анализ филогенетического дерева (см. рис. 2), построенного с использованием алгоритма Байесова анализа (программа MrBayes), и медианной сети (рис. 4) показал, что различия в пределах клады Sino-Russian незначительны по сравнению с различиями между кладами, относящимися к форме *obscurus* (Sino-Russian и South

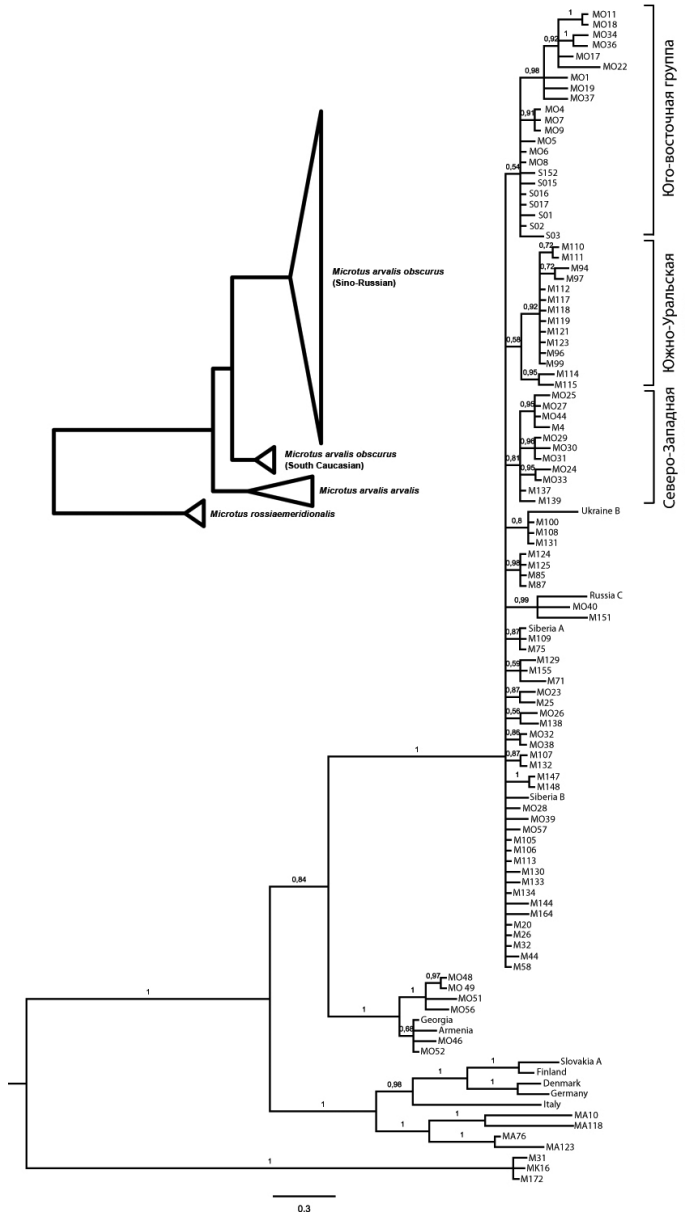


Рис. 2. Реконструкция филогенетического дерева на основании анализа изменчивости гена цитохрома b M. arvalis obscurus (наименование образцов и их принадлежность обозначены в тексте, цифры над ветвями – итоговые значения вероятностей Байесова анализа).

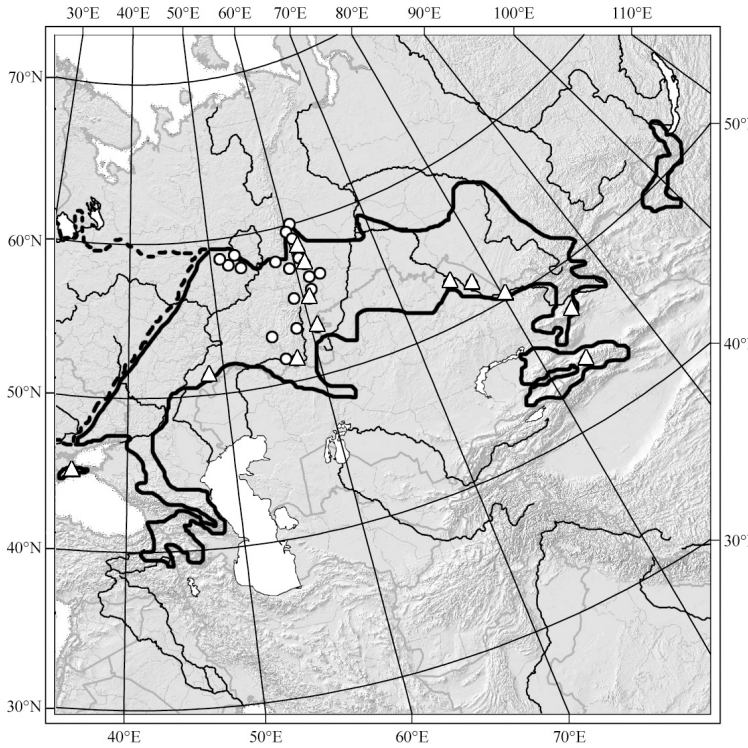


Рис. 3. Географическое расположение точек отлова M. arvalis obscurus, последовательности гена цитохрома b которых отнесены к кладе Sino-Russian. o *– оригинальные данные;* Δ *– данные получены из БД GeneBank (Hayens et al., 2003; Tougard at al., 2013).*

Caucasian). Дальнейший анализ структуры клады Sino-Russian позволяет предположить наличие трех групп родственных гаплотипов, кластеризующихся при построении филогенетического дерева (см. рис. 2) с относительно высоким уровнем статистической поддержки. Данные группы имеют достаточно четкую географическую локализацию: 1) юго-восточная группа, наиболее дифференцированная группа гаплотипов, занимающая юго-восточную часть ареала клады — северо-восток Казахстана и северо-запад Китая; 2) южно-уральская группа — группа гаплотипов, локализованная на Южном Урале; 3) северо-западная группа — гаплотипы, обнаруженные в Кировской области. Большая часть гаплотипов, не включенных в данные группы, встречаются вдоль Уральского хребта и относительно слабо дифференцированы между собой.

Из анализа медианной сети (см. рис. 4), отражающей взаимоотношения гаплотипов между собой, видно, что все три внутренние группы клады, описанные при анализе филогенетического древа, образуют относительно самостоятельные группировки и на медианной сети. Также можно выделить звездчатую структуру, находящуюся в центре сети клады Sino-Russian, включающую слабо дифференцированные гаплотипы из Уральских популяций, не образовавшие при построении филогенетического дерева (см. рис. 2) единой группы. Подобная картина характерна для группировок, в недавнем прошлом начавших активно заселять новую территорию (Abramson et al., 2012).

Для более подробного описания филогенетической структуры, а также истории расселения как клады Sino-Russian, так и формы *M. arvalis obscurus* в целом в дальнейшем предполагается расширение выборки за счет включения в анализ образцов из большего числа точек в пределах всего ареала данной формы обыкновенной полевки и данных по изменчивости других маркеров митохондриальной ДНК.

Таким образом, начато создание банка данных нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b M. arvalis obscurus* из Уральского региона, который на данный момент включает в себя данные о 49 последовательностях, среди которых встречены 27 уникальных гаплотипов.

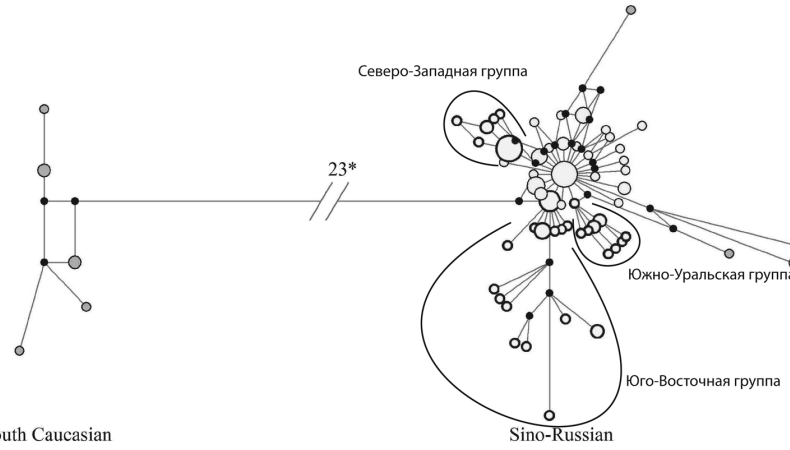


Рис. 4. Медианная сеть гаплотипов гена цитохрома b M. arvalis obscures. Сеть построена по алгоритму Median joining с использованием программы Network v. 4.6.1.2. Размер узлов сети эквивалентен числу идентичных последовательностей, включенных в данный узел, длина ветвей эквивалентна числу замен.
Узлы, обозначенные черным цветом, – медианные векторы.

Синтез оригинальных и литературных данных для проверки гипотезы об отсутствии филогеографической структуры в пределах распространения клады Sino-Russian *M. arvalis obscurus* показал, что использование в качестве маркера гена цитохрома b позволяет предположить в пределах клады наличие как минимум трех географически локализованных групп родственных гаплотипов.

Анализ изменчивости последовательностей гена цитохрома *b* у животных из уральских популяций свидетельствует, видимо, об относительно недавнем и быстром расселении данного вида по территории Урала.

Автор выражает благодарность Е.А. Марковой, С.Б. Ракитину, В.Л. Семерикову, Ю.Я. Хрунык и сотрудникам лаборатории филогенетики и биохронологии ИЭРиЖ УрО РАН за помощь на разных этапах выполнения работы.

Работа выполнена при поддержке Президиума УрО РАН (проект № 14-4-ИП-60), РФФИ (проект № 14-04-00614) и ФЦП поддержки ведущих научных школ (НШ-2840.2014.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ракитин С.Б., Копориков А.Р., Богданов В.Д. и др. Изменчивость микросателлитной ДНК налима (*Lota lota*) Обь-Иртышского бассейна: тестирование праймеров и оптимизация методики // Вестн. Астраханского гос. технич. ун-та. Серия: рыбное хозяйство. 2013. № 3. С. 118–128.

Abramson N.I., Petrova T.V., Dokuchaev N.E. et al. Phylogeography of the gray red-backed vole *Craseomys rufocanus* (Rodentia: Cricetidae) across the distribution range inferred from nonrecombining molecular markers // Rus. J. of Theriology. 2012. V. 11. P. 137–156.

Aljanabi S.M., Martinez I. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques // Nucleic Acids Research. 1997. V. 25. № 22. P. 4692–4693.

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

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

Haynes S., Jaarola M., Searle J.B. Phylogeography of the common vole (*Microtus arvalis*) with particular emphasis on the colonization of the Orkney archipelago // Mol. Ecol. 2003. V. 12. № 4. P. 951–956.

Martínková N., Barnett R., Cucchi T. et al. Divergent evolutionary processes associated with colonization of offshore islands // Mol. Ecol. 2013. V. 22. № 20. P. 5205–5220.

Nekrutenko A., Makova K.D., Chesser R.K., Baker R.J. Representational difference analysis to distinguish cryptic species // Mol. Ecol. 1999. V. 8. № 7. P. 1235–1237.

Renvoise E., Montuire S., Richard Y. et al. Microevolutionary relationships between phylogeographical history, climate change and morphological

variability in the common vole (*Microtus arvalis*) across France // J. of Biogeography. 2012. V. 39. № 4. P. 698–712.

Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P. et al. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space // Systematic biology. 2012. V. 61. № 3. P. 539–542.

Shenbrot G.I., Krasnov B.R. An atlas of the geographic distribution of the arvicoline rodents of the world (Rodentia, Muridae: Arvicolinae). Sofia: Pensoft Publ., 2005. 350 p.

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

Tougard C., Brunet-Lecomte P., Fabre M., Montuire S. Evolutionary history of two allopatric Terricola species (Arvicolinae, Rodentia) from molecular, morphological, ans palaeontological data // Biol. J. of the Linnean Society. 2007. V. 93. P. 309–323.

Tougard C., Renvoise E., Petitjean A., Quere J-P. New Insight into the Colonization Process of Common Voles: Inferences from Molecular and Fossil Evidence // PLoS ONE. 2008. V. 3. P. 3532.

Tougard C., Montuire S., Volobouev V. et al. Exploring phylogeography and species limits in the Altai vole (Rodentia: Cricetidae) // Biol. J. of the Linnean Society. 2013. V. 108. P. 434–452.

ВЛИЯНИЕ ВЫБРОСОВ МЕДЕПЛАВИЛЬНЫХ ЗАВОДОВ НА ОБЩУЮ ЭМИССИЮ CO_2 И ДЫХАНИЕ ЛЕСНОЙ ПОДСТИЛКИ

И.А. Сморкалов, Е.Л. Воробейчик

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Ключевые слова: почвенное дыхание, CO_2, лесная подстилка, лесные экосистемы, промышленное загрязнение, тяжелые металлы, медеплавильный завод.

Почвенное дыхание — важнейшая составляющая цикла углерода в наземных экосистемах, и его изучение вызывает большой интерес во всем мире. В то же время, несмотря на огромное количество публикаций, как по почвенному дыханию, так и по загрязненным территориям, работ, лежащих на пересечении этих двух предметных областей, очень мало — всего несколько десятков. Причем в большинстве из них описывается влияние загрязнения на почвенное дыхание, измеренное в лабораторных условиях, т.е. *ex situ*, и соответственно характеризующее только микробиальную активность почвы. Чаще всего регистрируют уменьшение базального почвенного дыхания на территориях, подверженных полиметаллическому загрязнению возле крупных металлургических предприятий (Fritze et al., 1989; Yao et al., 2003; Gaumont-Guay et al., 2014), автодорог (Gülser, Erdoğan, 2008) и в городской среде (Papa et al., 2010); в ряде случаев не выявлено изменений рассматриваемого параметра в градиенте промышленного загрязнения (Paton et al., 2006; Stefanowicz et al., 2008). Экспериментальное внесение больших доз тяжелых металлов в лабораторных условиях также обычно снижает интенсивность почвенного дыхания, особенно при длительной экспозиции (Laskowski et al., 1994; Frey et al., 2006), хотя в некоторых случаях зафиксирован положительный эффект (Bardgett, Saggar, 1994).

Лишь в единичных публикациях рассмотрено влияние загрязнения на дыхание почвы *in situ* (Сморкалов, Воробейчик, 2011; Кадулин, Копцик, 2013; Ramsey et al., 2005; Kozlov et al., 2009), т.е. характеризующее эмиссию CO_2 с поверхности почвы в природных условиях, причем обнаружено как его снижение, так и отсутствие изменений.

Учитывая комплексную природу почвенного дыхания, для понимания закономерностей его изменений в градиентах действия различных экологических факторов, включая промышленное загрязнение, важно разделять данный показатель на компоненты как по

агентам (дыхание корней и микроорганизмов), так и по локализации (дыхание подстилки и минеральных горизонтов).

Разделение дыхания почвы на корневое и микробиальное представляет собой крайне сложную и далекую от окончательного решения методическую задачу (Евдокимов и др., 2010; Сморкалов, 2012; Kuzyakov, 2006; Luo, Zhou, 2006). Отделить дыхание подстилки от общей эмиссии CO_2 из почвы — более простая задача, хотя дифференциальный анализ дыхания лесной подстилки и минеральной части почвенного профиля практикуют нечасто (Люри и др., 2013; Wang et al., 2009; Zimmermann et al., 2009).

Лесная подстилка — ключевой компонент лесных экосистем, отражающий баланс поступления и разложения органического вещества, в ней сосредоточена основная часть микроорганизмов, участвующих в трансформации мертвой органики. Немаловажно, что подстилка — это мощный биогеохимический барьер на пути поступления поллютантов в нижележащие почвенные горизонты, поэтому при промышленном загрязнении именно ее свойства меняются в первую очередь. В районах действия заводов цветной металлургии неоднократно отмечали увеличение мощности подстилки в 2–4 раза по сравнению с фоновым уровнем (Воробейчик, 2003), связывая это с подавлением первичных деструкторов органики (крупные почвенные сапрофаги) и ее основных минерализаторов. Исходя из этого оценка дыхания лесной подстилки в условиях загрязнения представляет значительный интерес. Нам известна единственная работа (Кадулин, Копцик, 2013), где для природных экосистем, подверженных сильному промышленному загрязнению (район Кольского полуострова), сделана попытка разделить почвенное дыхание на дыхание подстилки и минеральных горизонтов, а также на корневое и микробиальное (с помощью полевой модификации метода субстрат-индуцированного дыхания).

