Институт экологии растений и животных УрО РАН

ЭКОЛОГИЯ:
ФАКТЫ, ГИПОТЕЗЫ, МОДЕЛИ

Материалы конференции молодых ученых,
посвященной 170-летию В.В. Докучаева
11–15 апреля 2016 г.

Екатеринбург

ГОЩИЦКИЙ

2016

УДК 574 (061.3)
Э 40

Материалы конференции изданы при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (№ 16-34-10069).

Экология: факты, гипотезы, модели. Материалы конф. молодых ученых, 11–15 апреля 2016 г. / ИЭРиЖ УрО РАН — Екатеринбург: Гощицкий, 2016 — 160 с.

В сборнике опубликованы материалы Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 170-летию В.В. Докучаева «Экология: факты, гипотезы, модели». Мероприятие проходило в Институте экологии растений и животных УрО РАН с 11 по 15 апреля 2016 г. Работы посвящены проблемам изучения биологического разнообразия на популяционном, видовом и экосистемном уровнях, этологии, анализу экологических закономерностей эволюции, поиску механизмов адаптации биологических систем к экстремальным условиям, а также популяционным аспектам экотоксикологии, радиобиологии и радиоэкологии.

В оформлении обложки использована фотография победителя фотоконкурса конференции С.Г. Мещерягиной «Приморские саванны».

ISBN 978-5-98829-051-3

© Авторы, 2016
© ИЭРиЖ УрО РАН, 2016
© Оформление. Издательство «Гощицкий», 2016

ПРЕДИСЛОВИЕ К ИЗДАНИЮ

11–15 апреля 2016 г. на базе Института экологии растений и животных УрО РАН состоялась Всероссийская конференция молодых ученых, студентов и аспирантов «Экология: факты, гипотезы, модели». В этом году мероприятие отметило свое 55-летие и было посвящено 170-летию выдающего почвоведа и геолога, основателя науки почвоведение В.В. Докучаева. В работе конференции приняли участие молодые ученые и приглашенные докладчики. Молодые участники представляли 21 организацию, из которых: 11 — научно-исследовательских, входящих в структуру РАН и других ведомств РФ, 8 ВУЗов России, 2 — средние образовательные заведения. Профессиональный состав участников конференции: студенты и магистранты ВУЗов (37 человек); аспиранты и соискатели (12); инженеры и лаборанты (5); научные сотрудники (11); преподаватели ВУЗов (2). За четыре рабочих дня конференции состоялось четыре пленарных лекций и 34 устных и 32 стендовых доклада молодых участников. Как всегда, большой интерес вызвали пленарные доклады ведущих специалистов в области биологии и экологии. С докладом «Таким ли уж великим было Великое пермо-триасовое вымирание?» выступил канд. биол. наук Кирилл Юрьевич Еськов (Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, г. Москва); лекцию «Наука о сне и сновидениях в XXI веке» прочитал докт. биол. наук, Владимир Матвеевич Ковальзон (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва). Сообщение докт. биол. наук Максима Викторовича Винарского (Санкт-Петербургский государственный университет) было посвящено теме «Правило Бергмана — прошлое, настоящее и неопределенное будущее» и было приурочено к 170-летию со дня опубликования этого правила. Освещению основных вех в научной деятельности В.В. Докучаева и его вклада в развитие почвоведения, геологии, естествознания была посвящена лекция канд. биол. наук Коркиной Ирины Николаевны (ИЭРиЖ УрО РАН, г. Екатеринбург).

В рамках конференции прошел мастер-класс по использованию библиографических программ EndNote и Mendeley при подготовке пристатейного списка литературы. В 2016 г. впервые состоялся фотоконкурс для участников конференции, на который было подано 48 работ от 11 авторов. Победители определялись в трех номинациях: «Место исследования», «Метод исследования» и «Объект исследования».

В настоящем сборнике представлены результаты работ студентов, аспирантов, молодых ученых в области эволюции и палеобиологии, изучения биологического разнообразия на разных уровнях организации живого (клеточном, организменном, популяционном, видовом и биоценотическом). Обсуждаются механизмы устойчивости биоты, проблемы факториальной и функциональной экологии, биосферологии, экологического прогнозирования и рационального природопользования. Также в сборнике опубликована статья по материалам пленарного доклада М.В. Винарского. С электронными версиями материалов молодежных конференций 1962–2015 гг. можно ознакомиться по ссылке http://ipae.uran.ru/library/publications_pdf/proceedings/youth_conference_in_ipae.

Конференция проводилась при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (№ 16–34–10069).

Редколлегия

Правило Бергмана — прошлое, настоящее и неопределенное будущее (к 170-летию опубликования)

пленарный доклад

М.В. Винарский

Санкт-Петербургский государственный университет

Ключевые слова: географическая изменчивость, размер тела животных, экоморфологические правила, история экологии.

ВВЕДЕНИЕ

Правило Бергмана (ПБ), сформулированное почти 170 лет назад (Bergmann, 1847), является вторым по старшинству из так называемых «экогеографических правил», уступая лишь «правилу Глогера», датируемому 1833 годом (Лукин, 1940). Несмотря на длительный срок его обсуждения, ПБ до сих пор остается одной из самых популярных тем в макроэкологии. Сейчас, в эпоху бурного развития цифровых технологий, появления крупных баз данных и новых возможностей для их статистического анализа, интерес к ПБ заметно вырос, что можно увидеть хотя бы по росту числа посвященных ему научных статей и ссылок на них в наукометрической базе данных Web of Science (рис. 1). Тем не менее, возросшие аналитические возможности не только дают ответ на старые вопросы, но открывают и новые перспективы в развитии учения о географической изменчивости размеров тела животных. В этом сообщении мне бы хотелось ретроспективно взглянуть на основные этапы развития ПБ и оценить возможности дальнейшего прогресса в изучении проблемы.

ИСТОРИЯ ПРАВИЛА БЕРГМАНА

Как отмечал Г.П. Дементьев (1935), первые наблюдения за географической изменчивостью размеров тела животных и первые же попытки объяснения её закономерностей принадлежат ещё средневековым авторам, одним из которых был император Священной Римской Империи Фридрих II Гогенштауфен — автор трактата об охоте с ловчими птицами (около 1240 года). Император уже знал, что ловчие сокола северных широт крупнее, чем их сородичи на юге, и даже усматривал некую связь между размерами тела и температурой окружающей среды (Дементьев, 1935).

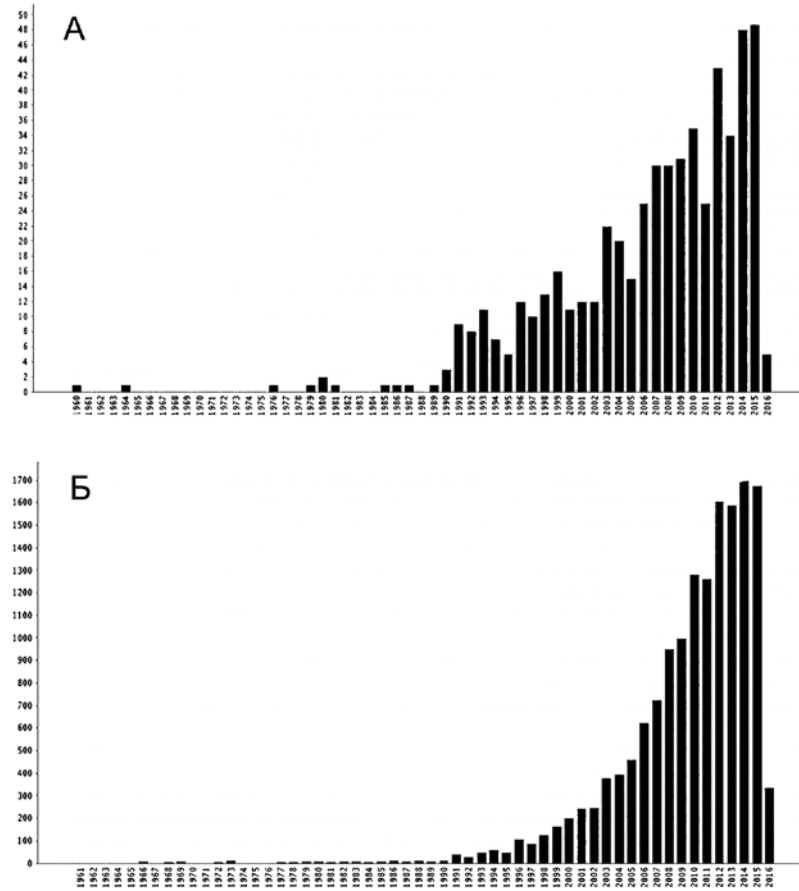

Рис. 1. Абсолютное число опубликованных статей (А) и ссылок на них (Б) с ключевым словом «правило Бергмана» по данным Web of Science (дата доступа: 05.04.2016).

Однако подлинно научный подход к проблеме возник много позже. Немецкий физиолог Карл Бергман в 1847 г. так выразил закономерность, впоследствии получившую его имя: «*Если имеются два вида животных, которые отличаются друг от друга только по величине тела..., то их географическое распространение определяется величиной...: меньший будет нуждаться в более теплом, а больший в более холодном климате*» (Bergmann, 1847, цит. по Лукин, 1940). Используя доступные ему данные о терморегуляции теплокровных

животных, Бергман предложил и причинно-следственное объяснение связи между температурой окружающей среды и размерами тела птиц и млекопитающих, на многие десятилетия вперед ставшее классическим и почти общепринятым (Шмидт-Ниельсен, 1987).

Последующие авторы предлагали собственные формулировки для ПБ, одна из которых звучит так: ПБ — это «*тенденция организмов быть мельче при высоких температурах и на низких широтах и крупнее при низких температурах и в высоких широтах*» (Meiri, 2011).

Уже к середине XX в. по вопросу о географической изменчивости размеров тела животных был накоплен большой массив эмпирических данных и литературы (обзор см. Лукин, 1940). Были сформулированы два основных подхода к анализу данных: на внутри- (сравнивались популяции одного вида с разных широт) и межвидовом (сравнивались паттерны географической изменчивости у ряда близкородственных видов, обычно из состава одного рода, иногда семейства) уровнях. Обычно следовал вывод о том, что ПБ представляет собой закономерность, которой подчиняется большинство (но не все) видов наземных млекопитающих и птиц с достаточно широкими ареалами, чтобы охватить большой диапазон широт и климатических зон. Обсуждались и явные исключения из ПБ, такие как роющие млекопитающие, обитающие в подземных убежищах со специфическим микроклиматом (Майр, 1968).

Пожалуй, наиболее важным теоретическим вкладом в проблему изменчивости размеров животных в рассматриваемую эпоху стало разработанное Дж. Хаксли (Huxley, 1939) учение о клинах. По Хаксли, клиной именуется количественный градиент, выражающийся в непрерывном и постепенном изменении некоторого признака во всем ареале вида или в части ареала. Таким образом, «бергмановская» изменчивость может трактоваться как частный случай клинальной изменчивости.

Хотя уже в книге Е.И. Лукина (1940) и обзорной статье К. Рэя (Ray, 1960) содержались некоторые сведения о холоднокровных животных, изменчивость размеров которых подчинялась ПБ, в целом считалось, что для пойкилотермных организмов выявленная Бергманом закономерность не валидна. Хотя бы потому, что к ним неприменимо классическое объяснение этого правила, основанное на терморегуляции (Шмидт-Ниельсен, 1987; Bergmann, 1847). При этом ряд авторов пытались или оспорить терморегуляционное объяснение (Scholander, 1955), или вообще отвергнуть ПБ как статистический артефакт, не имеющий объективной реальности (Geist, 1987). Однако эти попытки не получили широкой поддержки и не повлияли на широкую цитируемость ПБ и его стандартного объяснения в учебниках по экологии и физиологии животных.

СОВРЕМЕННОСТЬ И НЕОПРЕДЕЛЕННОЕ БУДУЩЕЕ

Старт современного этапа в развитии ПБ может быть совершенно объективно датирован началом 1990-х гг., когда начался экспоненциальный рост числа исследований, посвященных обсуждаемой проблеме (рис. 1). Я склонен объяснять этот феномен тем, что в 1990-е гг. вычислительные мощности персональных компьютеров настолько выросли, а их стоимость настолько упала, что использование современных статистических алгоритмов и обсчет больших массивов данных стали достоянием не только крупных групп исследователей с доступом к вычислительным центрам, но и рядового эколога, установившего компьютер у себя в кабинете или даже дома на кухне.

Информационная революция в экологии животных имела несколько важных последствий. Во-первых, резко повысились требования к качеству статистических выкладок, используемых в качестве доказательной базы в пользу или против реальности бергмановских клин. Те способы доказательств, которые представлялись вполне достаточными Е.И. Лукину (1940) и Э. Майру (1968) 50 и более лет тому назад (рис. 2), в настоящее время выглядят наивно. Во-вторых, широкое внедрение такого исследовательского приема как мета-анализ и обсчет очень объемных баз данных позволили впервые оценить, насколько же широко распространены бергмановские клины в природе и, стало быть, подвергнуть ревизии сам статус ПБ как особой экологической закономерности. В-третьих, перестала отвергаться идея о принципиальной невозможности существования бергмановских клин у пойкилотермов. Отчасти этому способствовало накопление эмпирических данных об изменчивости рыб, рептилий и беспозвоночных (см. обзор Винарский, 2013), а отчасти — результаты многочисленных экспериментов по их выращиванию в различных температурных режимах, обобщенные Д. Эткинсоном (Atkinson, 1994) в статье, посвященной так называемому правилу «температура — размер тела» у нетеплокровных организмов.

Если кратко суммировать современные достижения в изучении ПБ, то их можно свести к нескольким важнейшим пунктам:

1. ПБ не является статистическим артефактом (см. Geist, 1987) и ему подчиняется большинство видов птиц и наземных млекопитающих, то есть представителей именно тех классов животных, для которых ПБ предложено (таблица), включая и вид *Homo sapiens* (Foster, Collard, 2013). Широкая распространенность бергмановских клин (> 65%) подтверждает валидность правила, но не позволяет трактовать его как «закон» ввиду большого числа исключений.

2. Бергмановские клины могут выявляться как на внутри-, так и межвидовом уровне. В последнем случае анализируются широтные изменения средних размеров животных в составе многовидовых со-

Длина и ширина черепов некоторых североамериканских видов млекопитающих из различных географических пунктов

Вид и местонахождение	Максимальная		Средняя		Минимальная	
	длина	ширина	длина	ширина	длина	ширина
Taxidea americana						
Север (Гудсонов залив и др.)	5.22	3.50	5.00	3.18	4.92	2.97
Юг (штат Оклагома и др.)	4.75	3.07	4.62	2.92	4.50	2.80
Putorius vison						
Аляска (—35 и 0°)	3.02	1.90	2.68	1.58	2.30	1.40
Нью-Йорк (—5 и 0°)	2.60	1.48	2.40	1.34	2.17	1.18
Mustela americana						
Нил Ривер (—35 и —30°)	3.50	2.12	3.39	2.07	3.35	2.02
Mustela americana						
Река Юкон (—35 и —10°)	3.55	2.15	3.34	1.98	3.00	1.73
Форт Гуд Хоп (—35 и —30°)	3.37	2.05	3.24	1.95	3.15	1.73
Верхнее озеро (—15 и —5°)	3.23	1.89	3.14	1.76	3.02	1.65
Север штата Нью-Йорк (0 и +5°)	3.10	1.68	3.02	1.61	2.92	1.50

Рис. 2. Способ доказательства валидности ПБ, принятый в первой половине XX века (по Лукину, 1940).

Таблица. Распространенность бергмановских клин у птиц и наземных млекопитающих (по данным разных авторов)

Класс	Доля видов, подчиняющихся ПБ,%	Источник
Mammalia	65.1	Meiri, Dayan, 2003
	70.9	Ashton et al. 2000
Aves	72.3	Meiri, Dayan, 2003
	76.0	Ashton, 2002

обществ, относящихся к одному высшему таксону или экологической группе.

3. Ситуация с холоднокровными организмами менее очевидна. Хотя ряд таких видов демонстрирует «бергмановскую» изменчивость размеров тела, но не менее часты случаи образования «противобергмановских» клин, когда размеры тела статистически значимо сокращаются при обитании в высоких широтах и/или пониженных температурах. У беспозвоночных нередко выявляются также U-образные клины (когда максимальный размер тела наблюдается в умеренных широтах и/или при средних температурах). Однако до сих пор число пойкилотермных видов (особенно беспозвоночных), изученных в контексте ПБ, остается ничтожной по сравнению с их

глобальным видовым богатством, что не позволяет ставить вопрос о валидности ПБ для холоднокровных животных в целом (Винарский, 2013).