Дефицит информации и противоречивость результатов относительно влияния промышленного загрязнения на дыхание почвы определили цель нашего исследования — проанализировать изменения интенсивности общего почвенного дыхания и дыхания лесной подстилки, измеренных *in situ*, в градиентах загрязнения среды, сформированных крупными точечными источниками эмиссии поллютантов (медеплавильные заводы).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работы проведены в вегетационные сезоны 2010–2013 гг. возле двух крупных предприятий цветной металлургии — Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ) и Карабашского медеплавильного завода (КМЗ): СУМЗ, действующий с 1940 г., расположен

на Среднем Урале (подзона южной тайги) около г. Ревды, в 50 км к западу от г. Екатеринбурга; КМЗ, действующий с 1910 г., расположен на Южном Урале (подзона предлесостепных сосново-березовых лесов лесной зоны) около г. Карабаша, в 90 км к северо-западу от г. Челябинска. Состав выбросов предприятий сходен: основные ингредиенты — SO_2 и пылевые частицы с сорбированными металлами и металлоидами (Cu, Pb, Cd, Zn, Fe, As, Hg и др.). Заводы также сопоставимы по мощности: в конце 1980-х годов каждый из них выбрасывал около 160 тыс. т поллютантов в год, в середине 2000-х — около 30–40 тыс. т/год. Все это время СУМЗ действовал непрерывно, тогда как деятельность КМЗ была приостановлена с 1989 по 1997 гг.

В обоих районах хорошо выражены фоновая (20–30 км от завода), буферная (4–15 км) и импактная (до 2–5 км) зоны, характеризующие последовательные стадии техногенной дигрессии лесных экосистем. В непосредственной близости от КМЗ образовалась обширная техногенная пустошь — специфический «лунный» ландшафт, частично переработанный эрозионными процессами, практически лишенный высшей растительности и естественного почвенного покрова (верхние слои почвы замещены техногенными поверхностными образованиями из эрозионных наносов). Возле СУМЗа техногенная пустошь представлена фрагментарно (только к востоку от завода) и не включена в наш анализ.

В районе СУМЗа работы проведены в ельниках-пихтарниках. Под действием загрязнения произошла смена растительных ассоциаций (от неморально-кисличных через разнотравно-злаковые до мохово-хвощовых и мертвопокровных). Почвенный покров представлен горно-лесными бурыми, дерново-подзолистыми и серыми лесными почвами. В фоновой зоне мощность подстилки равна 2–3 см, в буферной — 5–7 см, в импактной — до 10–15 см.

В районе КМЗ работы проведены в производных березняках, образовавшихся на месте сосновых лесов. Загрязнение вызвало закономерную смену растительных ассоциаций (от разнотравных через разнотравно-злаковые до мертвопокровных). Почвенный покров представлен буроземами, дерново-подзолистыми и темно-серыми почвами. В фоновой и буферной зонах мощность подстилки равна 1–4 см, в импактной — до 8–10 см, на пустоши подстилка отсутствует.

Для каждого градиента выбрали по 10 участков: в районе СУМЗа они располагались в одном направлении (к западу от завода), КМЗ — в двух (к северу и югу). На каждом участке было заложено по 3 пробные площади в сходных ландшафтных и почвенно-растительных условиях (отстоят на 50–200 м друг от друга). В районе СУМЗа почвенное дыхание измеряли 5–8 июля 2010 г., 5–15 августа 2011 г., 25–28 июня 2012 г., 8–11 июля 2013 г.; КМЗ — 13–16 июля 2010 г.,

1–20 июля 2011 г., 18–22 июня 2012 г., 24–26 июня 2013 г. (время измерений — с 10 до 16 ч). На каждой пробной площади дыхание измеряли в нескольких случайно выбранных точках, не совпадающих в разные годы (5 — в 2010 г., 15 — в 2011 г., 10 — в 2012 и 2013 гг.; точки отстоят не менее чем на 5 м друг от друга). Всего выполнено 2400 измерений на 60 пробных площадях.

Скорость потока CO_2 с поверхности почвы в 2010–2012 гг. измерена полевым респирометром SR1LP (Qubit Systems, Канада), в 2013 г. — автоматической системой Li-8100A (Li-Cor biosciences, USA). Оба прибора работают по принципу закрытого динамического камерного метода (Luo, Zhou, 2006): после установки измерительной камеры на поверхность почвы воздух циркулирует внутри замкнутой системы, состоящей из камеры, насоса, датчика скорости потока и инфракрасного газоанализатора, подключенного к портативному компьютеру. Интенсивность почвенного дыхания (мг $CO_2/м^2/ч$) рассчитывали по наклону линейного участка кривой накопления CO_2 (во всех случаях использовали линейную аппроксимацию) с учетом объема системы, площади основания камеры и температуры почвенного воздуха. Для расчетов выбирали максимально линейный участок кривой (для которого коэффициент детерминации составлял более 0.97), отступив некоторое время от начала измерения (для SR1LP — не менее 30 с, для Li-8100A — 15 с). Концентрация CO_2 в системе обычно растет линейно (до момента насыщения), что позволяет по коэффициенту наклона рассчитать скорость эмиссии газа из почвы.

Различие в методике измерений между приборами заключалось в следующем. При использовании SR1LP камеру (цилиндр диаметром 10 см и высотой 12.5 см) устанавливали в подстилку (зеленые части сосудистых растений были предварительно срезаны) на глубину около 2 см на 1.5–2 мин, скорость потока составляла 450–500 мл/мин. При использовании Li-8100A непосредственно перед измерением устанавливали почвенные кольца из нержавеющей стали диаметром 10.5 см и высотой 5 см, которые втыкали в почву на глубину 3 см; зеленые части растений также были предварительно срезаны. Далее на кольцо помещали камеру прибора и проводили измерение в течении 1 мин; скорость потока составляла 1700 мл/мин.

Измерения дыхания лесной подстилки и общего дыхания почвы проводили в 2011–2013 гг. одновременно. Для этого использовали оригинальную методику (Сморкалов, 2013): после измерения общего почвенного дыхания подстилку из камеры или кольца аккуратно переносили в воздухонепроницаемый пластиковый пакет и помещали обратно на то же самое место. В случае с Li-8100A в пакет помещали полипропиленовое кольцо диаметром 10.5 см и высотой 5 см; также измеряли мощность подстилки для коррекции объема систе-

мы кольцо–камера (с целью более точной оценки скорости дыхания подстилки). Чтобы избежать ошибок, вызванных увеличением выделения CO_2 из-за неизбежного механического нарушения подстилки при изъятии, измерение ее дыхания проводили спустя некоторое время (30–40 мин) после помещения подстилки в пакет. Для измерений камеру прибора помещали непосредственно в пакет и плотно прижимали для исключения поступления воздуха извне. Затем подстилку переносили в лабораторию и сушили до воздушно-сухого состояния и измеряли массу с точностью 0.01 г.

Гравиметрическую влажность подстилки определяли по разнице сырой и сухой массы образцов, отобранных при разделении дыхания подстилки и минеральной части почвы: подстилку в пластиковых пакетах переносили в лабораторию и сушили в помещении до воздушно-сухого состояния, массу измерили с точностью 0.01 г. Мощность подстилки определяли усреднением трех замеров (точность — 0.5 см) линейкой по периметру участка с убранной после измерения дыхания подстилкой.

Пробы почвы отбирали только в 2011 г. буром Eijkelkamp (Нидерланды) для комбинированных почв (диаметр 7 см, высота 20 см) из центра проекции камеры после проведения измерений и удаления подстилки. Керны в полевых условиях промывали на колонке сит с размером ячеек 2.0 и 0.25 мм, далее сушили до воздушно-сухого состояния. Приготовленный таким образом «концентрат корней« был законсервирован для дальнейшей камеральной обработки, в ходе которой корни растений тщательно выбирали вручную и далее разделяли на две размерные фракции (первая — 0.5 мм < диаметр < 2 мм; вторая — диаметр > 2 мм); массу корней в пробе измеряли с точностью 0.0001 г.

В качестве оценки уровня загрязнения использовали содержание меди в лесной подстилке. На каждой пробной площади (кроме участка техногенной пустоши) в 2009 г. отобрали по 5 смешанных образцов лесной подстилки (каждый составлен из 5 индивидуальных) для оценки содержания подвижной формы металла (экстрагирование 5%-ной HNO_3, отношение подстилки к экстрагенту равно 1:10, время экстракции — сутки); концентрации измерены на атомно-абсорбционном спектрометре AAS 6 Vario (Analytik Jena, Германия).

Для статистической обработки использовали нелинейный регрессионный анализ и трехфакторный дисперсионный анализ (ANOVA); множественные сравнения выполнены по критерию Тьюки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В районе СУМЗа за все годы измерений диапазон почвенного дыхания составлял 172–2317 мг $CO_2/м^2/ч$, в районе КМЗ (без учета пустоши) — 74–4018 мг $CO_2/м^2/ч$ (на пустоши — 0–199 мг

CO_2/м^2/ч); средние величины на площадку приведены на рис. 1а. Фоновые значения значимо не различались между районами (p=0.25). В каждом из районов не зарегистрировано значимых различий между фоновой и буферной зонами (p=0.43–1.00). Интенсивность общего почвенного дыхания уменьшалась с увеличением загрязнения (см. рис. 1а), соответственно импактная зона значимо отличалась от фоновой и буферной территорий: в районе СУМЗа дыхание почвы было в 1.5–1.6 раза меньше (p<0.01), КМЗ (при исключении пустоши) – в 1.8 раза меньше (p<0.01); Почвенное дыхание на участке пустоши было в 35 раз меньше фонового уровня(p<0.01).

Полученные нами абсолютные величины общего почвенного дыхания близки к значениям, которые обычно регистрируют для лесов умеренных широт (мг CO_2/м^2/ч): 300–1400 (Глухова и др., 2014), 440–1060 (Кадулин, Копцик, 2013), 1000–1500, 690–1800 (Kozlov et al., 2009). Оцененный нами уровень пространственного варьирования дыхания также близок к наблюдаемому в естественных условиях (Luo, Zhou, 2006).

В районе СУМЗа диапазон дыхания лесной подстилки составлял 26–2156 мг CO_2/м^2/ч, КМЗ – 9.0–1639 мг CO_2/м^2/ч. Дыхание подстилки в хвойных лесах было в среднем в 1.8 раза больше, чем в лиственных (p<0.01), и слабо менялось в градиенте загрязнения (см. рис. 1б). На загрязненных территориях дыхание подстилки почти не выходит за пределы варьирования, обусловленного естественными причинами. Разница между фоновой и импактной территорией сводится к тому, что в последнем случае нет высоких значений интенсивности дыхания, которые наряду с низкими обычны в фоновой зоне. В результате средние величины дыхания в импактных зонах в 1.2–2.0 раза ниже по сравнению с фоновыми. Вклад лесной подстилки в общее дыхание также был относительно стабилен в градиенте загрязнения (хотя на уровне тенденции можно отметить некоторое его увеличение на загрязненной территории); в хвойных лесах он выше (30–50%), чем в лиственных (15–25%).

В противоположность дыханию удельная дыхательная активность (УДА) подстилки (т.е. дыхание единицы массы субстрата) достаточно тесно связана с уровнем загрязнения (R^2=0.6–0.7) (рис. 2а). Кроме того, данный параметр демонстрирует намного большую разницу между импактной и фоновой территориями по сравнению с величиной общего дыхания и дыхания подстилки (разница составляет 3.5–15 раз).

Из сопоставления трендов изменения в градиенте загрязнения запаса подстилки и ее УДА (см. рис. 2) становится понятной причина относительной стабильности дыхания подстилки в градиенте загрязнения (см. рис. 1б). Фактически мы наблюдаем два разнонаправлен-

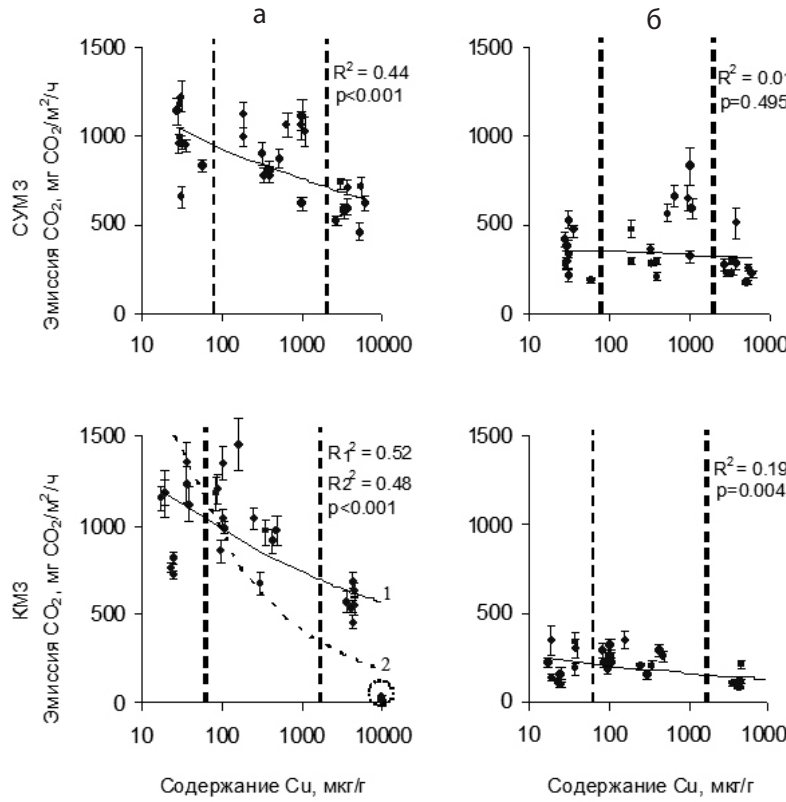


Рис. 1. Зависимость общего дыхания почвы (а) и дыхания подстилки (б) от содержания меди в подстилке.
Точка – среднее на площадку за 2010–2013 гг. для общего дыхания, 2011–2013 гг. – для дыхания подстилки (для общего дыхания почвы n=40, для дыхания подстилки n=35, для содержания Cu в подстилке n=5); планки погрешностей – ошибка среднего. Сплошные линии – аппроксимация зависимости степенной функцией, R^2 – коэффициент детерминации; вертикальные пунктирные линии разграничивают зоны нагрузки.
Для КМЗ приведены зависимости без учета участка пустоши (1) и с учетом (2). Кружком обведены значения дыхания на участке пустоши.

ных процесса: с одной стороны, при росте загрязнения существенно увеличивается запас подстилки (из-за подавления деструкционных процессов), с другой — падает ее удельная дыхательная активность. Результирующая же этих двух процессов — собственно дыхание подстилки — уменьшается не очень сильно.

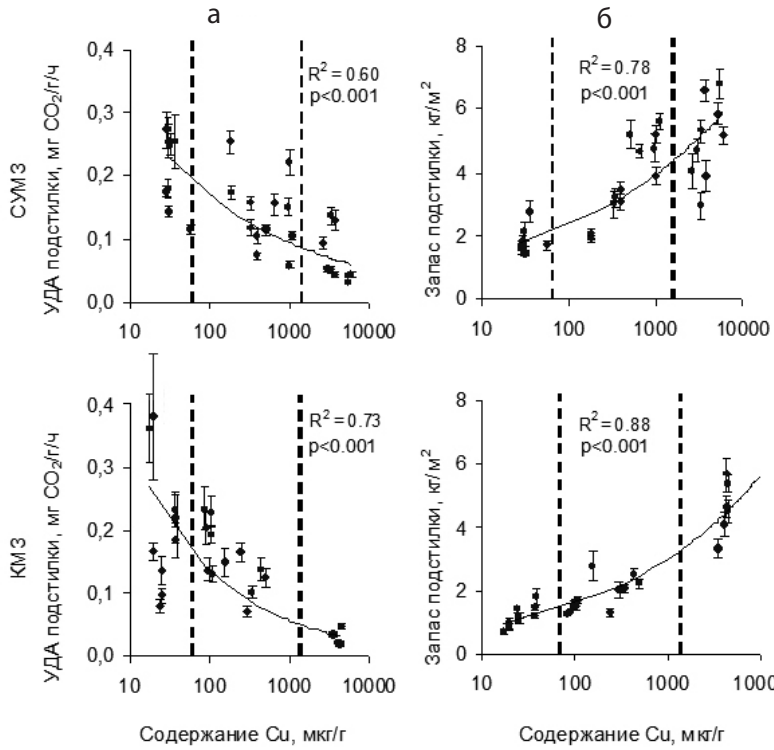


Рис. 2. Зависимость УДА (а) и запаса подстилки (б) от содержания подвижной формы меди.
Точка – среднее на площадку за 2011–2013 гг. (для УДА и запаса подстилки n=35; для содержания Cu в подстилке n=5); планки погрешности – ошибка среднего; линии – аппроксимация зависимости степенной функцией; R^2 – коэффициент детерминации; вертикальные пунктирные линии разграничивают зоны нагрузки.

По результатам трехфакторного дисперсионного анализа (см. таблицу) можно сделать заключение о значимых различиях между годами только для общей эмиссии CO_2, тогда как различия между зонами загрязнения значимы для всех трех рассматриваемых параметров дыхания. Различия между двумя рассматриваемыми районами значимы только для дыхания подстилки и соответственно для ее вклада в общее дыхание, что, скорее всего, напрямую связано с большим запасом подстилки в хвойных лесах, поскольку УДА подстилки не различается между районами.

ТАБЛИЦА. Результаты трехфакторного дисперсионного анализа различий общего почвенного дыхания, дыхания подстилки, ее удельной дыхательной активности и запаса подстилки между годами, районами исследования и зонами нагрузки (приведен достигнутый уровень значимости для *F*-критерия)

Параметр	Источник изменчивости					
	Год, df_1=2	Район, df_1=1	Зона, df_1=2	Год×район, df_1=2	Год×зона, df_1=4	Зона×район, df_1=2
Дыхание общее (df_2=162)	<0.001	0.867	<0.001	0.022	0.002	0.594
Дыхание подстилки (df_2=151)	0.235	<0.001	<0.001	0.766	0.006	0.176
Активность подстилки (df_2=151)	0.069	0.465	<0.001	0.500	0.289	0.529
Запас подстилки (df_2=153)	<0.001	<0.001	<0.001	0.149	0.194	<0.001

Для интерпретации полученных результатов важны данные по запасу корней в подстилке и минеральном слое (рис. 3). В противоположность ожидаемому ни один из рассматриваемых параметров (общая масса корней в слое 0–20 см, масса корней в минеральном горизонте, масса корней в подстилке, масса разных размерных фракции корней) значимо не различался между зонами нагрузки (p=0.53–0.87). Только в районе КМЗ на уровне тенденции можно отметить некоторое снижение (в 1.5 раза) массы корней в минеральном слое в импактной зоне по сравнению с фоновой. Основная причина стабильности запаса корней в градиенте загрязнения, скорее всего, связана с компенсаторными реакциями — увеличением густоты подроста и разрастанием толерантных к загрязнению видов травяно-кустарничкового яруса (несколько видов злаков).

Необходимо подчеркнуть, что запас корней в подстилке намного меньше, чем в минеральных горизонтах почвы: в хвойном лесу лишь 7–10% корней от их общего количества сосредоточено в подстилке, в лиственном — 2–5%. Косвенно это свидетельствует о том, что в подстилке основной вклад в дыхание вносит микрофлора (исходя из того, что доля подстилки в общем дыхании (15–50%) существенно больше доли корней в этом слое). Это хорошо согласуется как с относительной стабильностью общего дыхания в градиентах загрязнения, так и с выраженным снижением УДА подстилки при приближении

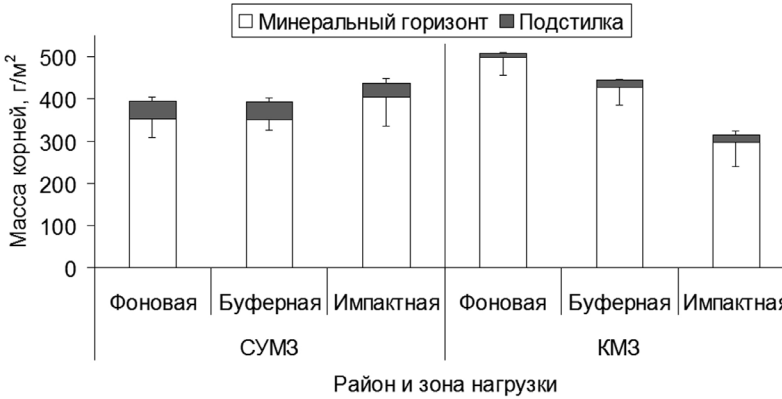


Рис. 3. Содержание корней в почве разных зон нагрузки.
Приведено среднее ± ошибка; учетная единица — пробная площадь (для фоновой зоны n=9, для буферной – n=12, для импактной – n=9 в районе СУМЗа и n=6 в районе КМЗ); на каждой пробной площади – среднее по 10–15 индивидуальным измерениям.

к источнику выбросов, которое происходит не столько из-за уменьшения удельной корненасыщенности слоя, сколько из-за негативной реакции микрофлоры на повышенное содержание тяжелых металлов, что неоднократно было продемонстрировано в лабораторных экспериментах (Васенев и др., 2013; Frey et al., 2006).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Не смотря на то, что выбросы медеплавильных заводов — один из наиболее сильных видов промышленного загрязнения, губительный и для почвенной микрофлоры, и для растительности, оказалось, что загрязнение относительно слабо влияет как на общее почвенное дыхание, так и на дыхание лесной подстилки. Резкое снижение общего дыхания наблюдается только на участке техногенной пустоши, тогда как на остальной загрязненной территории оно почти не выходит за границы варьирования, обусловленного естественными причинами. В итоге средняя величина общего дыхания почвы на импактной территории (при условии исключения техногенной пустоши) оказывается меньше, чем на фоновой, лишь в 1.5–1.8 раза.

Основным механизмом стабильности дыхания лесной подстилки в градиенте загрязнения можно считать то, что данный параметр — это результирующая двух разнонаправленных процессов, развертывающихся при увеличении загрязнения– уменьшения УДА подстилки и увеличения ее запаса. Выраженное уменьшение УДА подстилки на

загрязненной территории, скорее всего, связано с тем, что основной вклад в дыхание подстилки вносят микроорганизмы, на которых загрязнение тяжелыми металлами оказывает негативное воздействие.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований УрО РАН (проект № 12-П-4-1057) и РФФИ (проекты № 11-05-01218 и 13-04-01699).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васенев В.И., Ананьева Н.Д., Иващенко К.В. Влияние поллютантов (тяжелые металлы, дизельное топливо) на дыхательную активность конструктоземов // Экология. 2013. № 6. С. 436–445.

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

Глухова Т.В., Вомперский С.Э., Ковалев А.Г. Эмиссия CO_2 с поверхности олиготрофных болот южно-таежной зоны европейской территории России с учетом микрорельефа // Почвоведение. 2014. № 1. С. 48–57.

Евдокимов И.В., Ларионова А.А., Шмитт М. и др. Определение вклада дыхания корней растений в эмиссию CO_2 из почвы методом субстрат-индуцированного дыхания // Почвоведение. 2010. № 3. С. 321–327.

Кадулин М.С., Копцик М.Н. Эмиссия CO_2 почвами в зоне влияния горно-металлургического комбината «Североникель» в Кольской Субарктике // Почвоведение. 2013. № 11. С. 1387–1396.

Люри Д.И., Карелин Д.В., Горячкин С.В., Кудиков А.В. Изменение почвенного дыхания в ходе постагрогенной сукцессии в южной тайге // Почвоведение. 2013. № 9. С. 1060–1072.

Сморкалов И.А. Методические проблемы разделения потоков углекислого газа из почвы в полевых условиях: определение вклада дыхания корней // Экология: традиции и инновации: Мат-лы всерос. конф. молодых ученых. Екатеринбург: Гощицкий, 2012. С. 129–133.

Сморкалов И.А. Определение интенсивности дыхания подстилки *in situ*: новые вопросы // Экология: теория и практика: Мат-лы всерос. конф. молодых ученых. Екатеринбург: Гощицкий, 2013. С. 101–102.

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

Bardgett R.D., Saggar S. Effects of heavy metal contamination on the short-term decomposition of labelled [^{14}C]glucose in a pasture soil // Soil Biology and Biochemistry. 1994. V. 26. № 6. P. 727–733.

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

Fritze H., Niini S., Mikkola K., Mäkinen A. Soil microbial effects of a Cu-Ni smelter in southwestern Finland // Biology and Fertility of Soils. 1989. V. 8. № 1. P. 87–94.

Gaumont-Guay D., Black T.A., Barr A.G. et al. Eight years of forest-floor CO_2 exchange in a boreal black spruce forest: Spatial integration and long-term

temporal trends // Agricultural and Forest Meteorology. 2014. V. 184. P. 25–35.

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

Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.E. Impacts of point polluters on terrestrial biota: Comparative analysis of 18 contaminated areas. Dordrecht: Springer, 2009. 466 p.

Kuzyakov Y. Sources of CO_2 efflux from soil and review of partitioning methods // Soil Biology and Biochemistry. 2006. V. 38. № 3. P. 425–448.

Laskowski R., Maryański M., Niklińska M. Effect of heavy metals and mineral nutrients on forest litter respiration rate // Environmental Pollution. 1994. V. 84. № 1. P. 97–102.

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

Papa S., Bartoli G., Pellegrino A., Fioretto A. Microbial activities and trace element contents in an urban soil // Environmental Monitoring and Assessment. 2010. V. 165. № 1–4. P. 193–203.

Paton G.I., Viventsova E., Kumpene J. et al. An ecotoxicity assessment of contaminated forest soils from the Kola Peninsula // Science of the Total Environment. 2006. V. 355. № 1–3. P. 106–117.

Ramsey P.W., Rillig M.C., Feris K.P. et al. Mine waste contamination limits soil respiration rates: A case study using quantile regression // Soil Biology and Biochemistry. 2005. V. 37. № 6. P. 1177–1183.

Stefanowicz A.M., Niklińska M., Laskowski R. Metals affect soil bacterial and fungal functional diversity differently // Environmental Toxicology and Chemistry. 2008. V. 27. № 3. P. 591–598.

Wang L.L., Song C.C., Guo Y.D. et al. Contribution of litter to soil respiration under different land-use types in Sanjiang Plain // Huanjing Kexue/ Environmental Science. 2009. V. 30. № 11. P. 3130–3135.

Yao H., Xu J., Huang C. Substrate utilization pattern, biomass and activity of microbial communities in a sequence of heavy metal-polluted paddy soils // Geoderma. 2003. V. 115. № 1–2. P. 139–148.

Zimmermann M., Meir P., Bird M., Malhi Y. et al. Litter contribution to diurnal and annual soil respiration in a tropical montane cloud forest // Soil Biology and Biochemistry. 2009. V. 41. № 6. P. 1338–1340

ОТЛИЧИТЕЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФИТОЛИТОВ (НА ПРИМЕРЕ ТРИХОМ) МЕЗОФИЛЬНЫХ И КСЕРОФИЛЬНЫХ ЗЛАКОВ

М.Ю. Соломонова
Алтайский госуниверситет, Барнаул

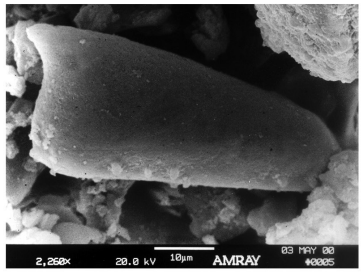
Ключевые слова: злаки, ксерофиты, мезофиты, трихомы, фитолиты.

Фитолиты — кремневые частицы оригинальной формы, формирующиеся у растений в результате заполнения клеток и межклеточных пространств аморфным кремнеземом. Фитолиты повторяют объем и конфигурацию вмещавших их полостей. Благодаря высокой степени сохранности фитолиты служат ценным палеоботаническим материалом для изучения генезиса почв, реконструкции природно-географической среды прошлого и хозяйственно-культурных особенностей исторических эпох (Гольева, 2001). Однако фитолиты не всех растений играют одинаковую роль при интерпретации фитолитного анализа. Специфичны фитолиты злаков, осок, хвойных, вересковых, пальм и др. (Carnelli et al., 2004; Kealhofer, Piperno, 1998; Wallis, 2003). В фитолитном анализе для степной и лесостепной зон диагностическая роль принадлежит формам злаков.

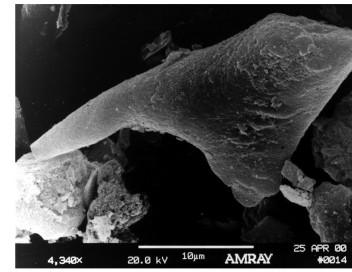
У представителей семейства злаковых основная часть фитолитов образуется в клетках эпидермы. Известно, что покровные клетки эпидермы листа злаков бывают двух типов — длинные (образуют неспецифичные формы фитолитов) и короткие, в которых формируются фитолиты специфичной формы (Лотова, 2001). Листья злаков могут быть опушены одноклеточными волосками (трихомами), в которых также формируются фитолиты, названные в международной номенклатуре «трихомы». Специфичность этих форм слабо изучена, чаще всего исследователи отмечают лишь их наличие у определенных видов (Гольева, 2001; Carnelli et al., 2004).

При характеристике фитолитных спектров (совокупность форм фитолитов) разных биоценозов отмечают две разновидности трихом: «лесные» — имеют массивное вытянутое основание (длина превышает высоту не менее чем в 2 раза) и небольшую заостренную ость (она по длине не превосходит основание) и «луговые» — все остальное разнообразие трихом (рис. 1). Деление условно и служит для удобства работы (Гольева, 2001).

При разработке «Базы данных фитолитов юга Западной Сибири» исследователями лаборатории мониторинга геосферно-биосфер-



А



Б

Рис. 1. Лесная (а) и луговая (б) трихомы (цит. по: Гольева, 2001).

ных процессов Алтайского госуниверситета было обнаружено, что трихомы, схожие с формами, описанными А.А. Гольевой, образуются и у всех видов ковылей (Атлас фитолитов... , 2013). Поэтому целью нашего исследования было выявление качественных и количественных характеристик, отличающих трихомы ксерофильных и мезофильных злаков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Нами были исследованы листья 11 видов злаков, у которых формируются фитолиты в форме трихом: *Agrostis vinealis, A. gigantea, Calamagrostis epigeios, C. pseudophragmites, Setaria viridis, S. pumila, Stipa zalesskii, S. lessingiana, S. capillata, S. korshinskyi* и *S. pennata.*

Для оценки их эколого-ценотической приуроченности нами использованы экологические оптимумы увлажнения видов А.Ю. Королюка (2006), соответствующие, по мнению ряда исследователей, середине интервальной оценки экологических шкал Раменского. Для исследуемых видов оптимумы увлажнения находятся в интервале от 35 до 70 единиц. Согласно этой шкале и данным о местообитаниях, мы условно разделили виды на 3 группы: к ксерофитам мы отнесли виды с оптимумами увлажнения 35–45 (*Stipa zalesskii, S. lessingiana, S. capillata, S. korshinskyi*), к мезофитам — с оптимумами выше 55 (*Agrostis vinealis, A. gigantea, Calamagrostis epigeios, C. pseudophragmites, Setaria pumila*); в условную группу мезоксерофитов — *Setaria viridis* и *Stipa pennata*.

Выделение фитолитов производилось по методике А.А. Гольевой (2001), изучение и измерение параметров — с помощью микроскопа Olympus BX-51 и программы cellSens Standard. Для названия всех форм фитолитов использовалась международная номенклатура. Были изучены следующие характеристики трихом (рис. 2): доля три-

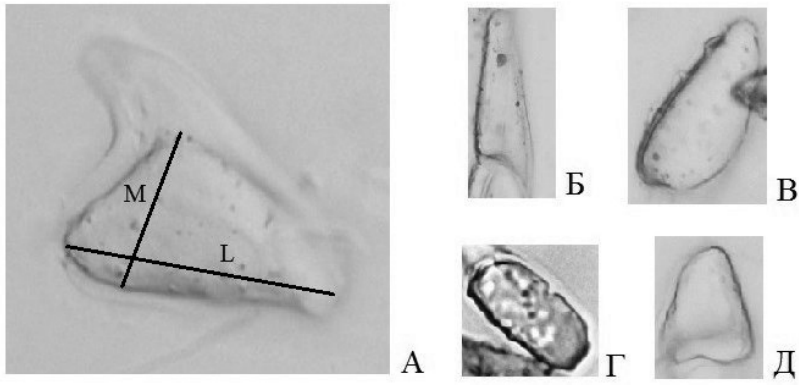


Рис. 2. Количественные (а) (L – длина, M – ширина) и качественные (б – трихома с отростком, в – трихома без отростка, г – овальная трихома, д – треугольная трихома) характеристики.

хом среди всех диагностических форм, форма трихом (овальная или треугольная) и наличие отростка (для последних двух показателей рассчитаны доли среди всех трихом). Были измерены два параметра: длина и ширина трихом, а также рассчитано соотношение длины и ширины.