4. Не удалось обнаружить единого механизма, отвечающего за формирование бергмановских клин в естественных условиях. Даже применительно к наземным млекопитающим и птицам выдвинуто несколько гипотез, дополняющих классическое объяснение (Bergmann, 1847), или альтернативных ему. Ещё большее разнообразие гипотез представлено для объяснения существования подобных клин у пойкилотермных животных. В частности, отмечается, что более крупные размеры в высоких широтах создают животным некоторые селективные преимущества. Например, за счет того, что относительное более крупное животное успешнее добывает пищу, накапливает больше жировых отложений на случай зимовки или нехватки пищи, что самки более крупных размеров более плодовиты и т.д.

В целом, все множество современных гипотез, связанных с ПБ, можно разделить на три большие группы:

1. Бергмановские клины реальны, но ПБ не имеет собственного механизма, поскольку отбор определяет не размеры тела как таковые, а иные признаки, с которыми коррелируют размеры животных (Cushman et al., 1993). Клина возникает как побочный эффект совершенно других адаптивных процессов (Gaston, Blackburn, 2000).

2. Географическая изменчивость обусловлена прямым модифицирующим воздействием средовых факторов (например, температуры) на размеры тела животных. Поэтому ПБ никак не связано ни с адаптацией, ни с естественным отбором. Примером такого рода объяснения может быть правило «температура — размер» Эткинсона (Atkinson, 1994).

3. Гипотезы адаптивного типа предполагают, что наблюдаемые размеры животных отнюдь не случайны и находятся под контролем естественного отбора, обуславливающего достижение оптимального в конкретных условиях («здесь и теперь») размера тела (James et al., 1995; Gotthard, 2001). Это происходит путем тонкой «регулировки» (adjustment) скорости роста и продолжительности развития (Gotthard, 2001), а собственно клины возникают вследствие географической изменчивости темпов роста и других параметров «жизненной истории» (life history) животных.

Поскольку современная биология насквозь проникнута эволюционным мышлением, гипотезы третьего типа многим авторам представляются наиболее предпочтительными. Но, как уже отмечалось (Мина, 1986), они наиболее трудны для подтверждения. «Возможности адаптационистских спекуляций безграничны» (Мина, 1986, с. 128), но не часто они подкрепляются солидной доказательной базой.

По крайней мере, нахождение статистически значимой корреляции размеров тела некоего вида с широтой местности или температурой ещё ничего не говорит нам об адаптивном смысле этой зависимости, о её конкретном механизме. Выходом могли бы стать экспериментальные работы, например, изучение изменчивости видов в контролируемых и направляемых экспериментатором условиях (Stilwell, 2010). Попытки такого рода есть, но они ограничены очень малым числом видов, хорошо размножающихся в лаборатории и с быстрой сменой поколений (дрозофила). Адаптивный характер большинства выявленных в природе размерных клин обычно лишь постулируется с той или иной степенью обоснованности.

Поэтому и современное состояние вопроса о ПБ и его будущее развитие трудно назвать определенным. Исследователям так и не удалось выявить единый объясняющий механизм даже для теплокровных животных. По-видимому, в каждом конкретном случае движущие силы могут быть различны, а к тому же ещё и взаимодействовать между собой, в том числе и разнонаправлено. Наблюдаемая в природе размерная клина может возникать как результирующий эффект влияния нескольких факторов, что заметно усложняет статистический анализ вопроса.

Кроме того, расширение эмпирических данных о географической изменчивости отдельных видов (в первую очередь холоднокровных животных) может создать ситуацию, при которой бергмановские клины окажутся всего лишь частью (и не самой значительной) в многообразии клин разного типа («противобергмановские», U-образные и т.п.), реализованных в природе. Сохранит ли в этом случае ПБ в своем классическом виде свое прогностическое и эвристическое значение — неясно.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ (гос. задание № 6.1957.2014/К) и гранта РФФИ (проект № 14–04–01236).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Винарский М.В. О применимости правила Бергмана к эктотермным организмам: современное состояние проблемы // Журнал общей биологии. 2013. Т. 74, № 5. С. 327–339.

Дементьев Г.П. К вопросу о правиле Бергманна // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1935. Т. 44. С. 338–340.

Лукин Е.И. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 310 с.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.

Мина М.В. Микроэволюция рыб. М.: Наука, 1986. 194 с.

Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: Почему они так важны? М.: Мир, 1987. 259 с.

Ashton K.G. Patterns of within-species body size variation of birds: strong evidence for Bergmann's rule // Glob. Ecol. Biogeogr. 2002. V. 11. P. 505–523.
Ashton K.G., Tracy M.C., de Queiroz A. Is Bergmann's rule valid for mammals? // Am. Nat. 2000. V. 156. P. 390–415.
Atkinson D. Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? // Adv. Ecol. Res. 1994. V. 25. P. 1–58.
Bergmann C. Über die Verhältnisse der wärmeokönomie der Thiere zu ihrer Grösse // Göttinger Studien. 1847. V. 3. S. 595–708.
Cushman J.H., Lawton J.H., Manly B.F.J. Latitudinal patterns in European ant assemblages: variation in species richness and body size // Oecologia. 1993. V. 95. P. 30–37.
Foster F., Collard M. A reassessment of Bergmann's rule in modern humans // PLoS One. 2013. V. 8. № e72269.
Gaston K.J., Blackburn T.M. Pattern and process in macroecology. Oxford etc: Blackwell Publishing company, 2000. 377 p.
Geist V. Bergmann's rule is invalid // Can. J. Zool. 1987. V. 65. P. 1035–1038.
Gotthard K. Growth strategies of ectothermic animals in temperate environments // Animal developmental ecology. Eds. Atkinson D., Thorndyke M. Oxford: BIOS Sci. Publ. 2001. P. 287–304.
Huxley J. Clines: an auxiliary method in taxonomy // Bijdragen tot de Dierkunde. 1939. V. 27. P. 491–520.
James A.C., Azevedo R.B.R., Partridge L. Cellular basis and developmental timing in a size cline of *Drosophila melanogaster* // Genetics. 1995. V. 140. P. 659–666.
Meiri Sh. Bergmann's Rule — what's in a name? // Glob. Ecol. Biogeogr. 2011. V. 20. P. 203–207.
Meiri Sh., Dayan T. On the validity of Bergmann's rule // J. Biogeogr. 2003. V. 30. P. 331–351
Ray C. The application of Bergmann's and Allen's rules to the poikilotherms // J. Morph. 1960. V. 106. P. 85–108.
Scholander P.F. Evolution of climatic adaptation in homeotherms // Evolution. 1955. V. 9. P. 15–26.
Stillwell R.C. Are latitudinal clines in body size adaptive? // Oikos. 2010. V. 119. P. 1387–1390.

Экотопическая, морфологическая и онтогенетическая дифференциация *Gymnadenia conopsea* var. *alpina* Rchb. f. ex Beck. (Orchidaceae)

О.Е. Валуйских, Л.В. Тетерюк
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар

Ключевые слова: Gymnadenia conopsea subsp. conopsea, G. conopsea var. alpina, известняки Тимана, онтогенез, фенотипическая изменчивость.

ВВЕДЕНИЕ

Распространение молекулярно-генетических методов в биологии в последнее время позволило показать несовпадение границ многих таксонов сосудистых растений различного ранга при выделении их по молекулярным и классическим морфологическим данным. Особенно важное значение для пополнения знаний о микроэволюционных процессах и видообразовании у сосудистых растений приобретают исследования сложных полиморфных комплексов с затрудненной систематической идентификацией (Шнеер, Коцеруба, 2014; Adams et al., 2005; Britton et al., 2014).

Известно, что род *Gymnadenia* (сем. Orchidaceae) принадлежит к группе растений, находящейся в процессе активного видообразования (Soliva, Widmer, 1999) с выраженной экологической (и географической) изменчивостью и обособлением внутривидовых таксонов в специфических экологических нишах на всем протяжении ареала (Аверьянов, 1981). Среди представителей этого рода большой интерес вызывает сложный в таксономическом отношении комплекс *G. conopsea* (L.) R.Br. Он включает от 10 до 20 подвидов, вариаций и форм, отличающихся по экологической избирательности, области распространения, плоидности, морфологии, биохимии ароматов, фенологии цветения (Невский, 1935; Аверьянов, 1981; Ефимов, 2013; Soliva, Widmer, 1999; Gustafsson, Sjogren-Gulve, 2002; Marhold et al., 2005; Bateman, Rudall, 2006; Travnichek at al., 2012). Дополнительно затрудняет таксономию способность *G. conopsea* к образованию внутри- и межродовых гибридов с представителями родов *Platanthera*, *Dactylorhiza*, *Leucorchis* и др. (Мамаев и др., 2004; Prochazka, Velisek, 1983; Jersáková et al., 2010).

Благодаря применению современных молекулярно-генетических методов показана внутривидовая дифференциация природных популяций *G. conopsea* в Европе, подтверждающая систематическую самостоятельность тех или иных популяций и таксонов (Soliva, Wid-

mer, 1999; Bateman et al., 2006; Stark et al., 2011). Показано, что эти методы способны эффективно дополнить классические подходы в систематике растений. На территории России до настоящего времени активно проводились морфологические, популяционно-онтогенетические и экологические исследования этого вида (Татаренко, 1996; Блинова, 1998, 2009; Баталов, 2000; Валуйских, 2009; Тетерюк и др., 2013а; Валуйских, Тетерюк, 2013, 2014; Кириллова, Кириллов, 2015). Сведения о генетическом разнообразии *G. conopsea* в России ограничены обзорной работой П.Г. Ефимова (2013), посвященной обсуждению существования криптических видов кокушников, и выявленной генетической дифференциацией популяций *G. conopsea* subsp. *conopsea* и *G. conopsea* var. *alpina* Rchb. f. ex Beck на известняках Тимана (Тиманский кряж) на Северо-Востоке Европейской части России (Тетерюк и др., 2013б, 2015). *G. conopsea* var. *alpina* Rchb. f. ex Beck. относится к комплексу *G. conopsea* s.l., встречается в субальпийском и альпийском поясах Карпат, в Альпах и Пиринеях, а также в горах Восточной Сибири (Смольянинова, 1976). Она имеет неопределенный таксономический статус и рассматривается исследователями (Аверьянов, 1981; Черепанов, 1981, 1995; Червона книга Украины, 2009; Mosyakin, Fedorchuk, 1999; Dworschak, 2002; Arbeitskreise..., 2005; Vakhrameeva et al., 2008; Travnichek et al, 2012) в ранге расы — *G. conopsea* raçe *alpina* (Turcz. ex Rchb.f.) Rouy, разновидности — *G. conopsea* (L.) R.Br. var. *alpina* Turcz. ex Rchb.f., подвида — *G. conopsea* (L.) R.Br. subsp. *alpina* (Turcz. ex Rchb. f.) Janch. ex Soo или вида — *G. alpina* (Turcz. ex Rchb.f.) Czerep.

Данная работа посвящена анализу экотопической, морфологической и онтогенетической дифференциации *G. conopsea* var. *alpina* Rchb. f. ex Beck от *G. conopsea* subsp. *conopsea* на известняках Тимана. Сочетание традиционного анализа морфологических признаков особей с данными об онтогенетическом развитии и экологической приуроченности предоставило нам возможность более полно и обоснованно прояснить таксономический статус *G. conopsea* var. *alpina* и дополнить сведения о ее биологии и экологии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в 2003 и 2005 гг. на территории Республики Коми в районе выходов известняков по рекам Сойва, Белая Кедва и Мыла. При проведении исследований применяли подходы и методы популяционной биологии растений (Ценопопуляции растений, 1976, 1977). В морфометрический анализ включены особи из пяти локальных популяций *G. conopsea* subsp. *conopsea* и двух *G. conopsea* var. *alpina* (рис. 1), для которых ранее был проведен молекулярный анализ (Тетерюк и др., 2013б).

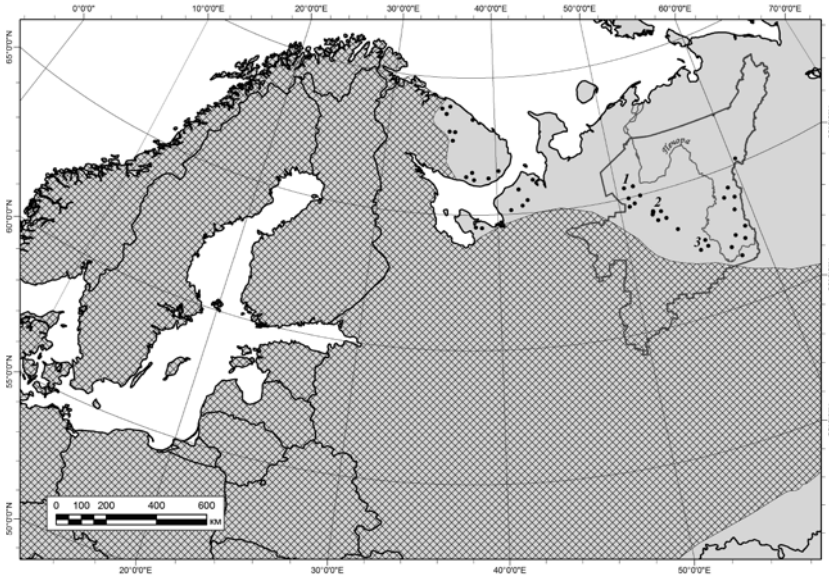

Рис. 1. Распространение G. conopsea и расположение точек сбора материала на Европейском Северо-Востоке России: Условные обозначения: 1 — Myla (популяция G. conopsea subsp. conopsea в бассейне р. Мыла), 2 — Kedva-1, Kedva-2, Kedva-3 (популяции G. conopsea subsp. conopsea в бассейне р. Белая Кедва) и Kedva-4, Kedva-5 (популяции G. conopsea var. alpina в бассейне р. Белая Кедва), 3 — Soiva (популяция G. conopsea subsp. conopsea в бассейне р. Сойва).

▩ *— ареал G. conopsea,* ⟋⟍ *— граница Республики Коми,*

• *— краевые местонахождения G. conopsea в ареале.*

При выделении онтогенетических состояний использовали концепцию дискретного описания онтогенеза с учетом особенностей индивидуального развития представителей сем. Orchidaceae (Татаренко, 1996; Vakhrameeva et al, 2008). Для анализа изменчивости морфометрических признаков в каждой популяции у 27–30 генеративных особей измеряли высоту побега, длину соцветия, определяли число листьев срединной формации и цветков в соцветии, длину и ширину листовой пластинки второго листа срединной формации. В четырех ценопопуляциях у 25–30 растений были исследованы размерные признаки цветков: длина и ширина брактеи, завязи, шпорца, верхнего и бокового лепестков, а также размеры губы. Измерение параметров цветков, предварительно приклеенных скотчем к плотной бумаге и отсканированных, проводили с помощью программы Adobe

Photoshop CS2. Определяли среднее значение и ошибку, минимальное и максимальное значение, для сравнения выборок использовали дискриминантный анализ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Экологическая дифференциация. Местообитания *G. conopsea* subsp. *conopsea* в карстовых ландшафтах Тимана приурочены преимущественно к конусам осыпных известняковых склонов крутизной 30–50°, реже — к лугам. Обладая широкой экологической амплитудой, *G. conopsea* subsp. *conopsea* занимает склоны разной экспозиции за исключением наиболее холодных экотопов. *G. conopsea* subsp. *conopsea* встречается в еловых, сосновых, березовых и березово-лиственничных редколесьях, а также на открытых склонах в составе травяно-кустарничковых группировок скальной растительности вместе с *Festuca ovina* L., *Carex ornithopoda* Willd, *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Asplenium viride* Huds, *Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Bess., *Rubus saxatilis* L., *Galium boreale* L., *Polygala amarella* Crantz, *Vaccinium vitis-idaea* L., *Aster alpinus* L., *Campanula rotundifolia* L., *Solidago virgaurea* L., *Dryas octopetala* L., *Equisetum scirpoides* Michx., *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Parnassia palustris* L. и другими. Для *G. conopsea* subsp. *conopsea* характерно образование на скалах крупных локальных популяций, в которых иногда насчитывается до 1000 и более растений (включая подрост). Реже *G. conopsea* subsp. *conopsea* встречается на карстовых лугах.