Для статистической обработки результатов была использована программа STATISTICA 8. Для количественных показателей были рассчитаны средние значения и 95%-ные доверительные интервалы, а также проведен дисперсионный анализ для оценки значимости различий между средними величинами.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Обнаружено, что у ковылей основными формами являются трапециевидные частицы (рис. 3 а), усеченные конусовидные частицы (рис. 3 г), усеченные округлые частицы (рис. 3 б) и седловидные короткие частицы (рис. 3 в). У видов *Stipa lessengiana* и *S. zalesskii* встречаются двулопастные короткие частицы, так называемые *Stipa*-гантели. У остальных видов преобладают двулопастные (рис. 2 д) и полилопастные формы (рис. 3 ж), у видов рода *Setaria* встречаются формы, переходные к крестообразным (рис. 3 е). Для всех 11 видов характерно образование трихом различной формы и размеров (рис. 3, з, и).

Доля трихом среди всех диагностических форм. Максимальной длиной обладают трихомы *Calamagrostis epigeios*, минимальной *Stipa korshinskyi* и *S. capillata*. На рис. 4 виды расположены по возрастанию оптимума увлажнения — от ксерофитов к мезофитам. Не-

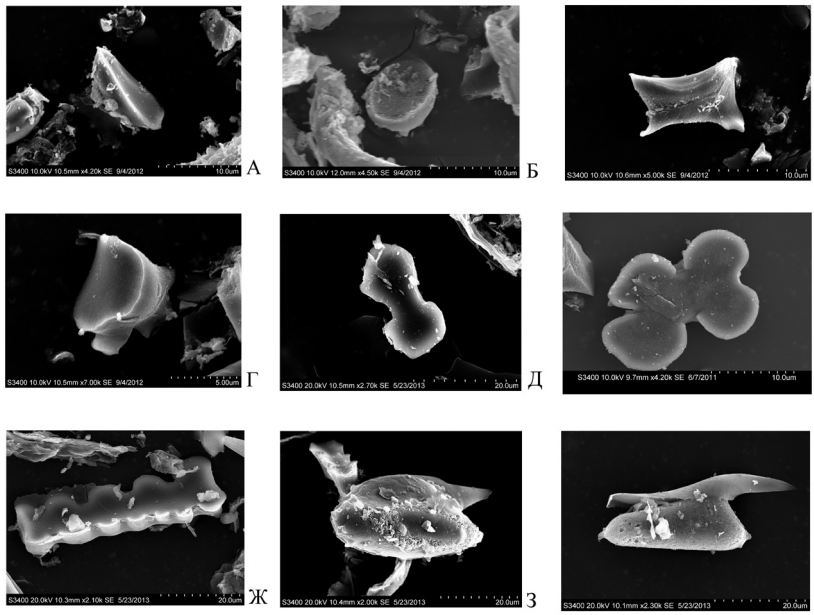


Рис. 3. Формы фитолитов изученных видов: а – трапециевидная короткая частица, б – усеченная округлая частица, в – седловидная короткая частица, г – усеченная конусовидная частица, д – двулопастная короткая частица, е – крестообразная короткая частица, ж – полилопастная трапециевидная частица, з, и – трихомы.

смотря на широкий разброс доверительного интервала, доля трихом у мезофитов больше, чем у ксерофитов. У видов *Setaria viridis* и *Stipa pennata* доля трихом сопоставима со значениями у ковылей.

Доля трихом треугольной формы среди всего количества трихом. На рис. 5 заметно деление на две группы, при этом вид *Setaria viridis* по этому признаку расположен в группе мезофитов, а *Stipa pennata* — ксерофитов. Также можно отметить малую долю фитолитов треугольной формы по сравнению с остальными мезофитами у вида *Agrostis vinealis*. Наименьшая доля трихом треугольной формы характерна для *Stipa capillata*, наибольшая — для *Calamagrostis pseudophragmites* и *Agrostis gigantea*.

Доля трихом с отростком среди всего количества трихом. Выделяются две группы. По данному признаку *Setaria viridis* и *Stipa pennata* входят в группу мезофитов, а *Agrostis vinealis* выпадает из нее (рис. 6). Совокупность качественных характеристик трихом злаков отражает их деление на две группы: ксерофиты и мезофиты. При этом виды, которые мы отнесли к мезоксерофитам, по разным критериям

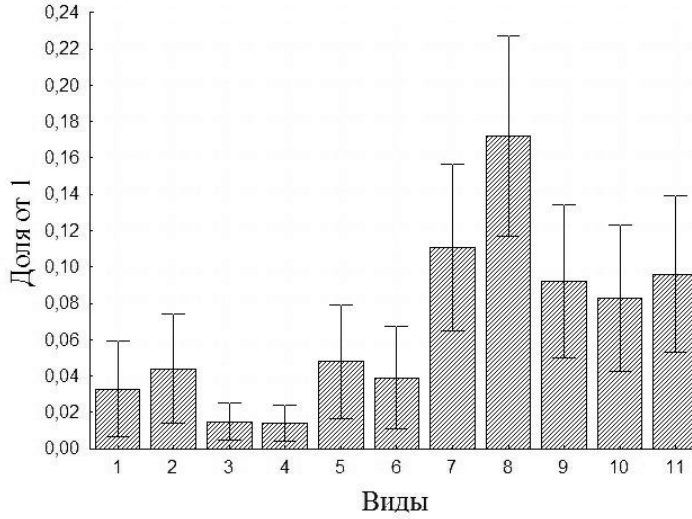


Рис. 4. Доля трихом среди всех диагностических форм.
1 – Stipa lessingiana; 2 – S. zalesskii; 3 – S. korshinskyi; 4 – S. capillata; 5 – S. pennata; 6 – Setaria viridis; 7 – S. pumila; 8 – Calamagrostis epigeios; 9 – Agrostis vinealis; 10 – C. pseudophragmites; 11 – A. gigantea.

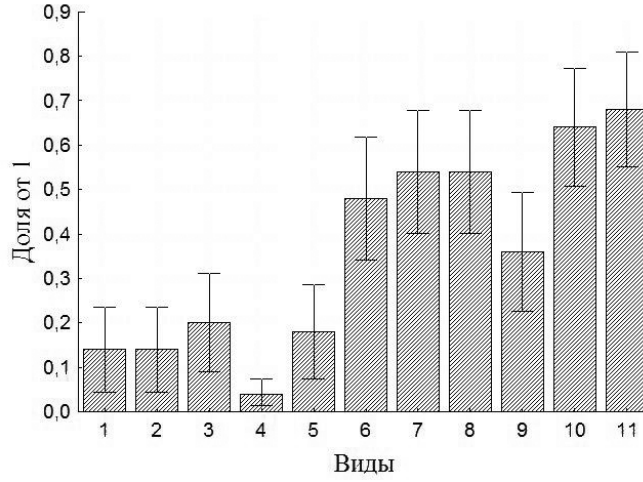


Рис. 5. Доля трихом треугольной формы среди всего количества трихом (обозначения см. на рис. 4).

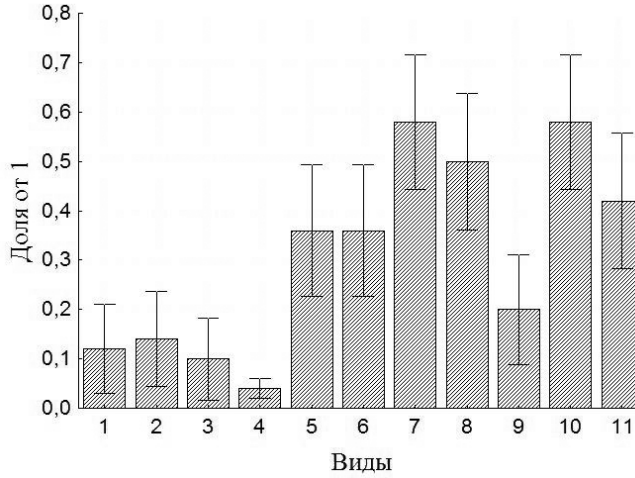


Рис. 6. Доля трихом с отростком среди всего количества трихом (обозначения см. на рис. 4).

входят то в одну, то в другую группу, что отражает их относительное промежуточное положение.

По форме трихом и наличию отростков вид *Agrostis vinealis* выпадает из ряда мезофитов, несмотря на высокий оптимум увлажнения. Скорее всего, причиной наблюдаемого эффекта является принадлежность вида к галофитам (Королюк, 2006). Полевица виноградничковая может произрастать на влажных солонцеватых лугах, где влага имеется в большом количестве, но малодоступна для растений из-за высокой засоленности.

Длина трихом. На рис. 7 представлена средняя длина трихом по видам с учетом 95%-ного доверительного интервала. Следует отметить, что длина трихом ковылей, за исключением ковыля Лессинга, заметно меньше длины соответствующего параметра у остальных видов.

Ширина трихом. При сравнении ширины трихом между видами наблюдается картина, аналогичная сравнению по длине (рис. 8). Дисперсионный анализ показал, что различия между средними значениями статистически значимы (для длины F-критерий = 46.1, для ширины — 36.8 при $p<0.05$).

Среднее соотношение длины и ширины трихом. По этому признаку не наблюдается четкого разграничения между видами, поскольку доверительные интервалы большинства видов пересекаются (рис. 9). В целом наблюдается постепенное увеличение вытянутости форм фитолитов в длину, за исключением вида *Stipa lessengiana*. Ста-

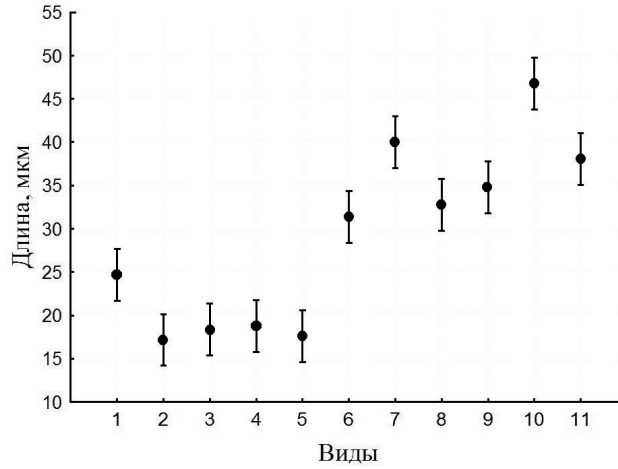


Рис. 7. Средняя длина трихом (обозначения см. на рис. 4).

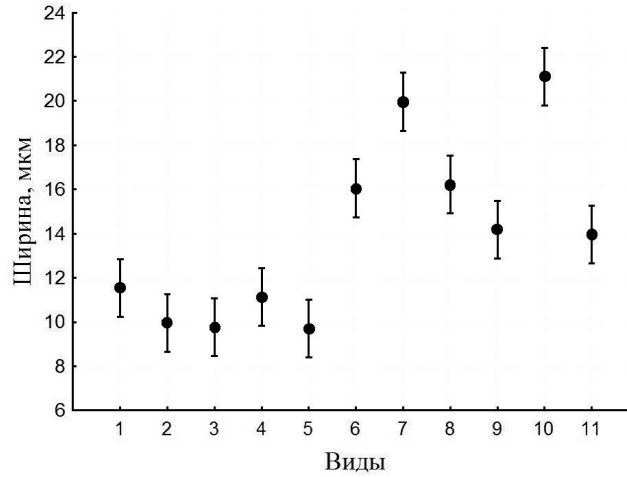


Рис. 8. Средняя ширина трихом (обозначения — см. на рис. 4).

тистическая значимость различий между средними для этого параметра ниже, чем для значений длины и ширины (F=11.3).

Количественные признаки трихом злаков также подтверждают их деление на две группы. При этом группа мезоксерофитов не выделяется ни по одному критерию (*Stipa pennata* имеет трихомы, со-

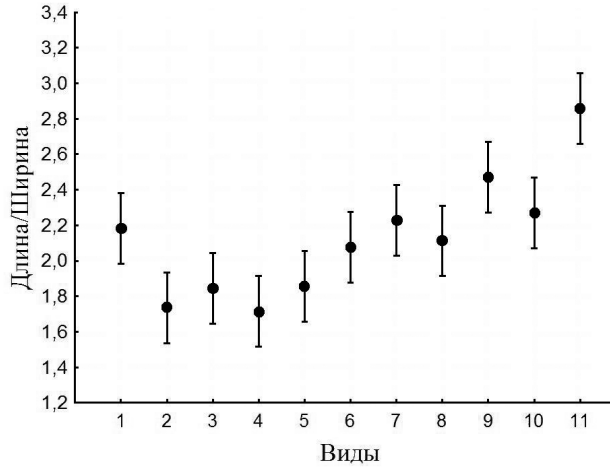


Рис. 9. Среднее соотношение длины и ширины трихом (обозначения – см. на рис. 4).

поставимые по размеру с остальными видами ковылей, а трихомы *Setaria viridis* такого же размера, как и у мезофитов). Несмотря на самый низкий экологический оптимум, вид *Stipa lessengiana* имеет наиболее крупные трихомы среди ковылей, параметры которых (длина и ширина) переходные между ковылями и группой мезофитов, а соотношение длины и ширины сопоставимо с мезофитами.

ВЫВОДЫ

1. Длина и ширина трихом отражают деление исследованных видов на две группы — ксерофиты (ковыли) и мезофиты (вейник, полевица, щетинник), и могут использоваться при палеоэкологических реконструкциях. При этом наиболее статистически значимым критерием является длина трихом.

2. Наличие у трихом отростков, высокая доля треугольных форм и высокая доля трихом среди диагностических форм являются признаками, характерными для мезофильных злаков, и могут использоваться для характеристики сообществ при палеоэкологических реконструкциях.

3. *Stipa pennata* и *Setaria viridis* при изучении долей трихом среди диагностических форм, долей трихом с отростком и формы трихом по одним признакам входят в группу мезофитов, по другим — ксерофитов. Это отражает их принадлежность к мезоксерофитам.

4. Возрастание степени вытянутости форм совпадает с увеличением оптимума увлажнения у видов.

5. Для видов *Agrostis vinealis* и *Stipa lessengiana* характерно отклонение по качественным и количественным показателям от параметров трихом других злаков соответствующих им ценотических групп.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас фитолитов растений юга Западной Сибири: Свидетельство о регистрации базы данных № 2013621427 / Сост.: Сперанская Н.Ю., Силантьева М.М., Гребенникова А.Ю. и др., правообладатель ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет». 201362117; заявл. 23.09.2013; гос. рег. 14.11.2013.

Гольева А.А. Фитолиты и их информационная роль в изучении природных и археологических объектов. М.; Сыктывкар; Элиста, 2001. 200 с.

Королюк А.Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Вып. 12. Барнаул; Кемерово: Ирбис, 2006. С. 3–28.

Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. М.: Эдиториал УРСС, 2001. 528 с.

Carnelli A.L., Theurillat J.-P., Madella M. Phytolith types and type-frequencies in subalpine–alpine plant species of the European Alps // Review of Palaeobotany and Palynology. 2004. V. 129. P. 39–65.

Kealhofer L., Piperno D.R. Opal Phytoliths in Southeast Asian Flora. Washington, D.C.: Smithsonian Inctitution Press, 1998 P. 39.

Wallis L. An overview of leaf phytolith production patterns in selected northwest Australian flora // Review of Palaeobotany and Palynology. 2003. V. 125. P. 201–248.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ И ЧАСТОТА НАРУШЕНИЙ ЖИЛКОВАНИЯ КРЫЛА БОЯРЫШНИЦЫ *APORIA CRATAEGI* L., 1758 (LEPIDOPTERA: PIERIDAE) В ХОДЕ ВЫЛЕТА ИМАГО НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

И.А. Солонкин*, В.И. Дубинина*, А.О. Шкурихин, Е.Ю. Захарова****

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

**Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Ключевые слова: время вылета имаго, изменчивость, нарушение жилкования, размер крыла, Aporia crataegi, боярышница.

Изучение особенностей жизненных циклов насекомых является актуальным направлением современной популяционной экологии. Физиологическая скорость роста представляет собой одну из важнейших характеристик жизненного цикла. Предполагается, что рост личинок насекомых идет с максимальной физиологически допустимой скоростью (Roff, 1992; Stearns, 1992), однако известно множество случаев адаптивной изменчивости скорости роста (Abrams et al., 1996; Gotthard, 2000; Nylin et al., 1993; Gotthard et al., 1994). Преимущество максимально быстрого роста, как показано на примере чешуекрылых, заключается в уменьшении предрепродуктивного периода онтогенеза и риска гибели до начала размножения. С другой стороны, увеличение физиологической скорости роста может быть сопряжено со снижением жизнеспособности особи, обусловленным повышением вероятности гибели от хищников и рядом других причин (Gotthard et al., 1994).