G. conopsea var. *alpina* имеет на Тимане узко локальное распространение на выходах известняков в бассейне р. Белая Кедва (Средний Тиман). Выявленные нами небольшие (численность — до 200–300 особей, включая подрост) локальные популяции *G. conopsea* var. *alpina* занимают нижние части известняковых склонов северной экспозиции. Это наиболее холодные экотопы в районе исследований, что связано с ограничением поступления прямой солнечной радиации на эти склоны и перераспределением тепла в мезорельефе (Тетерюк и др., 2012). В составе травяно-кустарничковых группировок в этих экотопах встречаются гипоарктические и аркто-альпийские виды, в том числе *Salix reticulata* L., *Empetrum nigrum* L., *Arctous alpina* (L.) Niedz., *Vaccinium uliginosum* L., *Pedicularis lapponica* L., *Pinguicula alpina* L.

Особенности развития. Ранее в онтогенезе *G. conopsea* нами выделены и диагностированы следующие онтогенетическиие состояния: семена (*se*), протокормы (pr_1 и pr_2), ювенильные (*j*), имматурные (*im*), вегетативные (v_1 и v_2) и генеративные (*g*) растения (Тетерюк и др., 2013а). Темпы прохождения онтогенеза этого вида и варианты развития определяются условиями произрастания. Установлено, что на северных склонах известняков происходит увеличение доли

многолетних протокормов pr_2, что связано замедлением развития особей на ранних этапах онтогенеза. Выявлена способность особей *G. conopsea* переходить в генеративное состояние *g* из взрослого вегетативного состояния v_1 (минуя состояние v_2). Такой переход к семенной репродукции является важным приспособлением популяционного уровня к неблагоприятным условиям и выражается в стабильно невысокой численности особей взрослого вегетативного состояния v_2 (3–7% от всей совокупности) в популяциях этого вида на северных склонах.

В развитии *G. conopsea* var. *alpina,* произрастающей в условиях минимальной теплообеспеченности, происходит редукция онтогенетической группы v_2, а растения способны переходить к цветению из взрослого вегетативного состояния v_1. Такой переход к семенной репродукции при минимальной площади листовой поверхности при недостатке тепла мы оцениваем как приспособление растений к более «экономичному» прохождению онтогенеза и важной адаптивной стратегией в сохранении и экологической устойчивости популяций *G. conopsea* var. *alpina*.

Морфологическая дифференциация. Комплекс вегетативных признаков растений *G. conopsea* из семи модельных популяций был проанализирован методом канонического дискриминантного анализа (рис. 2). Растения *G. conopsea* var. *alpina* (популяции Kedva-4 и Kedva-5) обособляются от *G. conopsea* subsp. *conopsea* (популяции Myla, Soiva, Kedva-1, Kedva-2, Kedva-3) вдоль оси первой канонической переменной. Наибольший вклад в разделение выборок по первой канонической оси (72.8% общей дисперсии) вносят такие признаки, как высота побега (0.51), длина соцветия (0.43), ширина листа (0.33).

Установлено, что дискриминация между популяциями *G. conopsea* subsp. *conopsea* и *G. conopsea var. alpina* по *генеративным* признакам значима (λ Уилкса — 0.093; $F = 36.2$, $p<0.0001$). Частичная статистика λ Уилкса показывает, что число цветков (0.63) дает наибольший вклад в разделение этих разновидностей, ширина брактеи (0.58) и длина зубца (0.53) — вторые по значению вклада. Остальные признаки вносят в разделение выборок меньший вклад. Поэтому можно заключить, что число цветков является главной переменной, которая позволяет производить дискриминацию между выбранными популяциями по генеративным признакам. Визуализация дискриминантной модели по первым двум функциям представлена на рис. 3. Облака распределения особей перекрываются. Первая дискриминантная функция главным образом разделяет *G. conopsea* subsp. *conopsea* и *G. conopsea* var. *alpina*. Различия между этими выборками, улавливаемые статистическими методами, очень тонки и зачастую не воспринимаются визуально. Однако полученные данные позволяют выделить основные признаки

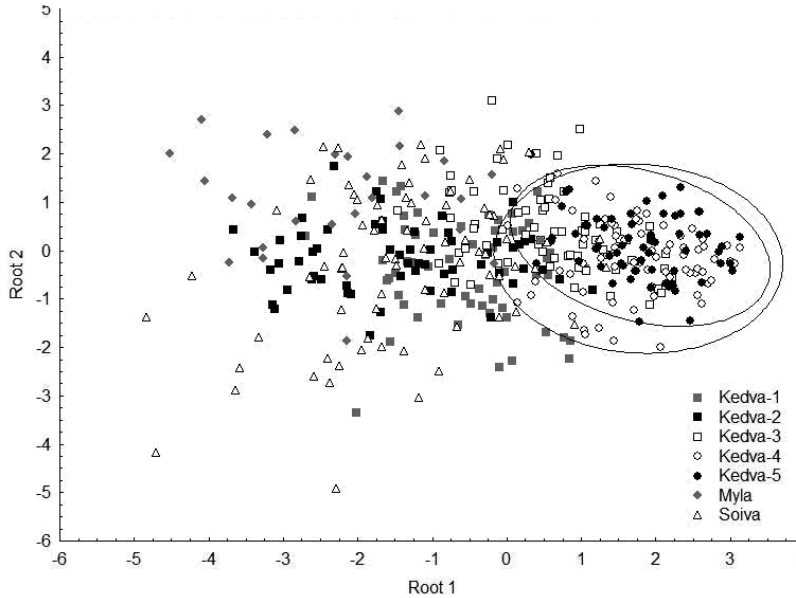

Рис. 2. Результаты канонического анализа вегетативных признаков особей G. conopsea subsp. conopsea и G. conopsea var. alpina в пространстве первых двух осей.

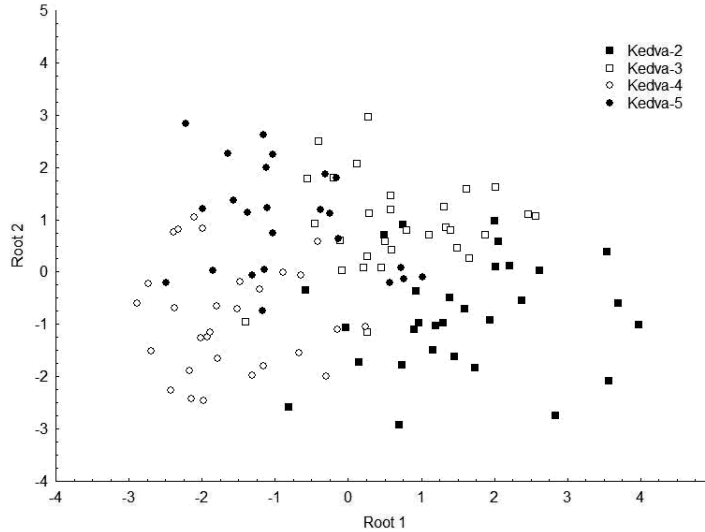

Рис. 3. Результаты канонического анализа генеративных признаков G. conopsea subsp. conopsea (Kedva 2, Kedva 3) и G. conopsea var. alpina (Kedva 4, Kedva 5) в пространстве первых двух осей.

для внутривидовой диагностики *G. conopsea* var. *alpina*. Так, высота побега особей этой разновидности составляет в среднем 15.7 (10–17.5) см, длина соцветий — 4.2 (3.9–4.6) см, число цветков — 14.1 (9–18), ширина второго листа срединной формации — 0.44 (0.4–0.5). Окраска околоцветника особей в популяциях *G. conopsea* var. *alpina* варьировала от лилово-розового до светло-пурпурного цвета, что в целом характерно для вида.

Таким образом, проведенные исследования показали, что на Тимане для *G. conopsea* subsp. *conopsea* и *G. conopsea* var. *alpina* характерна экотопическая и морфологическая дифференциация, в более суровых условиях произрастания развитие особей *G. conopsea* var. *alpina* происходит по «экономичному» пути. Реакция особей *G. conopsea* s.l. на недостаток тепла проявляется в изменении величин «маркерных» и наиболее пластичных признаков фенотипа (высоты побега, длины соцветия, ширины листа, числа цветков), а так же путем изменения темпов и вариантов онтогенетического развития. Вероятно, сходные механизмы адаптации к недостатку тепла лежат в основе образования в горах и на Севере нескольких похожих по фенотипическим признакам внутривидовых таксонов — *G. conopsea* var. *alpina, G. conopsea* var. *lapponica*. Несомненно, для обсуждения этих вопросов необходимы дальнейшие, более углубленные исследования.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (проект № 16–34–00608).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л.В. Видообразование и изменчивость видов рода *Gymnadenia* R.Br. в северной части ареала // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. IX междунар. симпозиума. Сыктывкар, 1981. Ч. 1. С. 10.

Баталов А.Е. Состояние популяций *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) в различных фитоценозах // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. СПб.: Мир и семья, 2000. С. 524–532.

Блинова И.В. Биология орхидных на северо-востоке Фенноскандии и стратегии их выживания на северной границе распространения: Автореф. дис. ... док. биол. наук. М., 2009. 44 с.

Блинова И.В. Особенности онтогенеза некоторых корнеклубневых орхидных (Orchidaceae) Крайнего Севера // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 1. С. 85–94.

Валуйских О.Е. Популяционная биология *Gymnadenia conopsea* (L.) R.Br. (Orchidaceae) на северной границе ареала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2009. 18 с.

Валуйских О.Е., Тетерюк Л.В. Структура и динамика краевых популяций *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) на известняках Европейского Северо-Востока России // Экология. 2013. № 6. С. 420–427.

Валуйских О.Е., Тетерюк Л.В. Фенотипическая изменчивость *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) в краевых популяциях на известняках Европейского Северо-Востока России // Экология. 2014. № 1. С. 30–39.

Ефимов П.Г. Криптические виды кокушников (*Gymnadenia: Orchidaceae, Magnoliophyta*) России // Генетика. 2013. № 3. С. 343–354.

Кириллова И.А., Кириллов Д.В. Особенности репродуктивной биологии *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) на северной границе ареала // Сибирский экологический журнал. 2015. С. 617–629.

Невский С.А. Сем. XXXVI. Ятрышниковые — Orchidaceae Lindl. // Флора СССР. Вып. IV. Л.: Изд-во Академии Наук СССР, 1935. С. 589–730.

Мамаев С.А., Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 123 с.

Смольянинова Л.А. Сем. Orchidaceae Juss. Ятрышниковые // Флора европейской части СССР. Том II. Л.: Наука, 1976. С. 10–59.

Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 207 с.

Тетерюк Л.В., Валуйских О.Е., Савиных Н.П. Биоморфология и онтогенез *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae) в краевых популяциях на известняках Европейского Северо-Востока России // Экология. 2013а. № 4. С. 254–262.

Тетерюк Л.В., Елсаков В.В., Лаптева Е.М. Роль рельефа в формировании терморежима и биоразнообразия реликтовых экосистем на известняках Европейского Северо-Востока России // Экология. 2012. № 6. С. 410–416.

Тетерюк Л.В., Пылина Я.И., Чадин И.Ф. и др. Генетическое разнообразие *Gymnadenia conopsea* (Orhidaceae) на известняках европейского северо-востока России // Хромосомы и эволюция: Матер. докл. VII конф. по кариологии, кариосистематике и молекулярной филогении и II школы-симпозиума молодых ученых пам. Г.А. Левитского «Хромосомы и эволюция». Санкт-Петербург, 2013б. С. 111–112.

Тетерюк Л.В., Пылина Я.И., Чадин И.Ф. и др. Генетическая дифференциация *Gymnadenia conopsea* (Orhidaceae) на известняках Европейского Северо-Востока России // Охрана и культивирование орхидей: Матер. докл. X междунар. науч.-практ. конф. Минск, 2015. С. 240–243.

Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. 215 с.

Ценопопуляции растений: Развитие и взаимоотношения. М.: Наука, 1977. 183 с.

Червона книга України. Рослинний світ / За ред. Я.П. Дідуха. Київ.: Глобалконсалтинг, 2009. 900 с.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.

Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Шнеер В.С., Коцеруба В.В. Криптические виды растений и их выявление по генетической дифференциации популяций // Экологическая генетика. 2014 Т. 12. № 3. С.12–31.

Adams R. P., Morris J. A., Pandey R. N., Schwarzbach A. E. Cryptic speciation between *Juniperus deltoides* and *Juniperus oxycedrus* (Cupressaceae) in the Mediterranean // Biochem. Syst. Ecol. 2005. V. 33. P. 771–787.

Arbeitskreise Heimische Orchideen (Hrsg.): Die Orchideen Deutschlands. Uhlstädt-Kirchhasel, 2005. 800 p.

Bateman R.M., Rudall P.J. Evolutionary and Morphometric Implications of Morphological Variation Among Flowers Within an Inflorescence: A Case–Study Using European Orchids // Annals of Botany. 2006. V. 98. P. 975–993.

Bateman R.M., Rudall P.J., James K.E. Phylogenetic context, generic affinities and evolutionary origin of the enigmatic Balkan orchid *Gymnadenia frivaldii* Hampe ex Griseb. // Taxon. 2006. V. 55. № 1. P. 107–118.

Britton M.N., Hedderson T.A., Verboom A. G. Topography as a driver of cryptic speciation in the high-elevation cape sedge *Tetraria triangularis* (Boeck.) C. B. Clarke (Cyperaceae: Schoeneae) // Mol. Phylogenet. Evol. 2014. № 77. P. 96–109.

Dworschak W. Gliederung der verschiedenen Erscheinungsformen der Mucken–Handelwurz in Sudbayern. Hildesheim, 2002. 159 p.

Gustafsson S., Lonn M. Genetic differentiation and habitat preference of flowering-time variants within *Gymnadenia conopsea* // Heredity. 2003. № 91. P. 284–292.

Gustafsson S., Sjögren-Gulve P. Genetic diversity in the rare orchid *Gymnadenia odoratissima* and a comparison with the more common congener *G. conopsea* // Conser. Gen. 2002. № 3. P. 225–234.

Jersakova J., Castro S., Sonk N. et al. Absence of pollinator-mediated premating barriers in mixed-ploidy populations of *Gymnadenia conopsea* s.l. (Orchidaceae) // Evol. Ecol. 2010. № 24. P. 1199–1218.

Marhold K., Jongepierova I., Krahulcova A. Morphological and karyological differ-entiation of *Gymnadenia densiflora* and *G. conopsea* in the Czech Republic and Slovakia // Preslia. 2005. V. 77. P. 159–176.

Mosyakin S.L., Fedorchuk M.M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. Kiev: M.G. Kholodny Institute of Botany, 1999. 345 p.

Vakhrameeva M.G., Tatarenko I.V., Varlygina T.I. et al. Orchids of Russia and adjacent countries (within the borders of the former USSR) / Liechtenstein: A.R.G. Gantner Verlag Ruggell, 2008. 690 p.

Prochazka F., Velisek V. Orchideje Nasi Prirody. Praha: Academia, 1983. 246 p.

Soliva M., Widmer A. Genetic and floral divergence among sympatric populations of *Gymnadenia conopsea* s.l. (Orchidaceae) with different flowering phenology // Int. J. Plant Sci. 1999. V. 160. № 5. P. 897–905.

Stark C., Michalski G.S., Babik W. et al. Strong genetic differentiation between *Gymnadenia conopsea* and *G. densiflora* despite morphological similarity // Plant Syst. Evol. 2011. № 293. P. 213–226.

Travnichek P., Jersakova J., Kuba B. et al. Minority cytotypes in European populations of the *Gymnadenia conopsea* complex (*Orchidaceae*) greatly increase intraspecific and intrapopulation diversity // Annals of Botany. 2012. V. 110. P. 977–986.

Сравнительная характеристика суточной активности сапсана (*Falco peregrinus*) в разных природных зонах

Е.П. Выгузова [1], А.А. Соколов [2], В.А. Соколов [3], А.В. Хлопотова [4], Э. Диксон [5]

[1]*Пермский государственный национальный исследовательский университет*
[2]*Арктический научно-исследовательский стационар ИЭРиЖ УрО РАН, г. Лабытнанги*
[3]*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург*
[4]*Природный парк «Река Чусовая», г. Екатеринбург*
[5]*International Wildlife Consultants (UK) Ltd, г. Карматен*

Ключевые слова: сапсан (Falco peregrinus Tunstall, 1771*), суточная активность.*

В последние годы традиционные методы непосредственного наблюдения за животными с целью изучения их поведения в естественной среде все более вытесняются методами, связанными с использованием современных цифровых технологий, в частности автономных портативных фото- и видеорегистраторов, радиометок и т.п. В нашей работе мы использовали результаты круглосуточной видеосъемки гнезд с целью изучения суточной активности сапсана в период выкармливания птенцов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работу проводили на стационаре «Еркута», расположенном на юго-западном Ямале, в подзоне кустарниковых тундр.

Ежегодный мониторинг популяции сапсана на этой территории проводится с 1999 г. Видеосъемку проводили с 6 июля по 6 августа 2011 г. на 6 гнездах. С целью замены аккумулятора и снятия показаний гнезда навещались раз в 2–3 дня. Данные собраны при помощи камеры с инфракрасной подсветкой, портативных видеорегистраторов (LawMate PV-1000, PV-806, Тайвань), и аккумуляторов GP12B, ёмкостью около 9Ач (Хлопотова и др., 2011). Для выявления частоты приноса корма родителями птенцам разного возраста использовали метод сравнения почасовых доставок пищи (Booms, Fuller, 2003). Полученные данные анализировали отдельно для птенцов возрастом до десяти дней и старше.

Общая продолжительность съемки составила 499 ч: в первый период (возраст птенцов до 10 дней) — 221 ч, во второй период (старше 10 дней) — 278 ч.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Установлено, что длительность пребывания взрослых птиц в гнезде, по мере роста птенцов, снижается (рис. 1).

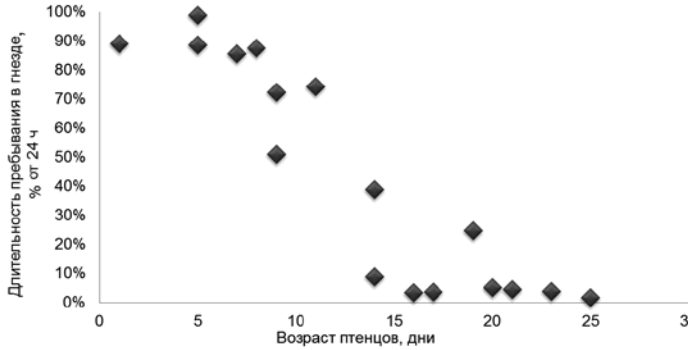

Рис. 1. Длительность пребывания взрослых птиц на гнезде в зависимости от возраста птенцов (все гнезда, n=6).

С птенцами младше десяти дней взрослые проводят от 51% до 99% времени в сутки. В этот период, самки находятся в гнезде более продолжительное время, чем самцы. При возрасте птенцов больше 14 дней, родители только приносят добычу и надолго в гнезде не задерживаются. Полученные данные согласуются с результатами для разных природных зон: птенцам в первые недели необходим обогрев в арктической зоне (Андреев, 1990), на Западном Кавказе (Тильба, Мнацеканов, 2003) и в умеренной зоне (Пермская область, устное сообщение А.И. Шепеля). Таким образом, данная биологическая особенность характерна для разных климатических условий.

При возрасте птенцов до десяти дней, самки возвращались на гнездо максимально быстро — в пределах четырёх минут после установки камеры. К птенцам старше 10–14 дней родители возвращаются на гнездо позднее, с целью накормить их.

Частота кормлений при взрослении птенцов изменяется: на птенцов возраста ≤10 дней среднее количество кормлений с расчетом пуховичок на каждый день составляет 3.3±0.2, а для тех, кто старше 10 дней, среднее количество кормлений на каждый день равняется 4.2±0.4. Птенцов младше 10 дней в 94% случаев кормит самка. Самец, в основном, передаёт добычу самке: количество кормлений самцом составило 6%. Птенцов старше 10 дней оба родителя в равной степени участвуют в кормлении (самки 55%, самцы 45%).

Анализируя суточную активность взрослых птиц, мы отметили, что максимальное количество кормлений птенцов происходит в утренние часы. Скорее всего, это связано с активностью жертв (рис. 2).

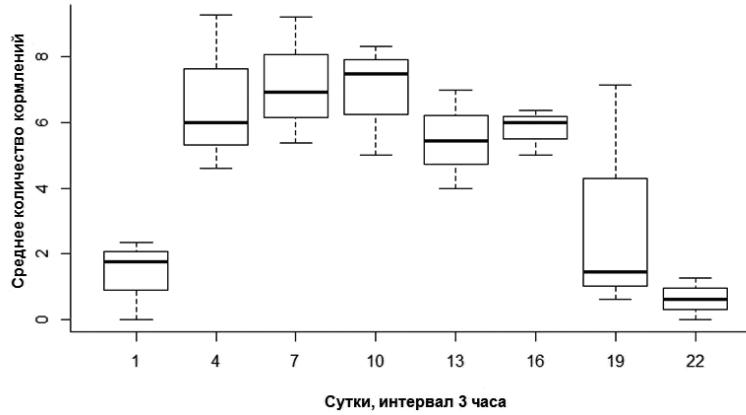

Рис. 2. Изменение количества кормлений в разное время суток, все гнезда (n=6).

По наблюдениям А.И. Шепеля в заказнике «Предуралье» (Пермская область), самец во второй половине дня реже приносил добычу в гнездо. П.А. Тильба и Р.А. Мнацеканов (2003) для Кавказа отмечают равномерное распределение кормлений на протяжении всего дня.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По имеющимся данным, пребывание на гнезде взрослых птиц уменьшается обратно пропорционально возрасту птенцов, независимо от природной зоны. Наибольшая частота кормлений, зафиксированных нами на Южном Ямале, приходится на утренние часы (7–10 ч), что характерно также для умеренной зоны (Пермская область), но не для субтропической зоны Западного Кавказа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев А.В. Экологическая энергетика арктических птенцов // Современная орнитология. М.: Наука, 1990. С. 5–21.

Тильба П.А., Мнацеканов Р.А. Экология сапсана (*Falco peregrinus brookei*) на Западном Кавказе // 80 лет Кавказскому заповеднику — путь от Великокняжеской охоты до всемирного природного наследия. Сочи: Проспект, 2003. С. 269–298.

Хлопотова А.В., Шершев М.Ю., Соколов А.А. и др. Опыт использования фото-и видеорегистраторов при изучении экологии сапсана (*Falco peregrinus calidus*) на Южном Ямале. // Дистанционные методы исследования в зоологии. Материалы научной конференции. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 108.

Booms T.L., Fuller M.R. Gyrfalcon Feeding Behavior during the Nestling Period in Central West Greenland // The Cooper Ornithological Society, 2003. V. 56. № 4. P. 341–348.

Влияние экологических условий на рацион двухцветного кожана

О.Р. Гизуллина

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: летучие мыши, питание.

На территории России, в частности на Урале, особенности трофической экологии насекомоядных рукокрылых до сих пор изучены крайне слабо (Смирнов, Вехник, 2014). В целом особенности питания животных, как правило, зависят от состояния кормовых ресурсов, которые сильно изменяются в различных условиях. При этом следует также учитывать различия, имеющиеся между отдельными биотопами, а тем более между ландшафтно-географическими зонами (Новиков, 1949). Цель настоящей работы — изучить изменения в структуре рациона летучих мышей в зависимости от различных экологических условий: географического положения местообитания колоний вида, времени кормежки и погоды. В качестве модельного объекта выбран фоновый на Урале вид — двухцветный кожан (*Vespertilio murinus* L.). Задачи исследований: 1) сравнить рационы двухцветных кожанов из Среднего Предуралья и Зауралья; 2) изучить структуру рациона в разные даты отлова с учетом погодных условий; 3) изучить изменения в структуре рациона вида с учетом времени отлова животных.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для исследований был собран на территории Свердловской обл. в двух местах, контрастных по географическому положению относительно Уральского хребта, но сходных по своему биотопическому облику. На востоке (Среднее Зауралье) — это село Скородумское, Ирбитский р-н. На западе (Среднее Предуралье) — д. Шигаево, Шалинский р-н. В Скородумском летучих мышей отлавливали 11 и 16 июля 2012 года около 4 утра. В Шигаево — 23 и 25 июля 2013 года около 4 утра, а также в 1 ночи. Для каждой даты были отмечены погодные условия в начале и конце ночи. Влажность и температуру измеряли с помощью электронного термогигрометра RST (Швеция). Для изучения рациона кожана мы использовали метод анализа остатков насекомых в экскрементах летучих мышей (Гизуллина, 2013). Остатки членистоногих определяли до отряда, а в отдельных случаях до семейства. В качестве первичных данных для выполнения статистической обработки учитывали количество

квадратов (из 14), в которых встречались остатки разных групп членистоногих на отдельном предметном стекле — пробе. Всего методом анализа экскрементов изучено 120 проб. Из них, для Скородума 40 проб (7 особей) экскрементов за 11 июля и 40 проб (2 особи) за 16 июля; для Шигаево 40 проб (6 особей). Для математической обработки данных использовали пакет программ Statistica for Windows 6.0. (Statsoft Inc.) и Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее нами было показано, что рацион двухцветного кожана состоит из следующих групп членистоногих: двукрылые (короткоусые и длинноусые), жуки, бабочки, равнокрылые (цикады и тли), клопы, ручейники, сетчатокрылые (гемеробы и златоглазки), перепончатокрылые, клещи (Гизуллина, 2013). Структура рациона кожана в Шалинском р-не представлена теми же основными группами насекомых, что и в Ирбитском р-не. Исключение составляют перепончатокрылые — в Шалинском р-не они полностью отсутствуют. Соотношение обилия пищевых групп в разных районах отличается. Мы сравнили пробы из двух районов без учета времени и даты сбора экскрементов. Значимые различия между районами обнаружены для 7 из 11 пищевых групп насекомых (7 отрядов насекомых из 8).

В связи с различием погодных условий и активности насекомых в разные даты проведения исследований, мы провели дискриминантный анализ проб из разных районов для каждой даты. Результаты показали (рис. 1), что наиболее далеки по первой оси (описывающей 87% дисперсии) друг от друга две совокупности проб из Скородумского. Наибольший вклад в эти различия вносят группы длинноусых двукрылых и цикад. Совокупность проб из Шигаево занимает промежуточное положение между ними. Вторая ось (описывает 10% дисперсии) демонстрирует отличие проб второй даты Шигаево от всех остальных. Значения этой оси коррелируют с наличием остатков бабочек.

Мы предполагаем, что высокая дисперсия (и большая ошибка среднего) проб из района Шигаево могут быть вызваны неоднородностью по времени отлова животных (сборы проб в Шигаево были сделаны в одну дату — только ночью, а в другую — в утренние и ночные часы). Поэтому мы вновь провели дискриминантный анализ, разделив пробы не только по месту и дате сбора, но и по времени отлова рукокрылых. Соответственно отделив пробы, собранные у летучих мышей, кормившихся до часу ночи, от проб, собранных у животных в предрассветные часы. Итого, получили 5 групп (рис. 2).

Теперь по первой дискриминантной функции, описывающей 74% дисперсии, разошлись пробы, собранные во вторую дату в Шигаево в разное время. Группа проб от летучих мышей, пойманных ночью, оказалась весьма близка к утренним пробам из второй даты в Скородум-

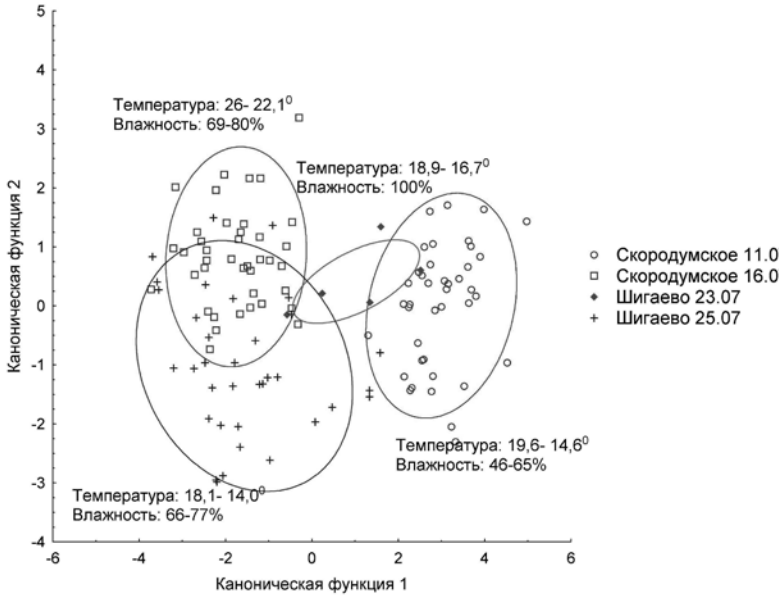

Рис. 1 Результаты дискриминантного анализа распределения выборок экскрементов за разные даты.

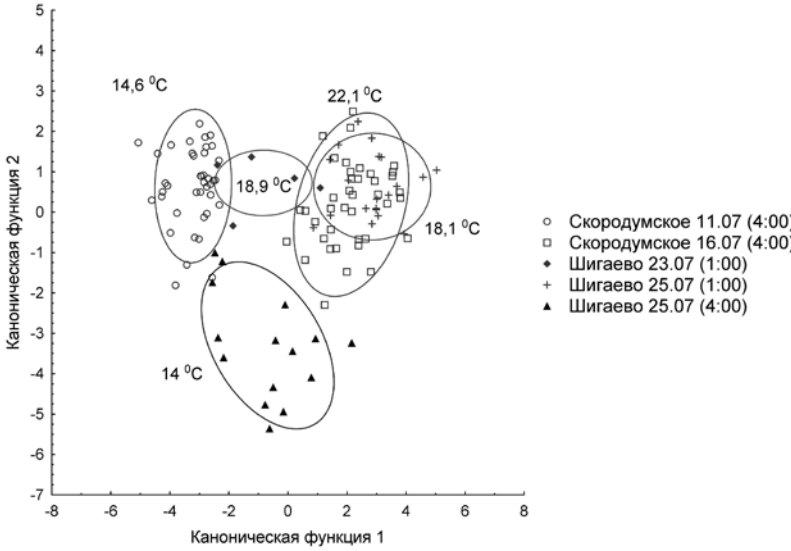

Рис.2 Результаты дискриминантного анализа распределения выборок экскрементов, собранных в разное время суток (первая и вторая дискриминантные функции, вероятность различий).

ском, что вероятно обусловлено относительно высокой температурой воздуха — в обоих случаях выше 18°С, и, соответственно, схожей активностью насекомых. Совокупность проб, собранных во вторую дату в Шигаево от особей, отловленных под утро, отличается большим разнообразием. И по второй дискриминантной функции, описывающей 19% дисперсии, эта группа отделилась от остальных проб. На основании этого можно было полагать, что изменение структуры рациона двухцветного кожана в большей степени обусловлено погодными условиями, а значит и активностью летающих насекомых в разное время суток, нежели географическим положением мест сбора экскрементов.

Однако, вопреки нашим ожиданиям, сходные низкие температуры воздуха не повлияли на сходство утренних рационов кожанов из Шигаево во вторую дату и первую дату из Скородумского. В первую дату Шигаево, когда животные были отловлены ночью, ночная температура довольно высокая (18.9° С), однако в разницу мог внести вклад дождь.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Согласно нашим данным, наибольшее влияние на структуру рациона кожана оказывают погодные условия, при которых происходит его отлов и, соответственно, питание. В меньшей степени разница рационов определяется географическим положением. Важно учитывать, что метеоусловия (в частности температура и влажность) меняются в течение суток, что непременно сказывается на быстро меняющемся составе корма рукокрылых. Наиболее значимыми группами в питании двухцветного кожана оказались двукрылые и равнокрылые, и изменения их соотношения под влиянием различных условий в наибольшей степени сказываются на структуре питания.

Благодарим коллег из лаборатории популяционной экологии и моделирования ИЭРиЖ УрО РАН за обсуждение данной работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Новиков Г.А. Полезные исследования экологии наземных позвоночных животных. М.: Советская наука, 1949. 601 с.

Смирнов Д.Г., Вехник В.П. Экология питания и дифференциация трофических ниш рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae) в пойменных экосистемах Самарской Луки // Известия РАН. Серия биологическая, 2014. № 1. С. 53–64.

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

Хронографическая изменчивость полового диморфизма черепа обыкновенной лисицы на Среднем Урале и прилегающей территории

А.М. Госьков

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: лисица, череп, половой диморфизм, хронографическая изменчивость, Урал.

ВВЕДЕНИЕ

Половой диморфизм широко распространён среди животных. У большинства млекопитающих самцы крупнее самок. Это характерно и для обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes* L., 1758). Природа полового диморфизма и определение ключевых факторов, вызывающих это явление, обсуждается многими авторами (Кораблёв и др., 2014; Fairbairn et al., 2007 и др.). Большинство исследователей сходится во мнении, что наибольшее влияние оказывает половой отбор, действующий на самцов. А вклад самок в половой диморфизм объясняют отбором на плодовитость. Также существует мнение, что половой диморфизм служит для разделения самцов и самок по разным экологическим нишам. (Lindenfors et al., 2007).