С обсуждаемым кругом проблем тесно связано явление протандрии, т.е. более раннего появления самцов по сравнению с самками. В случае моногамии самок появляющийся раньше самец имеет больше шансов оплодотворить виргинную самку (Morbey, 2013), тем не менее протандрия характерна и для некоторых видов, самкам которых свойственна полиандрия (Wiklund, Forsberg, 1991). Механизм протандрии заключается как в меньшей продолжительности развития самцов (Zonneveld, 1996), так и в более высоких темпах их роста. При этом не известны случаи, когда повышение скорости роста приводит к увеличению размеров, а не к более раннему вылету имаго (Nylin et al.,1994; Morbey, 2013). В то же время, на примере ряда моновольтинных видов чешуекрылых показано, что в ходе лёта генерации

существует тенденция к вылету сначала более крупных имаго, а потом более мелких (Захарова, 2004; Андреева и др., 2012). В связи с этим проблема связи между размерами имаго и длительностью развития остается актуальной.

Предполагается, что увеличение скорости роста насекомых может приводить к снижению общей стабильности онтогенеза (Arendt, 1997; Gotthard, 2001). Нарушения жилкования крыла насекомых иногда используются в качестве характеристики стабильности онтогенеза. У плодовых мушек *Drosophila melanogaster* Meigen,1830 и *D. funebris* (Fabricius, 1787) известны такие нарушения жилкования крыла, как признаки *plexus, extra veins, radius incompletus* и некоторые другие. Показано (Астауров, 1974; Тимофеев-Ресовский, 2009), что вероятность проявления extra veins прямо связана со скоростью роста особи: чем крупнее муха и чем раньше она выходит из куколки, тем чаще ее жилкование оказывается нарушенным. В природных популяциях закономерности проявления нарушений жилкования исследовались у медоносных пчёл *Apis mellifera* L., 1758 (Абрамчук, Морева, 2011), стрекоз *Calopteryx splendens* Harris, 1780 (Дятлова, 2007), жужелиц и мертвоедов (Присный, 2010).

В данной работе проанализирована сезонная изменчивость крыла моновольтинного вида чешуекрылых — боярышницы *Aporia crataegi* L. — в Свердловской области. Цель работы заключалась в оценке сезонной изменчивости размеров крыла и частоты нарушений жилкования у боярышницы в ходе лёта генерации как в природной популяции, так и в условиях полевого стационара. Мы ставили перед собой следующие задачи: 1) изучить сезонную изменчивость размеров крыльев боярышницы как в ходе лёта генерации в природных условиях, так и при непосредственных наблюдениях за выходом имаго из куколок в условиях полевого стационара; 2) оценить устойчивость морфогенеза крыла боярышницы по степени проявления нарушений жилкования крыла в зависимости от времени вылета имаго, пола особи и размеров крыла.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Анализируя морфологическую изменчивость имаго, мы сравнивали между собой несколько выборок. Во-первых, были получены имаго в ходе проведения эксперимента по индивидуальному выращиванию гусениц и куколок в садках на полевом стационаре, расположенном на территории биостанции УрФУ в Сысертском районе Свердловской области. Из гусениц V возраста, собранных на яблоне, черемухе и рябине (n=389), из-за значительной смертности вследствие пораженности ядерным полиэдрозом боярышницы (det. А.В. Ильиных) и наездниками семейства Braconidae мы получили выбор-

ку имаго объемом 27 особей (6 ♂♂, 21 ♀♀). Из 340 куколок, собранных с рябины и черемухи, выход имаго составил 145 ♂♂ и 111 ♀♀.

Во-вторых, с момента начала лёта и на всем его протяжении ежедневно отлавливали имаго боярышницы из природной популяции в окрестностях биостанции. Лёт самцов боярышницы в 2013 г. продолжался с 12 июня по 9 июля, самок — с 15 июня по 16 июля. В результате общая выборка для анализа изменчивости составила 316 ♂♂ и 294 ♀♀ из природной популяции.

Крылья имаго боярышницы отпрепарировали и сфотографировали с помощью цифрового фотоаппарата. В результате была создана коллекция сухих препаратов крыльев и дублирующий ее каталог электронных изображений.

Полученные электронные изображения крыльев обрабатывали в пакете программ TPS (Rolhf, 2006, 2008). Первоначально в программе tpsUtil 1.40 из каталога изображений крыльев создавали tps-файл. Далее в программе tpsDig 2.10 провели расстановку меток (landmarks), очерчивающих контур крыла и структуру его жилкования (Шкурихин, 2012). Всего для переднего крыла использовали 19 меток, для заднего — 17. С помощью программы tmorphgen6 пакета программ IMP (Sheets, 2003) было выполнено 8 промеров для переднего крыла и 9 — для заднего, схема которых приведена на рис. 1. В качестве интегральной характеристики размеров крыла использовали его площадь. Площади крыльев рассчитывали в программе tpsUtil как площадь поверхности, ограниченную метками 1, 10–19 для переднего крыла и 1, 9–17, 8 — для заднего.

Изменчивость размеров крыла в ходе лёта генерации имаго из природной популяции оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) в программе Statistica 8.0. Вычисляли среднюю величину площади крыла за каждый день отловов. В анализ не включали те дни, в которые не удалось собрать выборку достаточного объема. Динамику изменений размеров крыльев в ходе вылета

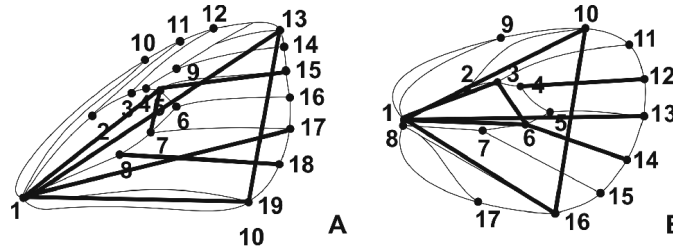


Рис. 1. Схема расстановки меток (landmarks) и соответствующих промеров на переднем (А) и заднем (Б) крыльях боярышницы.

имаго в условиях полевого стационара оценивали с помощью регрессионного анализа в программе Past 2.17 (Hammer et al., 2001).

Поиск нарушений жилкования осуществляли, просматривая отпрепарированные крылья с использованием микроскопа Euler study 60S при увеличении ×40. Под нарушениями жилкования мы понимаем самые разные отклонения от нормальной для данного вида схемы. В работе не учитывали отклонения, проявляющиеся только на одной (дорсальной или вентральной) стороне крыла; своеобразные «точки склеротизации», часто возникающие на мембране крыла и не имеющие вытянутой формы; нарушения структуры и формы жилок (т.е. различные впадины, гребни); выступы и бугорки жилки M2-M1+R(4+5). Также не учитывались изменчивость жилкования корня крыла. Зависимость частоты встречаемости нарушений жилкования крыльев от времени вылета имаго в эксперименте и даты поимки в природе оценили с помощью регрессионного анализа в программе Past 2.17.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе лёта генерации площадь переднего крыла статистически значимо изменяется, как у самцов (F=2.38; df=23; p<0.01), так и у самок (F=5.11; df=23; p<0.01). Наиболее крупных особей обоих полов отлавливали в начале лёта боярышницы, затем постепенно средние размеры крыла отлавливаемых имаго уменьшались (рис. 2), при этом у самок крылья крупнее, чем у самцов. Размеры крыла дневных чешуекрылых не изменяются в течение жизни имаго, поэтому причинами наблюдаемой сезонной изменчивости может быть либо постепенный вылет все более мелких особей со временем, либо миграции мелких имаго боярышницы из других частей ареала.

Для проверки предположения о том, что в ходе лёта имаго в природной популяции постепенно вылетают все более мелкие особи, проводили непосредственные наблюдения за вылетом имаго из куколок в условиях полевого стационара. Имаго самцов боярышницы из собранных куколок вышли в течение трех дней — с 19 по 21 июня, самки вылетали в течение 7 дней — с 20 по 26 июня. Зависимость размеров крыла самок *A. crataegi* от времени вылета в условиях полевого стационара оценили с помощью регрессионного анализа. Для анализа регрессионной зависимости данные по площади крыла усредняли для каждого дня наблюдения. Результаты регрессионного анализа представлены на рис. 3. Уравнение регрессии имеет вид y=−18.856x+728.84; R^2=0.85; p<0.01. Таким образом, у самок обнаружен ранний вылет более крупных особей.

Все обнаруженные нарушения жилкования подразделяются на три дискретных типа: разветвление жилки, искривление (то есть отклонение жилки от нормальной траектории) и недоразвитие (то

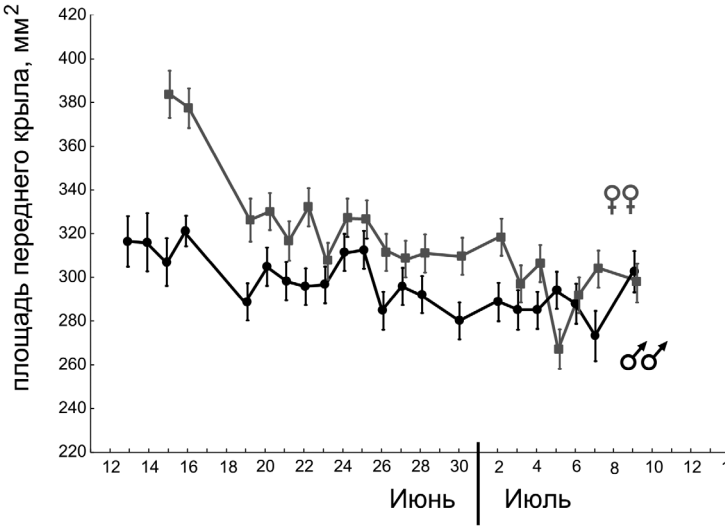


Рис. 2. Изменчивость площади переднего крыла самцов и самок боярышницы в течение лёта генерации.

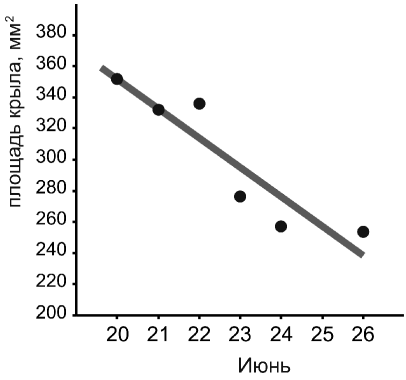


Рис. 3. Зависимость площади переднего крыла самок боярышницы от времени вылета имаго в условиях полевого стационара при выращивании на черемухе.

есть отсутствие жилки на некотором участке). Нарушения жилкования крыльев встречались у 34.5% самцов и 24.2% самок, различия статистически значимы (χ^2=12.8; *df*=1; p<0.01). У некоторых других насекомых, например у трутней медоносной пчелы, нарушения жилкования встречаются с сопоставимой частотой (Абрамчук, Морева, 2011). Имаго боярышницы, выращенные на черемухе и рябине, по частоте проявлений нарушений жилкования не различаются.

Зависимость частоты нарушений жилкования крыльев от даты поимки особи в ходе лёта *A. crataegi* в природной популяции в случае самцов имеет вид $y=-0.77x^2+9.82x+8.76$; $R^2=0.74$; $p<0.05$. Чаще всего имаго с нарушениями мы отлавливали в середине лёта генерации (рис. 4А). Для самок уравнение регрессии имеет вид $y=3.52x+6.96$; $R^2=0.68$; $p<0.05$, при этом в ходе лёта генерации доля самок с нарушениями постоянно увеличивается (рис. 4Б).

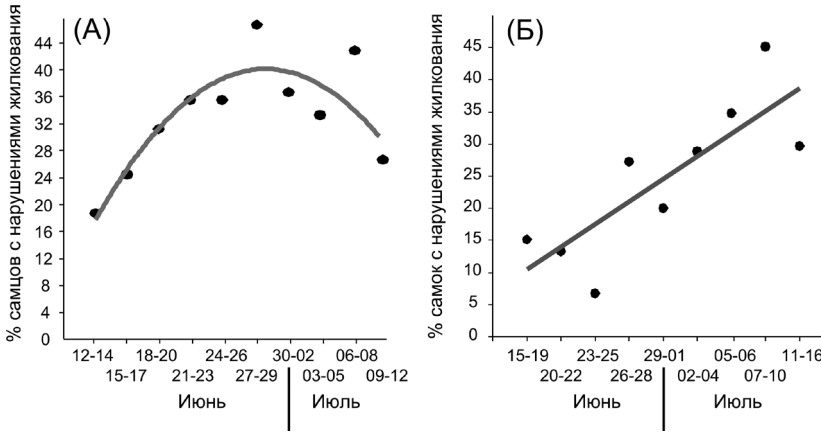


Рис. 4. Зависимость частоты встречаемости нарушений жилкования крыла в природной популяции боярышницы у самцов (А) и самок (Б) от даты поимки имаго.

При выращивании в условиях полевого стационара доля самцов с нарушениями жилкования крыла статистически значимо снижается, уравнение регрессии имеет вид $y=-5.04x+132.07$; $R^2=0.63$; $p<0.05$ (рис. 5). У самок зависимость от даты вылета отсутствует. Вероятно, несовпадение направленности изменений доли встречаемости особей с нарушениями в ходе вылета имаго в природе и эксперименте связано с притоком мигрантов из соседних частей ареала. По результатам выращивания боярышницы в условиях полевого стационара чаще нарушения жилкования встречаются у особей, вылетевших первыми, что совпадает с результатами, полученными на *D. melanogaster* (Астауров, 1974).

Мы проанализировали связь наличия нарушений жилок с размерами крыла. Результаты дискриминантного анализа показали достоверные различия по всему комплексу промеров переднего и заднего крыльев между выборками самок с нарушениями жилкования и без них ($D^2=0.836$; $F=1.61$; $df=19.55$; $p<0.05$). Между соответствующими выборками самцов различия незначимы.

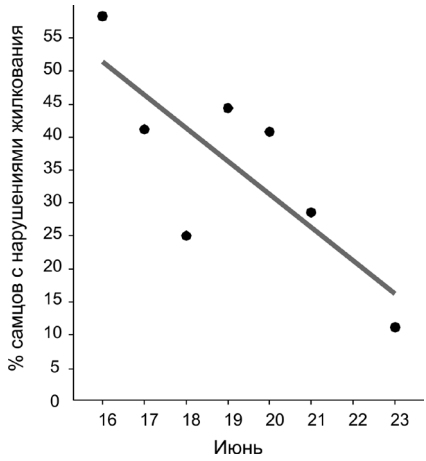


Рис. 5. Зависимость частоты встречаемости нарушений жилкования крыльев у самцов от времени вылета имаго в условиях полевого стационара.

Самки с нарушениями жилкования отличались от фенотипически нормальных по следующим промерам переднего крыла: 1–19, 1–17, 5–15, 8–18 и заднего: 1–13, 1–16, 4–12, 6–14 (см. обозначения на рис. 1). На рис. 6 представлены различия между выборками

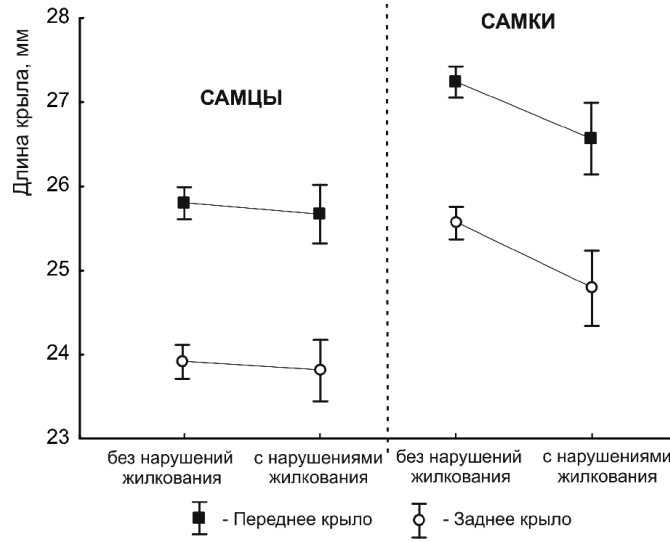


Рис. 6. Изменчивость длины крыла самцов и самок боярышницы из природной популяции в зависимости от наличия и отсутствия нарушений жилкования (приведены средние значения с учетом величин стандартных ошибок).

с нарушениями жилкования и без них по наиболее информативным промерам переднего (1–17) и заднего (1–13) крыльев. В целом фенотипически нормальные самки обладают более крупными крыльями.

ВЫВОДЫ

1. В начале лёта генерации моновольтинного вида белянок (боярышницы) происходит вылет более крупных особей, а в конце — более мелких. Уменьшение размеров имаго в ходе лёта генерации обнаружено как в природной популяции, так и при непосредственных наблюдениях за выходом имаго в условиях полевого стационара.