Для лисицы в литературе имеются сведения о величине полового диморфизма в разных частях ареала (Юдин, 1986; Ansorge, 1994; Lynch, 1995; Takeuchi, 2010 и др.), но нами не обнаружено данных об изменении полового диморфизма у лисицы во времени, хотя к вопросам пространственно-временной изменчивости у других видов проявляется большой интерес (Монахов, 2009; Кораблёв и др., 2014).

Цель работы — изучить характер изменения полового диморфизма размеров черепа обыкновенной лисицы обыкновенной на Среднем Урале и прилегающих территориях. Задачи: 1) описать половой диморфизм отдельных признаков черепа; 2) проанализировать величину полового диморфизма в разных возрастных группах; 3) рассмотреть изменение индекса полового диморфизма во времени.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В данной работе были использованы черепа из коллекции ИЭРиЖ УрО РАН, собранные Ю.М. Малафеевым и Н.С. Корытиным с 1976 г. по 1988 г. Всего было использовано 809 черепов лисиц с территории общей площадью около 120 тыс. км^2, которая охватывает районы Свердловской, Курганской и Тюменской областей, расположенные

на юге таежной зоны и севере лесостепной. Для каждого животного известны пол, сезон и место добычи. Возраст молодых животных определяли по относительной ширине канала клыка (Смирнов, 1959). При ширине канала более 41% животных считали сеголетками (Корытин, Ендукин, 1982), остальных относили к взрослым, возраст которых определяли по стандартной методике (Клевезаль, Клейненберг, 1967). В анализ были включены следующие признаки черепа: кондилобазальная длина, длина лицевого отдела, длина мозгового отдела, скуловая ширина, межглазничная ширина, заглазничная ширина, мастоидная ширина, высота черепа в области слуховых капсул (по: Новиков, 1956). Они были измерены при помощи штангенциркуля с точностью до 0.05 мм. Сезоны с 1976/77 г. по 1987/88 г. были последовательно пронумерованы от 1 до 12.

Межполовые различия признаков оценивали в процентах по формуле, предложенной О.Л. Россолимо и И.Я. Павлиновым (1974):

$$I_{SD} = \frac{X♂ - X♀}{X♀} \times 100,$$

где I_{SD} — индекс полового диморфизма, X♂ и X♀ — средние значения признака самцов и самок. При проверке статистических гипотез использовали 5%-ный уровень значимости. При множественных сравнениях вводилась поправка Бонферрони. Анализ данных выполнен в пакете программ Statistica 10 (StatSoft Inc., 2011).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Первоначально был рассчитан индекс полового диморфизма по всем изучаемым признакам у взрослых животных (245 экз.). Минимальное значение I_{SD}=–0.03 было выявлено для заглазничной ширины (t=–0.04, p=0.97). По остальным признакам I_{SD} составил 2.8% — 6.4%. Наибольшие различия между половыми группами выявлены по межглазничной ширине, длине лицевого отдела, скуловой ширине и кондилобазальной длине.

По результатам определения возраста нами было выделено 5 возрастных групп. В первую группу были включены все сеголетки, со второй по четвертую — в соответствии с возрастом (1+ — 3+), в последней группе были объединены животные старше четырёх лет (см. таблицу).

Сравнение всех признаков самцов и самок во всех пяти возрастных группах с помощью t-критерия показало, что в первых четырёх возрастных группах величины всех признаков у самцов за исключением заглазничной ширины черепа статистически значимо превышают таковые у самок при уровне значимости p<0.001 (после введения поправки Бонферрони). В пятой возрастной группе только кондилобазальная длина, длина лицевого отдела и скуловая ширина значимо больше у самцов. При рассмотрении изменения I_{SD} с возрастом было

Таблица. Половая и возрастная структура выборки

Возрастные группы	1	2	3	4	5					Общий итог
Пол\Возраст	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	
Самки	218	46	29	26	5	5	2	1	1	333
Самцы	346	58	40	15	7	3	4	3		476
Общий итог	564	104	69	41	12	8	6	4	1	809

выявлено, что по всем признакам индекс увеличивается до трех лет, после продолжает заметно увеличиваться по кондилобазальной длине и более всего — по межглазничной ширине. Половой диморфизм по остальным признакам после трёхлетнего возраста снижается. Причина этого явления остается неясной.

Для анализа хронографической изменчивости полового диморфизма были рассчитаны средние значения I_{SD} за каждый сезон (см. рисунок). Изменение I_{SD} во времени не обнаруживает линейного характера изменчивости, хотя имеется слабая тенденция к увеличению межполовых различий.

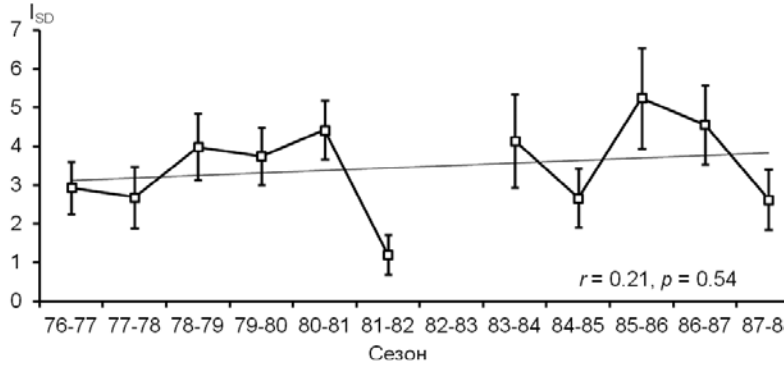

Рисунок. Изменение индекса полового диморфизма (M±SE) за исследуемый период. Линия — линейный тренд (r — коэффициент линейной корреляции, p — достигнутый уровень значимости).

ВЫВОДЫ

Половой диморфизм черепа обыкновенной лисицы на исследуемой территории в целом соответствует таковому в других частях ареала. Интересной особенностью является переломный момент у

трёхлетних зверей, после которого по большинству признаков межполовые различия начинают уменьшаться. Повторим, что причина этого явления остаётся неясной.

За двенадцатилетний период отмечены значительные колебания индекса полового диморфизма, что может свидетельствовать о различной реакции самцов и самок на изменения условий окружающей среды. Кроме того, эти различия могут определяться поведением молодых животных в период кормления родителями при общем недостатке кормов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Кораблёв П.Н., Кораблёв Н.П., Кораблёв М.П. Векторы влияния основных факторов на степень выраженности полового диморфизма краниометрических признаков у млекопитающих // Успехи современной биологии. 2014. Т. 134. № 1. С. 73–80.

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

Монахов В.Г. Изменчив ли половой диморфизм? Факты по приуральским видам рода Martes // Известия РАН. Серия биологическая. 2009. Т. 1. С. 55–63.

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

Россолимо О.Л., Павлинов И.Я. Половые различия в развитии, размерах и пропорциях черепа лесной куницы *Martes martes* L. (Mammalia, Mustelidae) // Бюллетень московского общества испытателей природы. 1974. Т. 79. № 6. С. 23–35.

Смирнов В.С. Определение возраста и возрастная структура популяции песца на Ямале // Тр. Салехард. стационара УФАН СССР. Тюмень, 1959. С. 220–238.

Юдин В.Г. Лисица Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. 284 с.

Ansorge H. Intrapopular skull variability in the red fox, *Vulpes vulpes* (Mammalia: Carnivora: Canidae) // Zool. Abhandlungen. 1994. V. 48. № 6. P. 103–123.

Fairbairn D.J., Blanckenhorn W.U., Szekely T. Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism. New York: Oxford University Press, 2007. 277 p.

Lindenfors P., Gittleman J. l, Jones K.E. Sexual size dimorphism in mammals // Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism. New York: Oxford University Press, 2007. P. 19–26.

Lynch J.M. Sexual dimorphism in cranial size and shape among red foxes *Vulpes vulpes* from North-East Ireland // Biol. Environ. Proc. R. Irish Acad. 1995. V. 96. № 1. P. 21–26.

Takeuchi M. Sexual Dimorphism and Relative Growth of Body Size in the Japanese Red Fox *Vulpes vulpes japonica* // Mammal Study. 2010. V. 35. № 2. P. 125–131.

Зимовка рукокрылых в штольнях у поселка Слюдорудник (Кыштымский городской округ, Челябинская область)

Е.В. Девятова
Челябинский государственный педагогический университет

Ключевые слова: термопреференция, зимовка рукокрылых, Слюдорудник.

В Челябинской области отмечено 13 видов летучих мышей, зимует из которых 8, а 6 (из 8) из них занесены в региональную Красную Книгу. Пространственное распределение рукокрылых на местах зимовок ещё недостаточно изучено — неизвестно, чем руководствуются летучие мыши при выборе мест зимовок, какие факторы являются определяющими и лимитирующими в это сложное время, что позволяет им выжить в неблагоприятных условиях?

Цель работы — изучить условия зимовки рукокрылых в искусственных подземных сооружениях.

Задачи: 1) исследовать пространственное распределение рукокрылых в штольне (высота относительно пола, особенности размещения, расстояние от входа), изучить физические параметры среды (влажность, температура воздуха и субстрата) у каждой особи или их скопления; 2) обработать данные мониторинга за 2009, 2012 гг. и собственные данные (за 2013 — 2016 гг.) и сравнить их между собой; 3) выявить закономерности выбора мест зимовки.

Гипотеза исследования: 1) пространственное распределение рукокрылых не случайно, а имеет закономерности, позволяющие им выживать; 2) в связи с частым посещением штолен людьми возрастает вероятность неуспешной зимовки.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Мониторинг зимовок рукокрылых проводили в штольнях у поселка Слюдорудник (Кыштымский городской округ, Челябинская область) в 2009, 2012–2016 годы. Минимальная температура воздуха в штольнях, зафиксированная во время исследований, составляла -8.1°С, максимальная — +8.3°С; влажность воздуха — 50.5–100% (табл. 1). Пол в штольне в зимнее время местами покрыт льдом, местами — открытой водой. Штольня имеет общую протяженность около 750 м, состоит из трех ярусов. На проложенных в горной породе ходах с гладкими стенами одними из основных видов укрытий для рукокрылых являются естественные трещины и шпуры (искусственные цилиндрические углубления разной глубины диаметром около 5 см).

Температуру и влажность воздуха измеряли термогигрометрами-регистраторами CENTER-314 (диапазон измерений -200 — +1370°С, разрешение 0.1°С погрешность 0.7°С), CENTER-315 (диапазон измерений -20 — +60°С, разрешение 0.1°С, погрешность 0.7°С, влажность 0 — 100%, разрешение 0.1%, погрешность 2.5%), температуру поверхностей — бесконтактными термометрами UT303C и контактным термометром FLUKE-54-II.

Высоту положения летучих мышей измеряли лазерным дальномером BOSCH GLM-80 (диапазон измерений: 0.05–80 м; точность измерений: ±1.5 мм; цена деления: 0.1 мм).

Положение всех найденных особей наносили на план штольни (рисунок), измеряли влажность, температуру воздуха и субстрата на месте зимовки летучих мышей или их скоплений, определяли вид, записывали высоту и положение рукокрылых. Численность учтенных рукокрылых: в 2009 г. — 82 особи, в 2012 г. — 104 особи, в 2013 г. — 86 особей, 2014 г. — 136 особей, 2015 г. — 78 особей, 2016 г. — 111 особей (табл. 2). Отдельно собирали и учитывали погибших летучих мышей (табл. 3), фиксировали встречи с активными или окольцованными экземплярами.

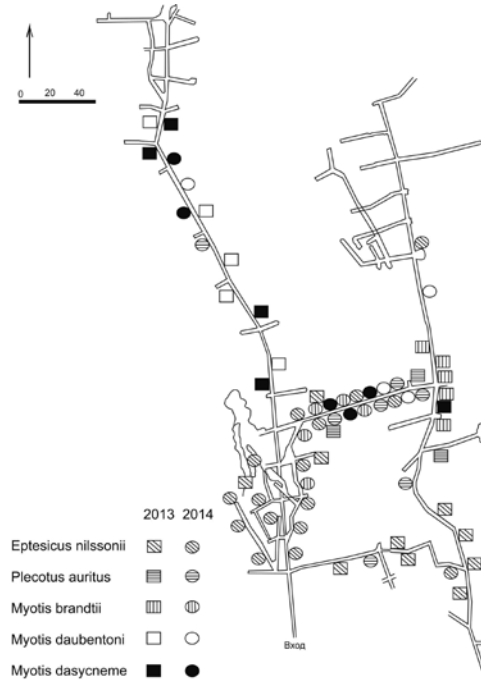

Рисунок. Распределение рукокрылых в штольне.

Таблица 1. Физические параметры среды зимовки рукокрылых за 2009,* 2012, 2013, 2014, 2015, 2016 гг.

№	Вид	Температура воздуха, °С			Температура поверхности, С			Влажность,%
		Мин.	Макс.	Сред.	Мин.	Макс.	Сред.	
1	*Eptesicus nilssonii*	-8.1	6.0	0.6	-12.8	3	-6.5	50.5–100
2	*Plecotus auritus*	-1.8	7.5	3.09	-8.7	1.7	-3.02	54–100
3	*Myotis brandtii*	0.1	8.3	2.7	-6.9	1.9	-4.75	78.8–100
4	*Myotis daubentoni*	1.1	8.1	4.3	-6.8	1.7	-1.75	88.3–100
5	*Myotis dasycneme*	-1.9	8.1	2.95	-6.3	1.5	-4	91.1–100

** Данные за 2011 год отсутствуют.*

Таблица 2. Численность рукокрылых за 2009, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016 гг.

Год	Вид					Всего
	Eptesicus nilssonii	*Plecotus auritus*	*Myotis brandtii*	*Myotis dasycneme*	*Myotis daubentonii*	
2009	55 (67%)	5 (6%)	16 (19.5%)	5 (6%)	1 (1.2%)	82
2012	45 (43.2%)	12 (11.5%)	33 (31.7%)	9 (8.6%)	12 (11.5%)	104
2013	44 (51.1%)	9 (10.4%)	18 (20.9%)	8 (9.3%)	7 (8.1%)	86
2014	74 (54.4%)	39 (28.6%)	9 (6.6%)	8 (5.8%)	6 (4.4%)	136
2015	32 (41%)	11 (14%)	15 (19%)	7 (8%)	13 (16%)	78
2016	76 (68.5%)	10 (9%)	8 (7%)	4 (3.6%)	13 (11.7%)	111

РЕЗУЛЬТАТЫ

Данные, приведенные ниже, были получены в результате изучения штолен за 2009, 2012–2016 гг.

Северный кожанок, *Eptesicus nilssonii* (Keyserling, Blasius, 1839) Самый холодоустойчивый вид, начинает встречаться в зоне перехода температур, при минимальной температуре воздуха -8.1°С, максимальная температура +6.0°С, средняя температура +0.6°С. Зимует в самом широком диапазоне температур воздуха. Минимальная температура субстрата, при которой он встречается — -12.8°С, максимальная — +3.0°С, средняя — -6.5°С (см. табл. 1).

Это самый массовый вид, зимующий в штольнях (см. табл. 2). Большая часть обнаруженных погибших особей также относится к этому виду. Они обнаружены как в наименее благоприятной, привходовой части штолен, отличающейся нестабильными низкими температурами, так и в отдаленных частях штолен, не посещаемых людьми из-за обводнённости или завалов. Северный кожанок селится как группами, так и одиночно (см табл. 4).

Таблица 3. Таблица смертности рукокрылых за 2012, 2013, 2014, 2015 гг.

Год	Вид															Кол-во всех найденных особей рукокрылых
	Eptesicus nilssonii			*Plecotus auritus*			*Myotis brandtii*			*Myotis dasycneme*			*Myotis daubentonii*			
	Кол-во	% от общего числа особей этого вида	% от общего числа особей всех видов	Кол-во	% от числа особей этого вида	% от числа особей всех видов	Кол-во	% от общего числа особей этого вида	%от общего числа особей всех видов	Кол-во	%от общего числа особей этого вида	% от общего числа особей всех видов	Кол-во	% от общего числа особей этого вида	%от общего числа особей всех видов	
2012	11	24.4	10.5	3	25	2.8	-	-	-	1	11.1	0.9	-	-	-	14
2013	4	9	4.6	2	22.2	2.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6
2014	2	2.7	1.4	2	5.1	1.4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
2015	1	3.1	1.2	1	9.09	1.2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2

Бурый ушан, *Plecotus auritus* (Linnaeus, 1758) является следующим по холодоустойчивости после северного кожанка. Он встречается при температурах воздуха от -1.8°Сдо +7.5°С (средняя — +3.1°С) и субстрата — от -8.7°С до +1.7°С (средняя — -3.0°С). Если в 2009, 2012–13 гг. ушан встречался исключительно отдельно, то в 2014–16 гг. мы обнаружили, что он может встречаться с группами особей других видов в шпурах.

Ночница Брандта, *Myotis brandtii* (Eversmann, 1845). Зимует при температурах воздуха от +0.1°Сдо +8.3°С (средняя — 2.7°С) и температурах субстрата от -6.9°С до +1.9°С (средняя — -4.75°С). Ночница Брандта чаще всего располагалась в шпурах или щелях на потолке. До 2014 г. этот вид встречался в группах только своего вида, а в 2014 г. отмечен и в смешанных группах. Относительная численность составляла 19.5% — 31.7%, в 2014 г. мы наблюдали ее резкое уменьшение до 6.6% (табл. 2).

Водяная ночница, *Myotis daubentoni* (Kuhl, 1819) зимует при температуре воздуха: минимальной +1.1°С, максимальной +8.1°С и средней +4.3°С; температуре субстрата: минимальной -6.8°С, макси-

Таблица 4. Данные о зимовках летучих мышей группами

Год	№ группы	Видовой состав	Температура воздуха,°С	Влажность воздуха,%	Температура поверхности,°С
2009	1	*Eptesicus nilssonii (2)*	-3.7	90.4	-10.7
	2	*Myoti sbrandtii (3)*	4.2	100	-2.1
	3	*Myotis brandtii (2)*	6.7	92	1.1
	4	*Eptesicus nilssonii (2)*	3.6	75.6	-8.2
	5	*Eptesicus nilssonii (2)*	2.4	76.8	-8.9
	6	*Eptesicus nilssonii (7)*	1.1	90.3	-7
2012	7	*Eptesicus nilssonii (2)*	2.7	65.1	-7.5
	8	*Myotis brandtii (2)*	5.8	89.8	-3.8
	9	*Myotis brandtii (2)*	6.7	98.3	-0.4
	10	*Eptesicus nilssonii (2)*			-8.2
	11	*Myotis brandtii (14)*			-6.7
	12	*Myotis brandtii (6)*			-4.3
	13	*Myotis brandtii (3)*			-3.7
	14	*Myotis brandtii (2)*			-4.2
	15	*Eptesicus nilssonii (2)*			-7.1
2013	16	*Eptesicus nilssonii (3)*	4.4	100	-3.9
	17	*Myotis daubentoni (2)*	5.7	100	-3.3
	18	*Eptesicus nilssonii (2)*	2.6	100	-3.7
	19	*Eptesicus nilssonii (3)*	1.2	100	-7.4
	20	*Plecotus auritus (2)*	0.7	100	-6.4
	21	*Myotis brandtii (5)*	3.3	100	-5
2014	22	*Eptesicus nilssonii (3)*	1.6	50.5	-7.1
	23	*Eptesicus nilssonii (5)*	1.5	100	-5.5
	24	*Plecotus auritus* *Eptesicus nilssonii (3)*	2.4	100	-4.6
	25	*Eptesicus nilssonii (3)* *Myotis dasycneme* *Myotis daubentonii*	2.4	100	-4.6
	26	*Myotis daubentonii (2)* *Myotis dasycneme*	2.4	-4.6	100
	27	*Eptesicus nilssonii (3)*	2.9	100	-5
	28	*Eptesicus nilssonii (5)*	1.9	100	-5.7
	29	*Eptesicus nilssonii(3)*	1.6	100	-6.1

Окончание таблицы 4. Данные о зимовках летучих мышей группами

Год	№ группы	Видовой состав	Температура воздуха,°С	Влажность воздуха,%	Температура поверхности,°С
2015	30	*Eptesicus nilssoni (2)*	-01	58	-8.1
	31	*Eptesicus nilssoni (2)*	-0.3	64	-8.4
	32	*Myotis dasycneme Plecotus auritus*	1.8	100	-6.3
	33	*Eptesicus nilssoni (2)*	3.6	100	-4.6
	34	*Myotis dasycneme* (2)	4.1	100	-4.5
	35	*Eptesicus nilssoni (5)*	4.1	100	-3.9
	36	*Myotis brandtii (2)*	4.1	100	-4.3
	37	*Myotis brandtii (4)*	4.3	100	-4
	38	*Myotis dasycneme* (2)	4.5	100	-4
	39	*Eptesicus nilssoni (2)*	3.7	100	-3.2
	40	*Eptesicus nilssoni (3)*	3.6	100	-4.6
2016	41	*Eptesicus nilssoni (4)*	-5.6	100	-9
	42	*Eptesicus nilssoni (2)*	-5.1	100	-9
	43	*Eptesicus nilssoni (11)*	2.4	100	-5
	44	*Eptesicus nilssoni (5)*	1.1	100	-5
	45	*Myotis daubentonii (2)*	1.1	100	-5
	46	*Myotis dasycneme (*2)	1.8	100	-4.9
	47	*Eptesicus nilssoni (2)*	1.7	100	-5
	48	*Eptesicus nilssonii Plecotus auritus*	1.7	100	-5.3
	49	*Eptesicus nilssoni (2)*	1.6	100	-5.4
	50	*Eptesicus nilssoni (3)*	1.6	100	-5.5
	51	*Eptesicus nilssoni (6)*	1.4	100	-5.9
	52	*Eptesicus nilssonii Plecotus auritus*	1.4	100	-5.7
	53	*Myotis brandtii (5)*	2.1	100	-5.7
	54	*Eptesicus nilssonii (2)*	*1.4*	100	-5.8
	55	*Eptesicus nilssonii (3)*	1.3	100	-5.5

мальной +1.7°С и средней -1.8°С. Этот вид селился и открыто, и скрыто. В 2014 году водяную ночницу отметили в группе с особями других видов. Численность 1.2% — 16%.

Прудовая ночница, *Myotis dasycneme* (Boie, 1825) зимует при температуре воздуха от -1.9°Сдо +8.1°С (средняя — +3.0°С) и температу-

ре субстрата от -6.3°С до +1.5°С (средняя — -4.0°С). Этот вид селился в шпурах и щелях. В смешанных группах прудовая ночница, обычно, не встречалась, но в 2014 году отмечен факт зимовки в группе с водяными ночницами. Численность вида остаётся стабильной.

На втором месте по численности, после северного кожанка, — ночница Брандта и бурый ушан, так же обитающие в достаточно широком диапазоне температур. Прудовая и водяная ночницы встречаются в узком диапазоне, и малочисленны.

При обработке данных мы заметили, что не вся штольня одинаково заселена. Так, в привходной части штольни, в связи сильными колебаниями температуры, селятся эвритермные виды, такие как северный кожанок, а в глубине, в наиболее стабильных условиях, селятся стенотермные виды (виды способные обитать лишь в узком температурном градиенте, образованном на определённом участке территории, например прудовая ночница).

Всего, за 6 лет нами было обнаружено 55 групп летучих мышей (см. табл. 4), среди них отмечены как и моно- и поливидовые группы от 2 до 14 особей, при этом большую часть составляют небольшие группы (от 2 до 4 особей).

Между зимними сезонами 2013 и 2014 гг. произошло проседание грунта в районе штолен, что повлекло за собой изменение климатических условий. В первую очередь, они коснулись зоны перехода и участка расположенного близко к склону горы Слюдяная. В результате, довольно значительный участок ранее отличавшийся высокими температурами, стал значительно холоднее (температура воздуха 1.2 — 3.9°С, субстрата — -6.2 — -4.6°С), и более благоприятным для успешной зимовки водяной ночницы и прудовой ночницы, что повлекло изменение пространственного распределения рукокрылых.

ВЫВОДЫ

В штольнях у пос. Слюдорудник (Кыштымский городской округ, Челябинская область) обнаружено 6 видов рукокрылых, список приведен по термопреференции (от низких к высоким температурам): *Eptesicus nilssonii, Plecotus auritus, Myotis brandtii, Myotis daubentonii, Myotis dasycneme*. Доминирует по численности — *Eptesicus nilssoni*, он же обладает наименее выраженной термопреференцией, субдоминанты *Plecotus auritus* и *Myotis brandtii*, а *Myotis dasycneme* — самый малочисленный. Самая высокая смертность отмечена у *Eptesicus nilssonii* — 10.5% (2012 г.), у остальных видов смертность значительно ниже (см. табл. 3). Основная часть погибших летучих мышей обнаружена в зонах, наиболее посещаемых людьми. На основании этого факта мы предположили, что рекреация негативно влияет на рукокрылых при зимовке. Рукокрылые в изученных штольнях зимуют как одиночно,

так и моно-, и поливидовыми группами от 2 до 14 особей, при этом большую часть составляют небольшие группы (2–4 особи). Между зимними сезонами 2013–2014 гг. произошел провал грунта в районе штолен и изменился температурный режим. При этом изменилось распределение рукокрылых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ильин В.Ю., Смирнов Д.Г., Яняева Н.М. Влияние антропогенного фактора на рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae) Поволжья // Экология. 2003. № 2. С. 134–139

Орлов О.Л. Зимовки рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) в пещерах Свердловской области и их охрана // Современные проблемы экологии, микробиологии и иммунологии: Тез. докл. регион. молодеж. конф. Пермь, 1999 г. С. 50–51.

Фитофильные макробеспозвоночные устьевых областей малых рек Удмуртской Республики (на примере рек Березовки и Пазелинки)

И.А. Каргапольцева
Удмуртский госуниверситет, г. Ижевск

Ключевые слова: фитофильная фауна, зоофитос, Удмуртская Республика.

ВВЕДЕНИЕ

В литоральной зоне развивается группировка беспозвоночных, связанная с высшей водной растительностью. Ю. Одум (1975) и другие зарубежные гидробиологи, животное население, связанное с макрофитами относят к перифитону. В отечественной гидробиологии эта экологическая группировка известна как фауна зарослей или зоофитос (Ляхнович, 1965; Зимбалевская, 1981).

В настоящее время существует множество публикаций, посвященных населению зарослей макрофитов, в которых рассматривается в основном таксономический состав беспозвоночных без выявления их количественных показателей и описания структурных характеристик сообществ. Исследование фауны фитофильных макробеспозвоночных устьевых областей малых рек Удмуртии проводилось впервые. Цель работы — изучить сообщества фитофильных макробеспозвоночных устьевых областей малых рек Березовки и Пазелинки. Были поставлены следующие задачи: 1) Описать синтаксономическую структуру и показать особенности растительности устьевых областей малых рек (на примере рек Березовки и Пазелинки); 2) Выявить видовой состав и доминирующие виды комплексов фитофильных макробеспозвоночных сообществ макрофитов; 3) Оценить количественные показатели макробеспозвоночных, входящих в различные синтаксоны водной и прибрежно-водной растительности; 4) Установить зависимость структурно-функциональных характеристик сообществ фитофильных макробеспозвоночных от характера растительности.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор полевого материала проводили в вегетационный период с 2002–2010 гг. на акваториях устьевых областей малых рек Березовки и Пазелинки.

Река Березовка берет начало в лесном массиве в 1 км севернее урочища «Трудовая пчела» Воткинского района Удмуртской Республики. Длина реки — 8 км, средний уклон 7.4 м/км, площадь водосбора 25.3 км^2. Водосбор в значительной степени залесен (около 80%). Исходя из модуля стока, её средний годовой расход составляет 0.139 м^3/с. Устьевая область реки Березовки представляет собой водоем, вытянутый с юго-запада на северо-восток на протяжении 600 м. Площадь устьевой области составляет — 0.127 км^2. Средняя глубина устьевой области 1.2 м, максимальная — 1.9 м (в нижней русловой части).

Река Пазелинка берет начало в Индустриальном районе г. Ижевска, в лесистой местности. Общая протяженность реки составляет около 10 км. Средний участок реки протекает через лиственный лес, глубина воды здесь достигает 0.5 м, прозрачность 100%, грунт преимущественно илистый. Нижняя часть русла реки самая полноводная. Здесь Пазелинка, сливаясь с р. Игерманкой, впадает в Ижевское водохранилище, глубина реки достигает 2.5 м, ширина русла — до 6 м, грунт — илисто-песчаный. Площадь устьевой области р. Пазелинки составляет 0.17 км^2. Вдоль берегов тянутся сплавины.

Изучение растительного покрова устьевой области р. Березовки проводили с июня по август в 2002, 2007 и 2009 гг. (Капитонова, Мельников, 2003; Капитонова и др., 2011), р. Пазелинки — с июня по август 2010 г.

В ходе исследования отобрали 320 количественных и 40 качественных проб фитофильных макробеспозвоночных в 76 ассоциациях макрофитов. Пробы отбирали гидробиологическим скребком и зарослечерпателем в модификации Жгаревой Н.Н.

Классификацию водной и прибрежно-водной растительности провели в соответствии с доминантно-детерминантным подходом В.Г. Папченкова (2003). Для создания карты зарастания устьевых областей рек Березовки и Пазелинки использовали программу MapInfo Professional 10.0 SCP. На основе карт высшей водной растительности вычислили площадь зарастания устьевых областей и площади отдельных сообществ. Степень зарастания определили согласно классам В.Г. Папченкова (2003).

Численность и биомасса организмов макрозоофитоса рассчитывали на 1 кг сырой массы растений. Для выявления специфичности формаций водных и прибрежно-водных растений и оценки избирательности видов беспозвоночных при выборе ими местообитаний рассчитывали степень биотопической приуроченности (Песенко, 1982). Для характеристики степени сходства видового состава макробеспозвоночных сообществ макрофитов на разных станциях вычисляли коэффициент Съеренсена.

Статистическая обработка данных проводили с использованием пакета программ STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc., 2006).

Проективное покрытие макрофитов ранжировали по баллам: 1 — < 10%, 2 — 10–30%, 3 — 31–50%, 4 — 51–70%, 5 — 70–90%, 6 — 90–100%. Ранжирование видов макрофитов по степени расчленения листовой пластинки представлено в табл. 1.

Таблица 1. Ранжирование видов макрофитов по степени расчленения листовой пластинки

Степень расчленения листовой пластинки	Ранг
Слабая (кувшинковые, водокрас, высокотравные гелофиты; низкотравные гелофиты (не погруженные формы))	1
Средняя (крупнолистные рдесты, погруженные формы стрелолиста)	2
Умеренно сильная (мелколистные рдесты, болотник обоеполый, элодея канадская, рясковые)	3
Сильная (роголистник, уруть, пузырчатка)	4

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Растительность устьевых областей малых рек Березовки и Пазелинки.

Растительность устьевой области р. Березовки представлена 53 ассоциациями, объединенными в 30 формаций из 2 типов растительности. Наибольшим разнообразием по числу синтаксонов отличается настоящая водная растительность, включающая 24 ассоциации. Учитывая небольшую площадь акватории устья, это свидетельствует о весьма благоприятных условиях для развития гидрофитов, чему способствует небольшая глубина, достаточно высокая степень защиты от волнобоя высокими укрепленными берегами и хорошо развитым поясом высокотравных гелофитов.

Площадь зарастания устьевой области составляет около 95% (табл. 2). По классификации В.Г. Папченкова устьевая область является сильно заросшей. Тип зарастания сплошной. Присутствуют процессы прорастания, нарастания, зарастания. Последние два являются преобладающими в устьевой области р. Березовки. Наибольшие площади на акватории устьевой области реки занимают сообщества: *Lemno-Nymphaeetum borealis*, *N. borealis*, *Nupharetum spenneriana*, *Elodeetum candensis*, *Callitrichetum hermaphroditicae*.

Растительность устьевой области р. Пазелинки представлена 23 ассоциациями, относящимися к 16 формациям из 1 типа растительности. Наибольшим разнообразием по числу синтаксонов отлича-

ется настоящая водная растительность, включающая 15 ассоциаций (62.5% от общего числа), которые входят в 10 формаций.

Устьевая область р. Пазелинки характеризуется поясным расположением фитоценозов, что присуще водным объектам с замедленным движением вод (Папченков, 2003). Выделяются пояса погруженной и плавающей водной растительности, низких и высоких прибрежно-водных растений. Площадь зарастания составляет 70 544 м^2 — 41.5% от площади устья (табл. 2). По классификации В.Г. Папченкова устьевая область является сильно заросшей. Тип зарастания сплошной. Присутствуют процессы нарастания, зарастания. Наибольшие площади на акватории устья р. Пазелинки занимают сообщества пояса плавающей водной растительности. Преобладают сообщества *Lemno-Nupharetum luteae*, *Lemno-Nymphaeetum candidae*, *Nupharetum luteae*, *Lemno-Ceratophylletum demersi*, *Lemno-Potamogetonetum natantis*.