2. Нарушения жилкования крыла у самцов встречаются чаще, чем у самок, что свидетельствует о меньшей стабильности морфогенеза крыла самцов.

3. У самок в природе и эксперименте первыми вылетают крупные особи с более стабильным морфогенезом крыльев, что не согласуется с результатами Б.Л. Астаурова (1974).

4. В условиях полевого стационара происходит более ранний вылет самцов с менее стабильным морфогенезом крыльев. На природном материале данная тенденция не подтверждена.

Авторы выражают благодарность А.В. Иванову и Е.М. Андреевой за помощь в проведении эксперимента. Работа выполнена при поддержке программы Президиума РАН «Живая природа» (проект № 12-П-4-1048) и Программы поддержки ведущих научных школ (НШ-2840.2014.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамчук А.В., Морева Л.Я. Аномалии жилкования крыльев трутней серой горной кавказской породы // Пчеловодство. 2011. № 2. С. 19–22.

Андреева Е.М., Жердева П.Д., Захарова Е.Ю., Шкурихин А.О. Протандрия и изменчивость некоторых признаков непарного шелкопряда *Lymantria dispar* (L.) в зависимости от времени вылета имаго в ходе лабораторного эксперимента // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2012. Вып. 200. С. 4–15.

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

Дятлова Е.С. О нарушениях жилкования крыльев стрекоз (Insecta, Odonata) // Vestnik zoologii. 2007. Т. 41. № 3. С. 219–225.

Захарова Е.Ю. Протандрия и изменчивость размеров в популяциях моновольтинных видов бархатниц (Lepidoptera: Satyridae) // Евразиатский энтомол. журн. 2004. Т. 3. Вып. 1. С. 59–65.

Присный Ю.А. Гомологические ряды аномалий надкрылий и уточнение номенклатуры жилкования крыльев жесткокрылых насекомых (Coleoptera) семейств Carabidae и Silphidae // Науч. ведомости БелГУ. Серия «Естественные науки». 2010. № 15 (86). Вып. 12. С. 86–93.

Тимофеев-Ресовский Н.В. Избранные труды. М.: Наука, 2009. 511 с.

Шкурихин А.О. Анализ закономерностей популяционной динамики и сезонной изменчивости симпатрических видов белянок (Lepidoptera: Pieridae): Автореф. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2012. 20 с.

Abrams P.A., Leimar O., Nylin S., Wiklund C. The effect of flexible growth rates on optimal sizes and development times in a seasonal environment // Am. Nat. 1996. V. 147. P. 381–395.

Arendt J. Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa // The Quarterly Review of Biology. 1997. V. 72. № 2. P. 149–176.

Gotthard K. Increased risk predation as a cost of high growth rate: an experimental test in the speckled wood butterfly, Pararge aegeria // J. of Animal Ecology. 2000. V. 69. P. 896–902.

Gotthard K. Growth strategies of ectothermic animals in temperate environments // Environment and Animal Development. BIOS Scientific Publishers. Oxford, 2001. P. 287–304.

Gotthard K., Nylin S., Wiklund C. Adaptive variation in growth rate: life history costs and consequences in the speckled wood butterfly, Pararge aegeria // Oecologia. 1994. V. 99. P. 281–289.

Nylin S., Wiklund C., Wickman P-O., Garcia-Barros E. Absence of trade-offs between sexual size dimorphism and early male emergence in a butterfly // Ecology. 1993. V. 74. № 5. P. 1414–1427.

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

Morbey Y. Protandry, sexual size dimorphism, and adaptive growth // J. of Theoretical Biology. 2013. V. 339. P. 93–99.

Rohlf F.J. TpsDig version 2.10. Ecology & Evolution: (program). New York: Suny at Stony Brook., 2006.

Rohlf F.J. TpsUtil version 1.40. Ecology & Evolution: (program). New York: Suny at Stony Brook., 2008.

Roff D.A. The Evolution of Life Histories. New York: Chapman & Hall. 1992. 535 p.

Stearns S.C. The Evolution of Life Histories. Oxford: Oxford Univ. Press, 1992. 264 p.

Wiklund C., Forsberg J. Sexual size dimorphism in relation to female polygamy and protandry in butterflies: a comparative study of Swedish Pieridae and Satyridae // Oikos. 1991. V. 60. P. 373–381.

Zonneveld C. Being big or emerging early? Polyandry and the trade-off between size and emergence in male butterflies // Am. Nat. 1996. V. 147. P. 946–965.

СПЕКТР И ЧАСТОТА ВСТРЕЧАЕМОСТИ СКЕЛЕТНЫХ АНОМАЛИЙ *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (PALLAS, 1771) В НАТИВНЫХ И ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

А.Г. Трофимов

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

Ключевые слова: аномалии развития, девиации скелета, Pelophylax ridibundus.

Диапазон отклонений от нормы отражает пределы формообразовательных потенций вида (Коваленко, 2003). Разница в спектрах девиантных форм у близких видов может характеризовать норму реакции и степень толерантности морфогенеза в условиях дестабилизации среды. Аномалии развития могут быть использованы для расширения представлений об эволюции той или иной морфологической структуры, а также могут служить индикатором таких негативных изменений, как инбридинговая депрессия, нарушения в коэволюционной системе паразит — хозяин (Вершинин, 2014). Частота и спектр морфологических аномалий связаны с особенностями онтогенеза в конкретных условиях среды (Gilbert, 2010), поэтому важно знать соотношение потенциального и реализованного спектров аномалий как результата действия «экологического сита» (Вершинин, Неустроева, 2011).

Целью работы был сравнительный анализ специфики морфогенеза скелетных структур на основе спектров аномалий сеголеток озерной лягушки *P. ridibundus* из двух нативных популяций — г. Поти (Западная Грузия) и р. Увелька (Южный Урал), и популяции-вселенца с территории городской агломерации Екатеринбурга (восточный склон Среднего Урала), куда она была занесена в 60–70 годы XX в. (Вершинин, 2007).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы коллекционные материалы ИЭРиЖ УрО РАН, собранные на территории г. Поти в 1985 г. и территории Южного Урала в 2002 и 2011 гг. (р. Увелька). Просветление мягких тканей производили по методу А.Б. Даусона (Dawson, 1926). Многолетние данные по встречаемости аномалий у сеголеток *P. ridibundus* на территории г. Екатеринбурга приводятся по материалам В.Л. Вершинина (ИЭРиЖ УрО РАН). Просветление сеголеток из Западной

Грузии выполнено к.б.н. Н.С. Неустроевой. Объем материала: г. Поти — 96 экз., Южный Урал — 17 экз., г. Екатеринбург — 294 экз. Перекрывание спектров аномалий рассчитывали по модифицированному индексу Мориситы (Hurlbert, 1978):

$$C_{\mathrm{M}} = 2\frac{\sum P_{ix} \times P_{iy}}{\sum (P_{ix}^2 + P_{iy}^2)},$$

где P_{ix} — доля аномалии i в спектре выборки x; P_{iy} — доля аномалии i в спектре выборки y. Кластерный и статистический анализы выполнены в программе Statistica for Windows 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Фрагментация поперечных отростков позвонка (рис. 1) — уникальный тип аномалии, не описанный ранее, зафиксирован у 10.4% особей в выборке из Западной Грузии. Фрагментация может быть симметричной или асимметричной, иногда затрагивая лишь один позвонок, чаще она касается большего числа позвонков (до 6). Кроме того, для популяции г. Поти специфичен разрыв невральной дуги первого позвонка — эта аномалия обнаружена у 70.8% особей выборки. У 3.1% особей из кавказской популяции также выявлено неполное окостенение поперечных отростков, у 6.3% — сколиоз. Данные типы аномалий не отмечены на территории Екатеринбурга, и лишь один случай сколиоза встречен в популяции Южного Урала (5.9%). Аномальная деформация костей конечностей обнаружена в потийской (1%) и в южноуральской (11.8%) популяциях, но не зафиксирована в екатеринбургской выборке.

Наибольшее перекрывание спектров по индексу Мориситы (70.5%) характерно для уральских популяций, несмотря на то, что екатеринбургская популяция представлена украинскими генотипами (Большаков, Вершинин, 2005), а южноуральская — аборигенными. Нативные популяции перекрываются на 52.7%, а среднеуральская и потийская — на 44.3%. Кластерный анализ также показал дистанцированность западно-грузинской популяции (рис. 2).

Количество аномальных животных в выборках составило: г. Екатеринбург — 27.9%, р. Увелька — 52.9%, г. Поти — 79.2%. Кавказская популяция значимо отличается по частоте встречаемости скелетных девиаций от южноуральской (χ^2=5.33, p=0.02) и екатеринбургской (χ^2=78.95, p<<0.01). Во всех трех выборках количество аномалий осевого скелета (от общего числа аномалий) превалирует над количеством периферических и составляет для Среднего Урала 90.7% (n=118), для Южного Урала — 85.7% (n=14) и для Западной Грузии — 95.1%

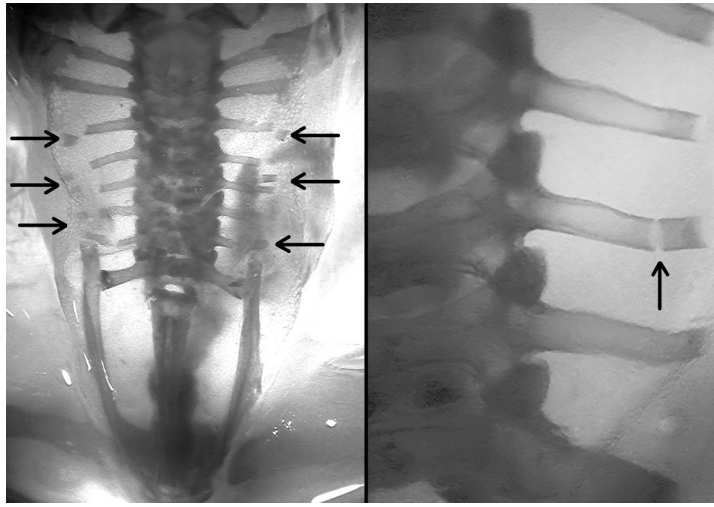


Рис. 1. Фрагментация поперечных отростков.

Рис. 2. Дистанцированность спектров скелетных аномалий озерной лягушки.

(*n*=142). Такая же тенденция отмечена у бурых лягушек *Rana arvalis* Nilss., 1842 и *R. temporaria* L., 1758 (Неустроева, Вершинин, 2011).

Вероятно, уровень сходства и различий спектров скелетных девиаций в большей мере определяется близостью условий, в которых реализуются формообразовательные потенции новой генерации,

и в меньшей — генетической компонентой. Специфика выборки из Западной Грузии определяется как генетической изолированностью кавказской популяции, приводящей к реализации в ходе морфогенеза уникальных вариантов, отсутствующих в уральских популяциях, так и различиями в условиях обитания, в т. ч. климатическими.

ВЫВОДЫ

1. Выявлена новая форма скелетной аномалии у *P. ridibundus* в виде фрагментации поперечных отростков, а также обнаружены варианты, не встречающиеся в интродуцированных популяциях Среднего Урала: сколиоз, неполное окостенение отростков и деформация костей конечности.

2. Близость спектров аномалий уральских популяций свидетельствует о низкой роли генетической компоненты в формировании дефинитивных структур скелета по сравнению со средовой.

3. Популяция озерной лягушки г. Поти хорошо дистанцируется от двух уральских популяций по спектру и частоте скелетных отклонений, что связано как с уникальностью генетической компоненты вследствие изолированности западно-грузинской популяции, так и различиями в условиях обитания.

Автор признателен С.Д. Вершининой за помощь в освоении методики просветления мягких тканей и В.Л. Вершинину за критические замечания при подготовке рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большаков В.Н., Вершинин В.Л. Амфибии и рептилии Среднего Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2005. 110 с.

Вершинин В.Л. Определитель амфибий и рептилий Среднего Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 172 с.

Вершинин В.Л. Тераты как «зеркало эволюции» // Аномалии и патологии амфибий и рептилий: методология, эволюционное значение, возможность оценки здоровья среды: Мат-лы междунар. школы-конф., Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2014. С. 45–52.

Вершинин В.Л., Неустроева Н.С. Роль трематодной инвазии в специфике морфогенеза скелета бесхвостых амфибий на примере *Rana arvalis* Nilsson, 1842 // Докл. РАН. 2011. Т. 440. № 2. С. 279–281.

Коваленко Е.Е. Эффект нормы признака и его теоретическое значение // Эволюционная биология: история и теория, 2003. Вып. 2. С. 66–87.

Неустроева Н.С., Вершинин В.Л. Скелетные отклонения сеголеток бесхвостых амфибий в условиях урбанизации // Вестник ОГУ. 2011. № 4. С. 85–90.

Dawson A.B. A note on the staining of the skeleton of cleared specimens with alizarin red S // Stain. Technology. 1926. V. 1. P. 123–125.

Gilbert S.F. Developmental biology. Sinauer Associates, Inc., 2010. 809 p.

Hurlbert S.H. The measurement of niche overlap and some relatives // Ecology. 1978. V. 59. № 1. P. 67–77.

ЕСТЬ ЛИ СВЯЗЬ МЕЖДУ ИЗМЕНЕНИЯМИ ДОЛИ РАЗНЫХ ВИДОВ ГРЫЗУНОВ В ПИТАНИИ ЗИМНЯКА (*BUTEO LAGOPUS*) И ОТЛОВАХ ДАВИЛКАМИ?

И.А. Фуфачев*, Н.А. Соколова**

*Пермский государственный национальный исследовательский университет

**ЭНИС Института экологии растений и животных УрО РАН, Лабытнанги

Ключевые слова: зимняк, пищевые связи, грызуны, кустарниковая тундра, Ямал.

Хищные птицы, питаясь позвоночными животными, занимают весьма заметное положение в экосистемах Крайнего Севера. Учитывая, что влияние различных факторов на состояние экосистемы возрастает от одного трофического уровня к последующему, хищники-миофаги могут служить косвенным индикатором состояния экосистем (Данилов и др., 1984). Пернатые миофаги через связи «хищник — жертва» также могут являться одной из причин популяционных циклов мелких тундровых грызунов (Калякин, 1989). Данной тематике посвящено большое количество работ, но проблема механизмов формирования популяционных циклов и их связь с системой «хищник — жертва» остается открытой и считается актуальным направлением в изучении трофических связей.

Основная цель работы — выявление связей между изменением доли грызунов в питании птиц и оценкой численности грызунов путем отловов. Для достижения указанной цели были сформулированы следующие задачи: 1) проанализировать данные по питанию зимняка, полученные путем разбора и анализа содержимого погадок; 2) проанализировать данные по отловам мелких грызунов на территории исследований; 3) соотнести результаты исследований питания и оценки численности грызунов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе проанализирован материал, собранный на юге полуострова Ямал, на территории полевого стационара «Еркута» (68.2° с.ш., 69.1° в.д.) за период с 2007 по 2013 гг. Для установления состава питания использован метод сбора и анализа содержимого погадок. Преимущество этого метода состоит в том, что он не наносит вреда объекту исследования — зимняку (Маяков, Шепель, 1987). Общее количество разобранных погадок — 1630 экз. Видовую принадлежность грызунов, съеденных хищниками, определяли

по рисунку жевательной поверхности зубов (Бородин, 2009). Всего удалось определить 2746 жертв зимняка, 87.6% из которых представители отряда грызунов. Соотношение жертв в погадках вычисляли по отношению к общему количеству найденных в погадках жертв за сезон.

Для оценки состояния основного кормового объекта зимняка были использованы архивные данные ЭНИС ИЭРиЖ УрО РАН по отловам мышевидных грызунов на полевом стационаре «Еркута». Сбор материала производился «трапиковыми» ловушками Геро, с использованием двух методов лова — ловушко-линиями и «квадратами». Приманкой в обоих случаях служил изюм и россыпь овсяных хлопьев. Всего отработано 22 435 ловушко-суток, отловлено 767 грызунов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в южных кустарниковых тундрах Ямала встречается 5 видов грызунов: копытный лемминг (*Dicrostonyx torquatus*); сибирский лемминг (*Lemmus sibiricus*); узкочерепная полёвка (*Microtus gregalis*); полёвка Миддендорфа (*M. middendorffi*); красная полёвка (*Myodes rutilus*). Анализ видового разнообразия потребляемых птицами зверьков и их относительной численности выявил ряд зависимостей. Так, численность копытного лемминга, наиболее предпочитаемой добычи зимняка, на протяжении периода исследования заметно снижается как в погадках зимняка, так и в уловах, а в 2013 г. была минимальной (см. рисунок). Возможно, этот факт объясняет снижение численности и успешности гнездования зимняка на территории исследований.

Узкочерепная полёвка и полёвка Миддендорфа, скорее всего, являются обычными жертвами для зимняка и в некоторые годы составляют значительную часть его рациона. Доля этих грызунов в отловах хорошо коррелирует с долями в питании хищника (r=0.70; r=0.76). Показано, что в годы высокой численности красной полёвки она встречается не только в характерных для нее биотопах (заросли кустарников), но и на более открытых участках тундры. Такое поведение, скорее всего, сказывается на составе спектра питания зимняка и может служить подтверждением того, что птица может переходить на альтернативные корма, используя свою стандартную охотничью стратегию.

ВЫВОДЫ

1. В период с 2007 по 2013 гг. в питании зимняка отмечается снижение доли копытного лемминга и полёвки Миддендорфа и увеличение доли узкочерепной полёвки. Аналогичные изменения наблюдаются в отловах давилками.

2. Красная полёвка встречается в питании хищника только в годы своей наибольшей численности.

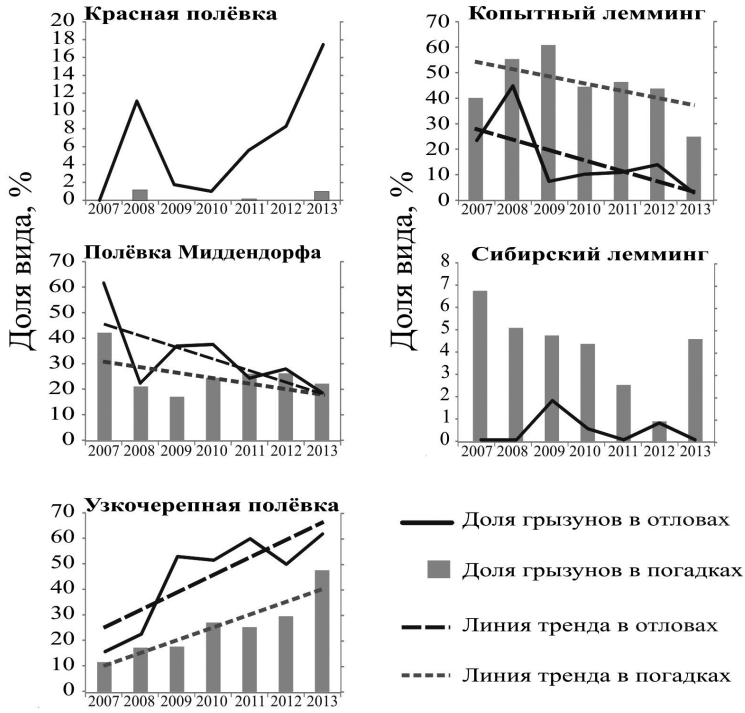


Рисунок. Соотношение разных видов грызунов в погадках и в уловах в разные годы.

3. Сибирский лемминг в погадках мохноногого канюка присутствует в небольшом количестве, но регулярно, за исключением 2012 г. В то же время поимки сибирского лемминга давилками единичны.

Авторы выражают благодарность всем участникам полевых работ на стационаре «Еркута» в период исследования, а также семье Такучи Лаптандер.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бородин А.В. Определитель зубов полевок Урала и Западной Сибири (поздний плейстоцен — современность). Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 99 с.

Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябицев В.К. Птицы Ямала. М.: Наука, 1984. 332 с.

Калякин В.Н. Хищные птицы в экосистемах Крайнего Севера // Птицы в сообществах тундровой зоны: Сб. науч. тр. М: Наука, 1989. С. 51–107.

Маяков А.А., Шепель А.И. Определение вида и пола некоторых млекопитающих по костям таза, голени и бедра // Зоол. журн. 1987. Т. 66. Вып. 2. С. 288–294.

ПОДВИЖНОСТЬ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ПОЧВЫ В ОКРЕСТНОСТЯХ СРЕДНЕУРАЛЬСКОГО МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА

И.А. Хлыстов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Ключевые слова: водорастворимое органическое вещество, почва, атмосферное загрязнение, медеплавильные заводы, Средний Урал.

Водорастворимые органические вещества (ВОВ) почвы выполняют несколько важнейших функций: миграция питательных элементов, формирование почвенного профиля, связывание тяжелых металлов, участие в углеродном балансе наземных экосистем. Количество ВОВ зависит от состава поступающего органического материала и скорости его разложения почвенными организмами (Артемкина и др., 2008). В зоне воздействия Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ) происходит как трансформация растительного покрова, так и снижение активности почвенной микро- и мезофауны (Воробейчик и др., 1994), что создает предпосылки для изменения скорости образования ВОВ.

Цель нашей работы заключалась в оценке влияния выбросов медеплавильного завода на количество и мобилизацию ВОВ почв. Были проверены следующие гипотезы: 1) концентрация ВОВ в почве снижается с увеличением загрязнения из-за уменьшения скорости деструкции поступающего органического материала и изменения его состава; 2) растворимость органического вещества в градиенте загрязнения различна из-за его разного состава и химических свойств; 3) в состав ВОВ из гумусовых веществ могут переходить преимущественно фульвокислоты.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования — почвы территории, прилегающей к СУМЗу, расположенному возле г. Ревды Свердловской области (Средний Урал, подзона южной тайги). СУМЗ — одно из крупнейших предприятий цветной металлургии России, выбрасывает в атмосферу оксиды серы, азота, соединения фтора, а также твердовзвешенные частицы аэрозолей, содержащие Cu, Pb, Cd, Zn, As, Co и пр.

В западном направлении от СУМЗа на ключевых участках (1, 2, 4, 7 и 30 км от завода) в 2011 г. было заложено 25 почвенных разрезов

и произведен отбор почвенных образцов по генетическим горизонтам. Почвы на ключевых участках 1, 2, 4 и 30 км от завода — дерново-подзолистые типичные и глееватые, на участке 7 км — буроземы оподзоленные. В высушенных образцах (n=122) были определены концентрации углерода ВОВ однократным экстрагированием из почвы дистиллированной водой в соотношении почва:вода 1:5, а также пятикратным последовательным водным экстрагированием с измерением концентраций углерода после каждого выделения (использовано по одному почвенному разрезу с каждого удаления; n=34). После пятой водной экстракции в этих образцах определен групповой состав гумуса по методу М.М. Кононовой и Н.П. Бельчиковой (1961). Измерение концентраций углерода ВОВ и гумусовых веществ проводили на автоматическом анализаторе Multi N/C 2100 (AnalytikJena, Германия).

Для анализа различий в содержании общего углерода ВОВ между участками использовали непараметрический критерий Краскела-Уоллиса. Анализ данных выполнен в программе Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Внутрипрофильное распределение углерода ВОВ — регрессивно-аккумулятивное (табл. 1); его содержание составляет 1.7–1.2% от общего углерода. Концентрации углерода ВОВ значимо различаются между участками градиента для подстилки (H(4, n=25)=11.79; p=0.02) и гумусового горизонта (H(4, n=24)=14.71; p<0.01). В подстилке концентрации минимальны на расстоянии 2 км, в гумусовом горизонте — 1 км от завода. По мере приближения к заводу концентрации в подстилках снижаются. Из этого следует, что с увеличением загрязнения уменьшается количество доступных для микроорганизмов питательных соединений и, возможно, снижается подвижность тяжелых металлов в верхних почвенных горизонтах. В других работах также отмечали снижение концентраций углерода ВОВ в подстилке и гумусовом горизонте в наиболее загрязненной зоне возле СУМЗа (Мещеряков и др., 2002).

Для пяти верхних горизонтов всех зон нагрузки выявлена одинаковая последовательность растворения органического вещества (см. рисунок): максимальное количество растворяется при первой экстракции, в последующих экстракциях выход ВОВ постепенно снижается. В иллювиальных горизонтах концентрация углерода ВОВ при последовательных экстракциях почти не меняется.

В процессе эксперимента органическое вещество, перешедшее в раствор, подвергается постепенному разложению, а в последних экстракциях в раствор могли переходить продукты деструкции. Если

ТАБЛИЦА 1. Концентрации углерода ВОВ в почвенных горизонтах

Горизонт	30 км	7 км	4 км	2 км	1 км
O	1006.6±75.3 V	1103.4±74.8 V	801.6±105.5 V	632.4±73.2 V	647.1±137.0 V
AY	103.4±5.5 V	139.2±10.7 V	129.4±11.6 V	145. 8±7.2 V	102.2±7.3 IV
AYEL (AYe)	68.8±3.5 III	79.80±5.5 III	75.7±2.6 III	76.2±2.7 III	53.0±5.8 V
EL (ELM)	65.3±6.4 III	39.94±0.7 II	46.8±7.9 IV	63.3±7.4 III	63.7±5.2 IV
BEL (g)	47.4 I	39.7 I	45.4±1.2 III	43.5±0.2 II	47.1±2.9 III
BT (BM)	42.6±0.3 III	39.2±1.9 III	43.0±0.8 IV	42.4±3.9 V	41.5±4.8 V
BT(C) (BMC)	46.2±3.7 II	47.6±5.3 II	49.8±0.7 II	44.5±5.1 II	34.7±7.8 II

Примечание: указаны средние значения показателя с ошибками среднего. I – n=1; II – n=2; III – n=3; IV – n=4; V – n=5; обозначения горизонтов – см. рисунок.

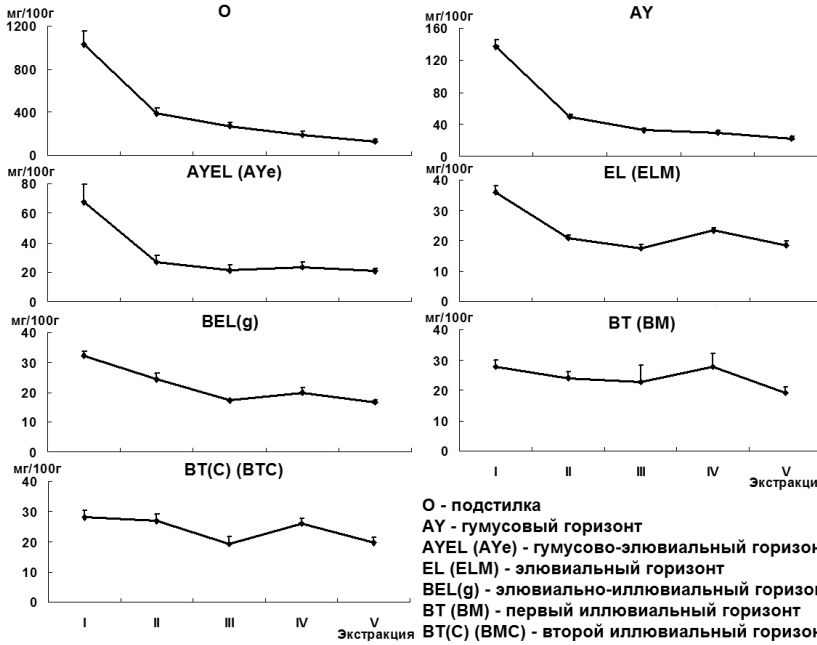


Рисунок. Последовательная экстракция углерода из почвенных образцов с разных зон нагрузки (планки погрешностей – ошибки среднего).

в подстилке и гумусовом горизонте концентрации общего углерода изначально больше, то деструкция органических веществ заметно не отражается на характере его растворения. В средней части профиля концентрации общего углерода ниже, и при первых трех экстракциях сначала растворяются наиболее подвижные вещества, а затем подвергшиеся деструкции. В иллювиальной части профиля большая часть общего углерода представлена гумусом, а, как известно, гумусовые вещества наименее растворимы, следовательно, происходят постепенное растворение гумуса и его разложение. Одинаковая последовательность растворения органического вещества объясняется его одинаковым химическим составом в градиенте загрязнения. Однако поскольку концентрация углерода ВОВ различается в градиенте загрязнения, то, вероятно, во всех зонах нагрузки формируется разный баланс между образованием водорастворимых веществ и их потреблением.

После пятикратного водного экстрагирования максимальные потери концентраций углерода гумуса и гуминовых кислот обнаружены в подстилке и иллювиальных горизонтах, а углерода фульвокислот — в подстилке и средней части профиля по сравнению с концентрациями в исходных образцах почвы (табл. 2). Можно предположить, что фульвокислоты растворялись в воде на первых этапах экстракции, а гуминовые кислоты переходили в раствор при четвертой экстракции.

Таким образом, с увеличением загрязнения концентрация углерода ВОВ в подстилке снижается вследствие замедления деструкции и уменьшения количества поступающего органического вещества. Одинаковая последовательность растворения органического вещества почвы с разных удалений свидетельствует о его одинаковом химическом составе, а также о разном балансе между образованием ВОВ и их разложением в градиенте загрязнения.

ТАБЛИЦА 2. Потери концентраций углерода гумуса, гуминовых и фульвокислот после пятикратного водного экстрагирования (количество раз по сравнению с начальными)

Горизонт	$C_{гумуса}$	$C_{гк}$	$C_{фк}$	*n*
O	2.5	2.1	3.2	5
AY	1.8	1.8	1.8	5
AYEL (AYe)	1.6	1.9	1.3	5
EL (ELM)	1.6	1.4	2.2	5
BEL(g)	1.8	1.4	2.3	5
BT (BM)	1.9	2.9	1.7	5
BT(C) (BMC)	2.0	3.6	1.7	4

Все гумусовые вещества способны переходить в состав ВОВ вследствие растворения и деструкции.

Автор признателен к.б.н. И.Н. Коркиной и д.б.н. Е.Л. Воробейчику за обсуждение работы. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 14-05-00686).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артемкина Н.А., Горбачева Т.Т., Лукина Н.В. Низкомолекулярные органические кислоты в почвенных водах лесов Кольского полуострова // Лесоведение. 2008. № 6. С. 37–44.

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

Кононова М.М., Бельчикова Н.П. Ускоренные методы определение состава гумуса минеральных почв // Почвоведение. 1961. № 10. С. 75–87.

Мещеряков П.В., Прокопович Е.В., Коркина И.Н. Влияние техногенеза на пищевой режим почв лесных экосистем горной полосы Среднего Урала // Экологические проблемы горных территорий. Екатеринбург, 2002. С. 39–41.

КАЧЕСТВО СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА *PLANTAGO MAJOR* L. ИЗ ЗОН РАДИОАКТИВНОГО И ХИМИЧЕСКОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Н.С. Шималина*, Е.В. Антонова**

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

**Институт Экологии Растений и Животных УрО РАН, Екатеринбург

Ключевые слова: ценопопуляции, Plantago major L., семенное потомство, тяжелые металлы, радиация.

Пути адаптации живых организмов к разным типам техногенных воздействий разнообразны. В них присутствуют как универсальные, так и специфические компоненты, обусловленные природой действующего фактора и биологическими особенностями видов. Можно предполагать, что каждая популяция, испытывающая действие тяжелых металлов или ионизирующей радиации, пройдя многие этапы отбора, приобретает специфические черты (Безель и др., 2001; Чиркова, 2002; Pozolotina et al., 2012).

Цель настоящей работы — сравнительная оценка жизнеспособности, мутабильности и адаптивного потенциала семенного потомства подорожника большого из популяций, длительное время произрастающих в зонах радионуклидного и химического загрязнения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Семена подорожника большого (*Plantago major* L.) собирали в 2011 г. в головной части Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа), который сформировался в результате аварии на ПО «Маяк» в 1957 г., и в зоне воздействия Нижнетагильского металлургического комбината (НТМК). В зоне радионуклидного загрязнения были выбраны две площадки — на северном и юго-западном берегах оз. Урускуль (центральная ось следа — ВУРС-1 и ВУРС-2). В зоне химического загрязнения две пробные площадки были заложены на разном удалении от предприятия: пос. Сухоложский (НТМК-1) и Алапаевская ветка (НТМК-2). Две фоновые площадки располагались вне зоны какого-либо загрязнения (Белоярский и Каменск-Уральский районы Свердловской области).

Семена, собранные с 40–50 растений, проращивали методом рулонной культуры в дистиллированной воде в стандартных условиях (12-часовой световой день, +24 °С) в течение 21 сут. (Позолотина

и др., 2008). Жизнеспособность семян оценивали по комплексу критериев (всхожесть семян, выживаемость проростков, число растений с настоящими листьями, длина корней). Устойчивость к дополнительному облучению определяли по тем же параметрам, предварительно облучив семена в дозах 100–300 Гр. Мутабильность оценивали по частоте встречаемости в выборках проростков с различными аномалиями. Эксперимент проведен в трех повторностях, всего изучено 3600 семян. Для проверки статистических гипотез использовался дисперсионный анализ, критерий множественных сравнений Шеффе в программе STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc., 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее (Позолотина и др., 2008; Karimullina et al., 2013) было показано, что дозовые нагрузки на материнские растения на участке ВУРС-1 превышают фоновый уровень в 10 раз, а на ВУРС-2 — в 16 раз. Суммарная токсическая нагрузка на участках НТМК-1 и НТМК-2 была выше фонового уровня в 4 и 8 раз соответственно (Жуйкова, 2009; Pozolotina et al., 2012). Геоботаническое описание участков исследования представлено в работах В.Н. Позолотиной с соавт. (2008) и Т.В. Жуйковой (2009).