При изучении флоры устьевого участка р. Пазелинки была обнаружена макроводоросль — *Aegagropila linnaei* Kutzing, 1843, ранее на территории Удмуртии не регистрировавшаяся (Чемерис и др., 2014).

Таблица 2. Особенности зарастания устьевых областей малых рек

Область	Площадь устьевой области, км^2	Площадь зарослей, м^2 (%)	Классы формаций (кол-во)	Преобладающий по площади пояс растительности, м
Устье реки Березовки	0.127	120001 (95)	5	Пояс погруженной водной растительности — 46 375
Устье реки Пазелинки	0.17	70 544 (41.5)	2	Пояс плавающей водной растительности — 36 313

Фитофильные макробеспозвоночные. За период исследования обнаружили 394 вида и таксона более высокого ранга водных фитофильных макробеспозвоночных из 82 семейств, 19 отрядов, 7 классов, 3 типов. По числу видов доминируют двукрылые — 120 видов (31%), жуки — 94 вида (24%), брюхоногие моллюски — 36 видов (9%), клопы — 33 вида (8%).

Из двукрылых наибольшим видовым богатством отличается семейство Chironomidae, представленное 72 видами. Наиболее распространенными среди личинок комаров-звонцов являются следующие виды: *Ablabesmyia phatta* Eggert, 1863, *Chironomus plumosus* Linnaeus, 1758, *Endochironomus albipennis* Meigen, 1830, *Endochironomus tendens* Fabricius, 1775, *Glyptotendipes glaucus* Meigen, 1818, *Parachironomus biannulatus* Staeger, 1939, *Paratanytarsus austriacus* Kieffer, 1924, *Cricotopus sylvestris*.

Среди жуков доминирует семейство Dytiscidae, которое представлено 42 видами. Обычными видами являются — *Acilius sulcatus* L., 1758, *Acilius canaliculatus* Nicola, 1822, *Laccophilus hyalinus* De Geer, 1774, *Agabus fuscipennis* Paykull, 1798, *Hyphydrus ovatus* L., 1761, *Suphrodytes dorsalis* F., 1787, *Hydroporus angustatus* Sturm, 1835.

Брюхоногие моллюски представлены 8 семействами, среди которых Lymnaeidae, Planorbidae и Valvatidae отличаются наибольшим видовым богатством.

Из водных полужесткокрылых по числу видов доминирует семейство Corixidae (17 видов). Наиболее распространенными видами из семейства Corixidae являются: *Cymatia coleoptrata* Fabricius, 1777, *Cymatia bonsdorffii* Sahlberg, 1819, *Sigara semistriata* Fieber, 1848, *Hesperocorixa sahlbergi* Fieber, 1848, *Sigara falleni* Fieber, 1848. Наименьшей встречаемостью отличаются: *Corixa dentipes* Thomson, 1869, *Sigara nigrolineata* Fieber, 1848, *Sigara limitata* Fieber, 1848, *Sigara lateralis* Leach, 1817, *Sigara fossarum* Leach, 1817.

Максимальное число видов за весь период исследования было обнаружено в устьевой области Пазелинки — 382 вида, а минимальное в устье Березовки — 317 видов.

В ходе изучения фауны устьевых областей малых рек Березовки и Пазелинки выявили 59 видов беспозвоночных, впервые указанных для территории республики, что составляет 14.9% от общего количества видов, из них 8 видов жуков (Холмогорова и др., 2014), среди которых находка *Bagous rotundicollis* Boheman, 1845 (Curculionidae) является первой на территории России, а *Nymphaea candida* J. et C. Presl. в качестве кормового растения ранее не указывалась (Дедюхин, Каргапольцева, 2014). Также обнаружено 23 новых для республики вида водных полужесткокрылых (Каргапольцев и др., 2012), 14 видов брюхоногих моллюсков (Холмогорова и др., 2012) и14 видов двукрылых.

При изучении фитофильной фауны выявлено 15 видов стенофагов (9 видов жуков из семейств Curculionidae и Chrysomelidae, 1 вид ногохвосток и 5 видов бабочек), что составляет 3.8% от общего количества видов. Наибольшее количество видов стенофагов приурочено к поясам плавающей водной и погруженной растительности. Степень биотопической приуроченности жуков является более высокой, чем у бабочек и ногохвосток, и изменяется от 0.83–0.99.

На акватории устьевых областей рек Березовки и Пазелинки степень биотопической приуроченности макробеспозвоночных возрастает в поясах плавающей водной растительности и низкотравных гелофитов. Это связано в первую очередь с приуроченностью к этим поясам видов стенофагов, а также минирующих личинок комаров-звонцов, личинок двукрылых семейств Ephydridae и Syrphidae, ручейников Hydroptilidae и личинок жуков Chrysomelidae, которые

используют аэренхиму гелофитов для дыхания и в качестве местообитания.

При сравнении фаун фитофильных макробеспозвоночных разных групп формаций устьевых областей малых рек по индексу Съеренсена выявлено наибольшее сходство между фауной погруженных укореняющихся гидрофитов и гидрофитов свободно плавающих в толще воды; фауной гидрофитов свободно плавающих в толще воды и свободно плавающих на поверхности воды листьев; фауной погруженных укореняющихся гидрофитов и фауной группы формаций низкотравных гелофитов.

По данным корреляционного анализа Спирмена обнаружено, что количество видов фитофильных макробеспозвоночных возрастает с увеличением проективного покрытия растений (r_s=0.44, n=320, p<0.001). С увеличением степени расчленения листовой пластинки макрофитов увеличивается общее количество видов макрозоофитоса (r_s=0.78, n=320, p<0.001), доля моллюсков отряда Viviparifomes (r_s=0.61, n=320, p<0.001) и доля жуков подотряда Adephaga (r_s=0.51, n=320, p<0.001), но уменьшается доля поденок семейства Caenidae (r_s= -0.34, n=320, p<0.001) и доля жуков подотряд Polyphaga (r_s= -0.39, n=320, p<0.001).

Средняя численность беспозвоночных в р. Березовки варьировала от 1373.6 до 17 341.6 экз./кг; в р. Пазелинка — от 7 854.2 до 25 463.7 экз./кг. Средняя биомасса беспозвоночных в р. Березовке изменялась от 3.8 до 25.8 г/кг; в р. Пазелинке — от 12.1 до 27.9 г/кг.

Средняя численность и биомасса организмов макрозоофитоса максимальны в группах формаций гидрофитов, свободно плавающих в толще воды и группе формаций свободно плавающих на поверхности воды гидрофитов, минимальны — в группах формаций высокотравных гелофитов, гигрогелофитной растительности, травянистой береговой растительности.

Таким образом, сообщества макрозоофитоса не являются специфичными для какой-либо ассоциации макрофитов, различия в качественном и количественном составе фитофильных макробеспозвоночных проявляются на уровне групп формаций и классов растительности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дедюхин С.В., Каргапольцева И.А. Bagous rotundicollis Boheman, 1845 (Coleoptera, Curculionidae) — новый вид жуков-долгоносиков в фауне России // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о земле. 2014. Вып. 3. С. 138–139.

Зимбалевская Л.Н. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ. Киев: Наукова Думка, 1981. 216 с.

Капитонова О.А., Каргапольцева И.А., Мельников Д.Г. Особенности формирования растительного покрова и пространственная структура макрозообентоса в условиях нарушения гидрологического режима водоема (на примере Березовского залива Воткинского пруда) // Известия Самарского научного центра РАН. 2011. Т. 13. № 1. С. 167–173.

Капитонова О.А., Мельников Д.Г. Флора Березовского залива Воткинского пруда (Удмуртская Республика) // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. 2003. С. 21–33.

Каргапольцева И.А., Холмогорова Н.В., Грандова М.А. Материалы к фауне водных полужесткокрылых (Heteroptera) Удмуртской Республики // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о земле. 2012. Вып. 2. С. 38–46.

Ляхнович В.П. Повышение естественной кормовой базы рыб в прудах путем удобрения // Вопросы гидробиологии: Тез. докл. I съезда Всесоюз. Гидробиол. о-ва. М., 1965. С. 260–267.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

Папченков В.Г. Доминантно-детерминантная классификация водной растительности // Гидроботаника: методология, методы: Материалы школы по гидроботанике. Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. С. 126–132.

Песенко Ю.Н. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. Москва: Наука, 1982. 287 с.

Холмогорова Н.В., Каргапольцева И.А., Винарский М.В., Лазуткина Е.А. Материалы к фауне пресноводных брюхоногих моллюсков (Mollusca: Gastropoda) Удмуртской Республики // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о земле. 2012. Вып. 2. С. 47–55.

Холмогорова Н.В., Каргапольцева И.А., Прокин А.А. Новые указания водных жесткокрылых Coleoptera: Haliplidae, Dytiscidae, Hydraenidae, Helophoriadae, Hydrochidae, Hydropnilidae, Elmidae, Chrysomelidae с территории Удмуртии / // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о земле. 2014. Вып. 2. С. 73–82.

Чемерис Е.В., Капитонова О.А., Каргапольцева И.А. Первая находка *Aegagropila linnaei* (Cladophoraceae, Chlorophyta) в Удмуртской Республике // Новости систематики низших растений. Санкт-Петербург: КМК, 2014. Т. 48. С. 114–120.

Позднеплейстоценовые песцы (*Vulpes lagopus* L. 1758) южного Зауралья

А.В. Кисагулов

Институт криосферы Земли СО РАН, г. Тюмень

Ключевые слова: песец, Vulpes lagopus, поздний плейстоцен, Южное Зауралье, морфометрия, зубы.

ВВЕДЕНИЕ

Одной из особенностей современного песца (*Vulpes lagopus*, L. 1758) является слабо выраженная географическая изменчивость размерных характеристик (Гептнер и др., 1967; Аристов, Барышников, 2001). Исследователи отмечают однородность размерных характеристик материковой формы, в том числе и размеры зубов (Нанова, 2011). Изучению морфометрии зубных рядов и отдельных зубов современных и ископаемых песцов посвящен ряд работ по западной Европе (Altuna, 2004; Sablin, Germonpre, 2004; Szuma, 2004a, 2004b), Европейской части России (Саблин, 1994; Baryshnikov, 2006) и по Среднему Уралу (Елькина, 2004). Цель данной работы — изучить размеры щечных зубов песца и его распространение на Южном Зауралье в позднем плейстоцене.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Нами изучались премоляры и моляры песцов, расположенные в челюстях, так и изолированные (табл. 1). Современный материал происходит с полуострова Ямал и с территории Полярного Урала, ископаемый с территории Южного Зауралья (рис. 1).

Таблица 1. Количество измеренных зубов песцов

Период	N зубов		N местонахождений
	верхние	нижние	
Середина позднего плейстоцена	49	54	3
Конец позднего плейстоцена	7	9	1
Поздний плейстоцен	35	89	14
Ранний голоцен	-	1	1
Всего ископаемых	91	153	18
Современность	1158	1317	-

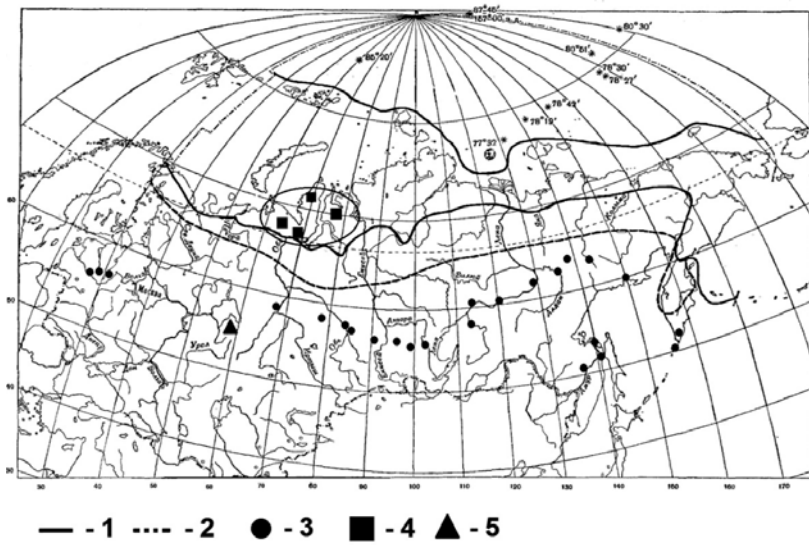

Рисунок 1. Современное распространение песца (по Гептнеру, 1967) и позднеплейстоценовые местонахождения на Южном Зауралье.

Ископаемый остеологический материал происходит из 18 местонахождений (пещеры и гроты), для части из них имеются радиоуглеродные даты (табл. 2). Материалы происходят из слоев, датируемых от 11690 л.н. до 62300 л.н.

В ходе работы измеряли длину и ширину коронок постоянных премоляров и моляров. На современном материале ранее было установлено отсутствие значимых различий в размерах черепов, нижних челюстей и хищнических зубов между разными популяциями песцов (Елькина, 2005). Размеры зубов самцов и самок в значительной степени перекрываются. В связи с этими причинами, а также в силу трудности определения пола особи по ископаемым остаткам, в данной работе современные песцы рассматриваются в качестве единой выборки. Для оценки различий между зубами позднеплейстоценовых и современных песцов использовали U-критерий Манна-Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В современности песец (*Vulpes lagopus* L.) занимает циркумполярный ареал (рис. 1). Южная граница постоянного обитания песца на Урале достигает приблизительно 63° с.ш. отдельные особи были встречены вплоть до 56° с.ш. (Аристов, Барышников, 2001). Ныне на территории Южного Зауралья песец не обитает. Находки костных остатков песца в отложениях позднего плейстоцена свидетельствуют

Таблица 2. Локалитет и хронология находок позднеплейстоценовых остатков песца в Южном Зауралье

Местонахождение	Lat	Longit.	Радиоуглеродная дата	*n* исследованных зубов
Зотинский	56.11	61.42	13615±215 СОАН-2467	11
			21080±205 СОАН-5144	
Никольская 1	55.28	59.27	18100±215 СОАН-5310	21
			13120±140 Ki-14961	
Бейдинская	55.23	59.13	-	3
Гофмана	55.11	58.38	49600±1200 OxA-14554	5
Сикияз-Тамак 1 (Сквозная)	55.11	58.38	11690±70 GrA-18661	9
Сикияз-Тамак 10	55.11	58.38	-	8
Сикияз-Тамак 22 (Маковка)	55.11	58.38	-	20
Сикияз-Тамак 26	55.11	58.38	-	1
Сикияз-Тамак 7 (Каминный)	55.11	58.38	-	32
Улуир 10 (Старое логово)	55.08	58.37	-	5
Кочкари-1 2000	55	58.08	-	35
Жемчужный (Тихий) грот	54.54	57.47	17960±320 СОАН-4805	1
			40240±380 OxA-19660	
Игнатиевская	54.54	57.47	47500±900 OxA-19537	78
			>62300 OxA-19658	
			13335±192 ИЭМЭЖ-365	
			46200±1500 OxA-17004	
Смеловская 2	53.36	58.54	>60800 OxA-19534	9
			15590±150 ЛЕ-2774	
Максютовский грот	53.01	56.56	15650±150 СОАН-7755	6

1 — область летнего обитания; 2 — область постоянных зимовок; 3 — дальние заходы отдельных особей; 4 — современный материал; 5 — ископаемый материал.

о том, что в прошлом южная граница ареала в Южном Зауралье проходила значительно южнее, чем в современности. Среди остеологического материала из пещеры Сикияз-Тамак 26 в слое с голоценовыми отложениями был найден третий нижний премоляр песца. Вероятно, можно говорить о том, что песец продолжал обитать на территории Южного Зауралья в начале раннего голоцена, однако для точного подтверждения необходима точная датировка зуба.

Длина верхних зубов песцов от позднего плейстоцена к современности значимо не изменилась (табл. 3), в то время как ширина *P2* и *P4* статистически значимо увеличилась от позднего плейстоцена к современности (табл. 4). Средние значения ширины других верхних зубов (кроме *M2*) больше у современных песцов (табл. 4).