Оценка жизнеспособности семенного потомства. Показано, что выживаемость проростков в выборке ВУРС-2 была значимо выше (рис. 1), чем в ценопопуляциях Фоновая-1, НТМК-1 и НТМК-2 (p=0.0017). Выявлена тенденция к снижению выживаемости проростков подорожника из зоны НТМК по сравнению с остальными выборками (p>0.19).

Длина главного корня проростков была значимо выше в выборке ВУРС-2 по сравнению с остальными участками (p<<0.0001), кроме популяции Фоновая-1. В зоне НТМК этот показатель был значимо ниже, чем в фоновых выборках (p<<0.0001). В обеих фоновых популяциях боковые корни встречались у 22.5–32% проростков, минимальное их количество отмечено в условиях загрязнения тяжелыми металлами (4.7 и 11.1%, различия с выборкой Фоновая-2 значимы, p=0.001). Максимальное значение признака было характерно для выборки ВУРС-2 (62.3%, различия значимы со всеми группами), в ней отмечено также наибольшее число проростков с настоящими листьями (62.9%, p<0.001). Следовательно, эта ценопопуляция была наиболее успешна по всем показателям. В популяциях НТМК-1 и НТМК-2 отмечены минимальные количества проростков с настоящими листьями (5.3 и 9.0%, различия значимы с выборками Фоновая-2 и ВУРС-2, p<0.047).

Оценка радиочувствительности семенного потомства. Установлено, что выборки семян из зоны ВУРСа и фоновых популяций

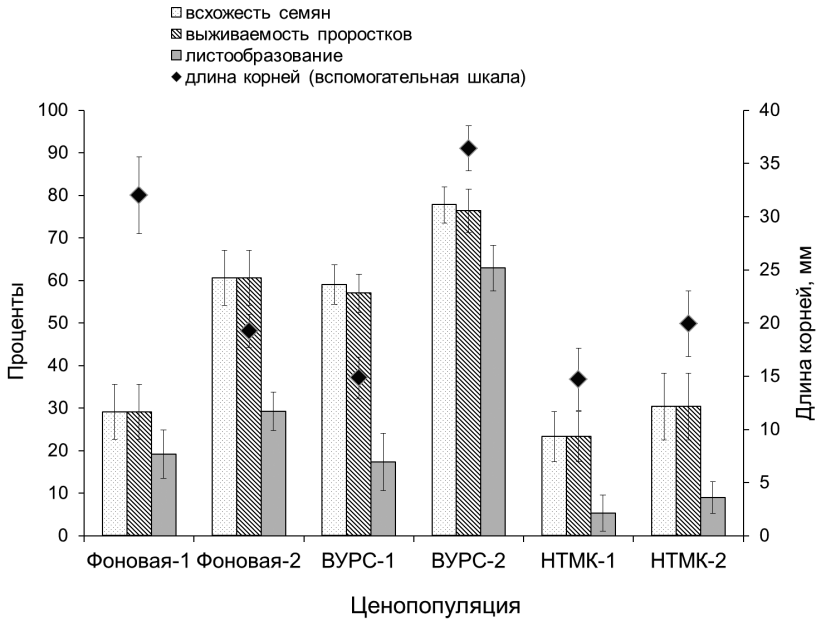


Рис. 1. Основные показатели жизнеспособности семенного потомства P. major из разных зон.

оказались очень чувствительны к провокационному облучению. Настоящие листья у проростков не формировались даже после облучения в дозе 100 Гр. В то же время в выборках из зоны НТМК при этой дозе отмечена тенденция к стимулированию листообразования (рис. 2). При максимальной дозе облучения доля проростков с настоящими листьями составила 38.0 — 51.8%, т.е. выборки из зоны НТМК оказались наиболее радиоустойчивыми.

Оценка мутабильности семенного потомства. В исследованных выборках подорожника встречались следующие аномалии: некрозы корней и семядолей, изменение цвета семядолей, глубокие изменения всех органов. Проростки с измененной формой настоящих листьев встречались только в зоне химического загрязнения, в то же время у них отсутствовали некрозы корней.

После провокационного облучения доля проростков с некрозами корней в большинстве выборок увеличилась, особенно в зоне ВУРСа (рис. 3). Частота встречаемости проростков с некрозами корней в зоне НТМК после облучения осталась минимальной. Эти данные свидетельствуют о высокой доле скрытых повреждений у семенного потомства из зоны радиационной аварии и отсутствии этого эффекта у проростков из зоны химического загрязнения. Подобные

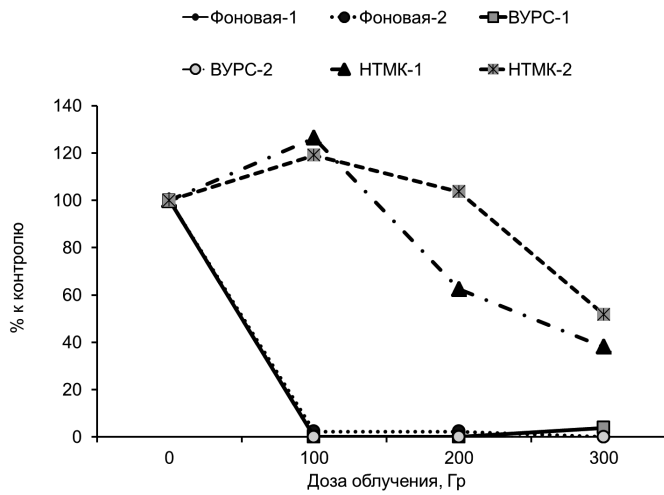


Рис. 2. Число проростков P. major с настоящими листьями в разных выборках после провокационного облучения.

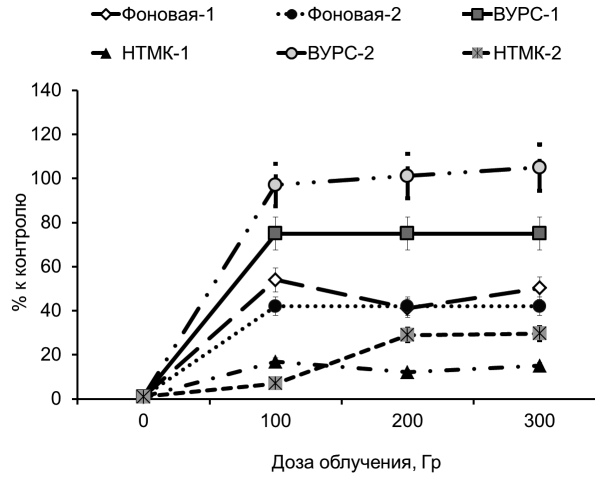


Рис. 3. Частота встречаемости проростков P. major с некрозами корней в разных выборках.

результаты были получены ранее для других видов растений (Позолотина и др., 2008; Pozolotina et al., 2012).

Таким образом, семенное потомство подорожника большого из зоны химического загрязнения обладало низкой жизнеспособностью, однако для него был характерен высокий адаптивный потенциал к «новому» фактору (дополнительному облучению). Семена подорожника из зоны радионуклидного загрязнения показали высокую жизнеспособность, но при дополнительном облучении («привычный» фактор), оказались чувствительными, что свидетельствует о скрытых генетических повреждениях. Это заключение подтверждается также большей частотой встречаемости в выборках ВУРСа проростков с аномалиями в развитии.

Работа проводилась при финансовой поддержке Программы междисциплинарных исследований между институтами УрО РАН (проект № 12-М-24-2016) и Федеральной программы поддержки ведущих научных школ (НШ-2840.2014.4).

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.

Жуйкова Т.В. Реакция ценопопуляций и травянистых сообществ на химическое загрязнение среды: Автореферат дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2009. 40 с.

Позолотина В.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н. и др. Современное состояние наземных экосистем зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа. Екатеринбург: Гощицкий, 2008. 204 с.

Чиркова Т.В. Физиологические основы устойчивости растений. СПб: Изд-во СПбГУ, 2002. 244 с.

Karimullina E.M., Antonova E.V., Pozolotina V.N. Assessing radiation exposure of herbaceous plant species at East-Ural Radioactive Trace // J. of Environmental Radioactivity. 2013. V. 124. P. 113–120.

Pozolotina V.N., Antonova E.V., Bezel V.S. Comparison of remote consequences in *Taraxacum officinale* seed progeny collected in radioactively or chemically contaminated areas // Ecotoxicology. 2012. V. 21. № 7. P. 1979–1988.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ....4

ДИНАМИКА ПРИРОСТА И ПРОДУКТИВНОСТИ КУСТИСТЫХ ЛИШАЙНИКОВ В ХОДЕ ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫХ СУКЦЕССИЙ
С.Ю. Абдульманова....6

ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ПИТАНИЯ ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ
О.Р. Гизуллина, Е.М. Первушина....13

МОРФОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЗУБОВ ПЕСЦА (*VULPES LAGOPUS* L., 1758) ИЗ СТОЯНОК ПОЗДНЕГО ПАЛЕОЛИТА РУССКОЙ РАВНИНЫ
Д.О. Гимранов....17

ОСОБЕННОСТИ НАКОПЛЕНИЯ ^{90}SR В КОСТНОЙ ТКАНИ ГРЫЗУНАМИ РАЗНЫХ ВИДОВ В ГОЛОВНОЙ ЧАСТИ ВУРСА
Ю.В. Городилова, Г.П. Малиновский....26

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОБЫКНОВЕННОЙ ЛИСИЦЫ (*VULPES VULPES* L.) В ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЕ УРАЛА
А.М.Госьков....31

СОХРАНЕНИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА ПРИМУЛА С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ МЕТОДОВ БИОТЕХНОЛОГИИ
Э.Ф. Давлетханова....35

ВЛИЯНИЕ ВЛАЖНОСТИ И ТЕМПЕРАТУРЫ НА ДЫХАТЕЛЬНУЮ АКТИВНОСТЬ ТРУТОВЫХ ГРИБОВ
Д.К. Диярова, А.Я. Коржиневский....37

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *LYCHNIS FLOS-CUCULI* В ГРАДИЕНТЕ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ
О.В. Дуля....40

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ СЕКЦИИ *CENANTRUM* РОДА *ASTRAGALUS* (FABACEAE)
О.С. Дымшакова, Д.А. Кривенко....49

К РАСПРОСТРАНЕНИЮ СТЕПНЫХ ВИДОВ МЕЛКИХ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ В ПОЗДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ

Е.П. Изварин.....59

НЕКОТОРЫЕ ЧЕРТЫ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ПОСЕЛЕНИЯ СТЕПНОГО СУРКА (*MARMOTA BOBAK* MULLER, 1776) НА ТЕРРИТОРИИ ПАМЯТНИКА ПРИРОДЫ «СТЕПНЫЕ УЧАСТКИ ПО Р. СУБОЙ» В НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

М.В. Кауфман.....63

КОСТНЫЕ ОСТАТКИ ИЗ АРХЕОЛОГИЧЕСКОГО ПАМЯТНИКА ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ БАЛА 1

А.В. Кисагулов.....67

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ КОРНЕВЫХ ГЕМИПАРАЗИТОВ ИЗ РОДА *PEDICULARIS* L. НА УРАЛЕ

О.А. Киселева.....69

ПРИЧИНЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ПАРАЗИТИЗМА У НОРИЧНИКОВЫХ: АНАТОМИЧЕСКИЙ ВЗГЛЯД

О.А. Киселева.....73

ИЗУЧЕНИЕ КАЧЕСТВА СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА FABACEAE ИЗ ЗОНЫ ВУРСа

М.С. Клочковская, Е.В. Антонова.....77

ДИНАМИКА МАССЫ ТЕЛА ГУСЕНИЦ БОЯРЫШНИЦЫ *APORIA CRATAEGI* L. (LEPIDOPTERA: PIERIDAE) ПРИ РЕАКТИВАЦИИ ПОСЛЕ ЗИМОВКИ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

И.Д. Ключерева, Т.С. Ослина, А.О. Шкурихин, Е.Ю. Захарова.....81

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ (*ELLOBIUS TALPINUS* PALL) НА СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА ВИДА

Т.О. Колесникова, Н.В. Синева.....85

ФАСЕТКИ БОКОВЫХ СТИРАНИЙ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ПОЛЕВОК (ARVICOLINAE)

Ю.Э. Кропачева.....87

ООМЕТРИЧЕСКИЕ КРИТЕРИИ КАК ОДИН ИЗ АСПЕКТОВ РАСПОЗНАВАНИЯ ПЕНОЧКОЙ-ЗАРНИЧКОЙ *PHYLLOSCOPUS INORNATUS* ИНОРОДНЫХ ЯИЦ ПРИ ГНЕЗДОВОМ ПАРАЗИТИЗМЕ

С.Г. Мещерягина.....95

АНАЛИЗ РАЗНООБРАЗИЯ СООБЩЕСТВ ПОЧВЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

В.С. Микрюков.....99

ПРОСТРАНСТВЕННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ ЮЖНОЙ ТАЙГИ ПРИИРТЫШЬЯ

А.А. Одинцева, А.В. Макаров.....108

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ХЛОРОПЛАСТНОЙ ДНК У КРЫМСКИХ ВИДОВ СОСЕН

Н.В. Семериков.....110

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ *MICROTUS ARVALIS OBSCURUS* (ARVICOLINAE, RODENTIA): НОВЫЕ ДАННЫЕ

П.А. Сибиряков.....116

ВЛИЯНИЕ ВЫБРОСОВ МЕДЕПЛАВИЛЬНЫХ ЗАВОДОВ НА ОБЩУЮ ЭМИССИЮ CO_2 И ДЫХАНИЕ ЛЕСНОЙ ПОДСТИЛКИ

И.А. Сморкалов, Е.Л. Воробейчик.....125

ОТЛИЧИТЕЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФИТОЛИТОВ (НА ПРИМЕРЕ ТРИХОМ) МЕЗОФИЛЬНЫХ И КСЕРОФИЛЬНЫХ ЗЛАКОВ

М.Ю. Соломонова.....137

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ И ЧАСТОТА НАРУШЕНИЙ ЖИЛКОВАНИЯ КРЫЛА БОЯРЫШНИЦЫ *APORIA CRATAEGI* L., 1758 (LEPIDOPTERA: PIERIDAE) В ХОДЕ ВЫЛЕТА ИМАГО НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

И.А. Солонкин, В.И. Дубинина, А.О. Шкурихин, Е.Ю. Захарова.....146

СПЕКТР И ЧАСТОТА ВСТРЕЧАЕМОСТИ СКЕЛЕТНЫХ АНОМАЛИЙ *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (PALLAS, 1771) В НАТИВНЫХ И ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

А.Г. Трофимов.....155

ЕСТЬ ЛИ СВЯЗЬ МЕЖДУ ИЗМЕНЕНИЯМИ ДОЛИ РАЗНЫХ ВИДОВ ГРЫЗУНОВ В ПИТАНИИ ЗИМНЯКА (*BUTEO LAGOPUS*) И ОТЛОВАХ ДАВИЛКАМИ?

И.А. Фуфачев, Н.А. Соколова.....159

ПОДВИЖНОСТЬ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ПОЧВЫ В ОКРЕСТНОСТЯХ СРЕДНЕУРАЛЬСКОГО МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА

И.А. Хлыстов.....162

КАЧЕСТВО СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА *PLANTAGO MAJOR* L. ИЗ ЗОН РАДИОАКТИВНОГО И ХИМИЧЕСКОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Н.С. Шималина, Е.В. Антонова.....167

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

ЭКОЛОГИЯ:
популяция, вид, среда

материалы конференции
молодых ученых

Редакторы:
Е.В. Антонова,
В.В. Кукарских,
Н.О. Садыкова,
К.И. Ушакова

Вёрстка, оформление:
С.С. Трофимовой

Подписано в печать 14.10.2014 г.
Формат 60 × 90; 1/16
Гарнитура PeterburgC
Печать офсетная
Печатных листов 11,0

Тираж 200 экз.
Заказ №

Вёрстка и PS-файлы издательства ГОЦИЦКИЙ

Отпечатано в ООО «ИД «ЛИСИЦА»
Екатеринбург, ул. Новостроя, 1а, офис 216