Средние значения длины всех зубов нижней челюсти позднеплейстоценовых песцов больше чем у современных (табл. 5). Для *m3* это

Таблица 3. Длина зубов верхней челюсти позднеплейстоценовых и современных песцов

Зуб	Поздний плейстоцен			Современность			*U*	*p*
	n	*lim*	*M*±*m*	*n*	*lim*	*M*±*m*		
P1	6	4.54–5.1	4.86±0.23	172	4.12–5.48	4.79±0.29	419	0.437
P2	19	7.03–8.28	7.60±0.32	196	6.48–8.69	7.61±0.43	1811.5	0.847
P3	12	8.01–9.52	8.4±0.49	196	7.32–9.43	8.35±0.4	1094	0.687
P4	22	11.37–13.61	12.26±0.58	198	10.4–13.6	12.1±0.56	2048	0.648
M1	24	7–10.15	8.13±0.64	200	7.21–9.21	8.25±0.4	1900.5	0.096
M2	13	3.74–7.64	4.65±0.96	196	3.69–8.37	4.63±0.43	970	0.151

Таблица 4. Ширина зубов верхней челюсти позднеплейстоценовых и современных песцов (жирным шрифтом выделены значения, по которым получены статистически значимые различия)

Зуб	Поздний плейстоцен			Современность			*U*	*p*
	n	*lim*	*M*±*m*	*n*	*lim*	M±m		
P1	6	2.77–3.29	3±0.2	172	2.52–2.9	3.08±0.2	345	0.477
P2	19	2.66–3.71	**3.15±0.26**	196	2.75–4.14	**3.28±0.23**	1328	**0.038**
P3	12	3.06–3.84	3.36±0.22	196	2.94–4.21	3.46±0.22	832	0.086
P4	22	5.03–7.29	**6.19±0.57**	198	5.64–7.69	**6.62±0.38**	1079	**<0.001**
M1	24	8.57–11.61	9.76±0.66	200	8.56–11.02	9.81±0.46	2245	0.609
M2	13	5.56–9.4	6.43±0.97	196	4.95–7.47	6.23±0.46	1356	0.944

различие статистически значимо. Ширина *p2*, *p3* и *p4* увеличивается, для *p2* это изменение значимо (табл. 6). Ширина *p1*, *m1*, *m2* и *m3* уменьшается по средним значениям, для *m3* это уменьшение значимо.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На протяжении позднего плейстоцена и, вероятно, в раннем голоцене, песец обитал на территории Южного Зауралья. У песцов позднего плейстоцена Южного Зауралья *P2*, *P4* и *p2* значимо более узкие, чем у современных песцов. Длина и ширина нескольких обнаруженных *m3* позднеплейстоценовых песцов больше, однако крайне малое количество ископаемых *m3* не позволяет делать окончательные выводы.

Таблица 5. Длина зубов нижней челюсти позднеплейстоценовых и современных песцов (жирным шрифтом выделены значения, по которым получены статистически значимые различия)

Зуб	Поздний плейстоцен			Современность			*U*	*p*
	n	*lim*	*M*±*m*	*N*	*lim*	*M*±*m*		
p1	9	3.22–5.12	3.92±0.57	179	2.88–4.49	3.7±0.29	632	0.277
p2	26	6.6–8.24	7.41±0.43	196	6.4–8.46	7.41±0.44	2535.5	0.969
p3	28	7.7–9.24	8.29±0.44	199	7.32–9.08	8.22±0.36	2678	0.741
p4	23	8.25–10.43	9.11±0.51	198	7.95–10.1	8.95±0.42	1853	0.145
m1	32	12.51–15.43	13.83±0.74	201	12.18–15.39	13.81±0.61	3164	0.884
m2	29	4.95–7.17	6.06±0.53	199	5.2–8.9	6.02±0.4	2656	0.49
m3	3	2.84–4.12	**3.43±0.65**	143	2.06–3.9	**2.69±0.31**	44.5	**0.019**

Таблица 6. Ширина зубов нижней челюсти позднеплейстоценовых и современных песцов (жирным шрифтом выделены значения, по которым получены статистически значимые различия)

Зуб	Поздний плейстоцен			Современность			*U*	*p*
	n	*lim*	*M*±*m*	*N*	*lim*	*M*±*m*		
p1	9	2.19–2..98	2.77±0..26	179	2.25–3..08	2.69±0.17	519	0.07
p2	26	2.61–3.81	**3.16±0.29**	196	2.66–3.85	**3.26±0.21**	1953.5	**0.043**
p3	28	2.78–3.66	3.28±0.22	199	2.91–3.9	3.35±0.18	2359.5	0.19
p4	23	3.24–4.47	4.02±0.3	198	3.55–4.81	4.09±0.23	2024	0.365
m1	32	4.71–5.73	5.26±0.27	201	4.45–6.07	5.25±0.25	3057	0.654
m2	29	3.88–5.4	4.28±0.36	199	2.13–5.49	4.2±0.3	2755	0.665
m3	3	2.37–3.53	**2.99±0.58**	143	1.82–3.05	**2.35±0.21**	59.5	**0.033**

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б. и др. Морские коровы и хищные. М.: Высшая школа, 1967. 1004 с.

Елькина М.А. Сравнительный анализ краниометрических характеристик современных песцов вида *Alopex lagopus* L. Западной Сибири и Позднеплейстоценовых песцов Среднего Урала (грот Бобылек) // Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты. Мат. конф. молодых ученых, Екатеринбург, 2004. С. 69–72.

Елькина М.А. Краниометрические и одонтологические характеристики песца *Alopex lagopus* L. Полярного Урала и Ямала // Экология: от генов до экосистем. Мат. Конф. молодых ученых. Екатеринбург, 2005. С. 75–78.

Нанова О.Г. Анализ изменчивости щечных зубов трех видов псовых (Mammalia: Canidae) методами стандартной и геометрической морфометрии // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. 2011. Вып. 49. С. 413–427.

Саблин М.В. Позднеплейстоценовый песец (*Alopex lagopus* L.) из Костенок Воронежской области // Четвертичная фауна Северной Евразии. Тр. Зоол. ин-та РАН. 1994. Вып. 256. С. 59–68.

Altuna J. Estudio biométrico de *Vulpes vulpes* L. y *Alopex lagopus* L. Contribución a su diferenciación en los yacimientos paleolíticos cantábricos // Munibe Antropologia—Arkeologia. 2003. № 56. P. 45–59.

Baryshnikov G. Late Pleistocene arctic fox (*Alopex lagopus*) from Crimea, Ukraine // Quaternary International. 2006. № 142–143. P. 208–217.

Sablin M., Germonpre M. Systematics and osteometry of Late Glacial foxes from Belgium // Bulletin de l'institut royal des sciences naturelles de belqique, sciences de la terre. 2004. № 74. P. 175–188.

Szuma E. Evolutionary implications of morphological variation in the lower carnassial of red fox *Vulpes vulpes*. 2004a. V. 49. № 4. P. 433–447.

Szuma E. Geographic variation of tooth and skull sizes in the arctic fox *Vulpes* (*Alopex*) *lagopus* // Ann. Zool. Fennici. 2004b. V. 45 (June). P. 185–199.

Эколого-генетическая оценка состояния лесных генетических резерватов на территории Свердловской области

В.А. Лебедев
Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: аллозимный анализ, анализ морфологических признаков, лесные генетические резерваты, лесообразующие виды, Pinus sylvestris L.

Для сохранения генофонда основных лесообразующих пород в 1982–1984 гг. в разных природно-климатических зонах Свердловской области были выделены и сохранены участки леса с наиболее высокими лесоводственными характеристиками — лесные генетические резерваты (ЛГР). Всего в области было заложено 111 ЛГР средней площадью около 1000 га (Шавнин и др., 2012). В 2004 году Управление лесного хозяйства Свердловской области утвердило выделенные ранее территории. Методика выделения ЛГР в 1982–1984 гг. базировалась на доступных в тот момент знаниях о генетико-популяционной структуре сохраняемых лесообразующих пород, и до настоящего времени практической проверки генетической специфичности сохраняемых насаждений не проводилось. Цель работы — выявить особенности генетической структуры насаждений на территориях ЛГР. В качестве модельного вида использовали сосну обыкновенную (*Pinus sylvestris* L., 1753).

В связи с тем, что использование нескольких взаимодополняющих методов позволяет получить более объективную оценку состояния объекта (Гришина, 1985), для определения генетической структуры исследуемых выборок *Pinus sylvestris* из разных природно-климатических зон Свердловской области использовали как общепринятые методы изозимного анализа, так и фенотипические маркеры.

Анализ морфологии семян и шишек провели в выборках *Pinus sylvestris* из 9 ЛГР по общепринятым методикам, изучили комплекс из 38 количественных и 3 качественных признаков (Видякин, 2001). На основании морфологических данных вычислили обобщенное расстояние Махаланобиса (D^2), которое коррелирует с генетическими дистанциями (Санников, Петрова, 2003). Анализ аллельного состава изоферментов провели по общепринятым методикам (Санников, Петрова, 2003). Изучили выборки материала хвои и почек сосны из 5 ЛГР (по 41–48 деревьев).

Полученные данные свидетельствуют о том, что изученные выборки значимо различаются по комплексу морфологических признаков и значениям генетических дистанций Неи. При этом генетическая структура изученных древостоев *Pinus sylvestris* в системе ЛГР Свердловской области изменяется в соответствии с лесорастительными условиями и региональными особенностями климата и рельефа. Выявленные показатели богатства генофонда (полиморфизм и гетерозиготность) изученных выборок *Pinus sylvestris* соответствуют характерным для данной части ареала (Санников, Петрова, 2003). Вместе с тем, для достоверного выявления степени генетического отличия ЛГР Свердловской области от окружающих их фоновых насаждений, необходимы дополнительные исследования, которые позволят повысить объективность оценки уровня биологической ценности (повышенной гетерозиготности, наличии редких аллелей) конкретных древостоев.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Видякин А.И. Фены лесных древесных растений: выделение, масштабирование и использование в популяционных исследованиях (на примере *Pinus sylvestris* L.) // Экология. 2001. № 3. С. 197–202.

Гришина И.В. Изоляция и феногенетические отличия смежных болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной // Экология. 1985. № 5. С. 14–20.

Санников С.Н., Петрова И.В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 247 с.

Шавнин С.А., Галако В.А, Власенко В.Э., Лебедев В.А. Особенности организации лесных генетических резерватов на Среднем Урале // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2012. № 4. С. 222–225.

Влияние Карабашского медеплавильного комбината на петрофитно-степные сообщества горы Золотой

А.Д. Логинова

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

Ключевые слова: деградация почв, Карабашский медеплавильный комбинат, петрофитно-степные сообщества, устойчивость видов.

Нами проведены исследования петрофитно-степных сообществ горы Золотой, расположенной вблизи города Карабаш на Южном Урале. Более 100 лет исследуемые сообщества находятся в непосредственной зоне влияния Карабашского медеплавильного комбината (КМК). В результате наблюдается деградация растительного и почвенного покрова. Цель нашей работы — оценить влияние выбросов комбината на состав и структуру петрофитно-степных сообществ.

Для оценки состояния сообществ, находящихся в зоне влияния КМК и за ее пределами, нами были проведены сравнительные эколого-флористические исследования сообществ гор Золотая и Егоза. В качестве эталонного варианта были выбраны петрофитно-степные сообщества горы Егоза, расположенной в 35 км от г. Карабаша. Горы Егоза и Золотая находятся в сходных климатических условиях, сформированы серпентинизированными гипербазитами и имеют схожие высоты. Описание сообществ проводили по стандартным геоботаническим методикам.

В связи с высоким уровнем загрязнения горы Золотой и эрозией почвенного покрова, мы наблюдаем обеднение состава петрофитно-степных сообществ. Видовое богатство сообществ горы Золотой насчитывает 32 вида, что в три раза меньше, чем на Егозе. Также нами было отмечено значительное снижение видовой насыщенности и проективного покрытия видов в сообществах горы Золотой. Коэффициент сходства состава сообществ по Сёренсеру-Чекановскому составил 0.38. В целом в составе петрофитно-степных сообществ гор Золотая и Егоза нами отмечено 103 вида. Изменился состав доминантных видов. На горе Золотой увеличивают свое обилие *Scorzonera glabra* (sp), *Alyssum obovatum* (sp), *Calamagrostis arundinaceae* (sp), проявляя себя как устойчивые к загрязнению виды. Плотнодерновинные злаки *Helictotrichon desertorum* (sp) и *Festuca valesiaca* (sp), напротив, встречаются реже. Основу сообществ составляют каменисто-степные длиннокорневищные виды (*Elytrigia reflexiaristata, Carex praecox,*

Galium boreale, Silene amoena), способные успешно закрепляться на слабо развитой каменистой почве. Ряд видов сообществ являются эндемичными для Урала (*Astragalus karelinianus, Elytrigia reflexiaristata, Minuartia Krascheninnikovii, Thymus bashkiriensis*), несмотря на ограниченный ареал, сохраняют свои позиции в этих стрессовых условиях. В составе сообществ полностью отсутствуют одно-двулетние растения, имеющие слабо развитую корневую систему, не способную в достаточной мере обеспечивать растения влагой. Несмотря на крайне ксерофитные условия склонов горы Золотой, здесь практически отсутствуют ксерофиты, но значительна доля ксеромезофитов и мезофитов, и даже отмечены мезогигрофиты. Появление в составе сообществ горы Золотой мезогигрофитных видов, повышение доли лесных и луговых видов обусловлено обогащением сообществ видами, сохранившимися здесь со времени существования леса.

Таким образом, на состав петрофитно-степных сообществ, наряду с атмосферным загрязнением, существенное влияние оказывает деградация почвенного покрова и снижение уровня обеспеченности растений влагой. Преимущества получают виды, способные произрастать на слаборазвитом каменистом субстрате, имеющие защищенные почки возобновления, достаточно устойчивые к водному стрессу.

Видовое богатство кустарников и деревьев подлеска на границах Юго-Западного лесопарка города Екатеринбурга

А.А. Мельникова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: урбанизация, фрагментация, краевой эффект, видовое богатство растений, подлесок.

Универсальное следствие разнообразных антропогенных воздействий, в том числе урбанизации, для сообществ древесных растений — уменьшение площадей фрагментов насаждений и увеличение протяженности границ между сообществами. При этом краевой (или опушечный) эффект — один из факторов формирования видового богатства растительных сообществ (Миркин, Наумова, 2014). Несмотря на то, что закономерности формирования видового богатства деревьев (Акатов, Чефранов, 2007; Евсеева, 2013; Jim, Zhang, 2015; Morgenroth et al., 2016) и древесных растений подлеска (Акатов и др., 2011, 2014; Костина и др., 2015) часто были предметом исследований, оценки краевого эффекта для кустарников и деревьев подлеска в городских условиях нам не известны. Границы сообществ часто служат местами распространения и натурализации заносных, инвазивных видов, таких, как *Acer negundo* (Емельянов, Фролова, 2011; Акатов и др., 2014; Костина и др., 2015) и *Amelanchier spicata* (Куклина, 2011). Таким образом, изучение краевых эффектов в сообществах в условиях городского окружения имеет не только прикладное значение, но может помочь лучше понять механизмы формирования видового разнообразия и биологических инвазий.

Настоящая работа — часть комплексного проекта по изучению краевых эффектов в лесопарках г. Екатеринбурга. Цель работы — проверка гипотез, согласно которым видовое богатство кустарников и деревьев подлеска изменяется по мере удаления от границы вглубь насаждений. Нами были сформулированы три гипотезы:1) Число видов кустарников и деревьев подлеска уменьшается от границ насаждения вглубь лесопарка. 2) Динамика видового богатства кустарников и деревьев подлеска на старых и на молодых границах насаждений лесопарка различается. 3) Встречаемость инвазивных *A. negundo* и *A. spicata* уменьшается с удалением от границ вглубь насаждений.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Екатеринбург — крупный промышленный и административный центр на Среднем Урале с населением 1.4 млн. человек; городские леса и лесопарки занимают почти треть (15.3 тыс. га) его площади (Шавнин и др., 2015). Исследования проведены в лесопарке «Юго-Западный». Сосновые древостои имеют естественное происхождение, тип лесорастительных условий соответствует разнотравной группе типов леса.

Термином граница насаждения обозначена разделительная полоса между нефрагментированным лесным массивом и прилегающим безлесным пространством (дорога, пустырь, застройка). Для изучения структуры лесных экосистем на границах насаждений использован метод трансект. Трансекта — серия из 8–10 учетных круговых площадок радиусом 11.3 м (площадь — 400 м^2) с деревом *Pinus sylvestris* L. в центре, заложенных от границы насаждения вглубь лесного массива вдоль прямой линии через каждые 25 м. Первую полукруглую площадку закладывали непосредственно на границе насаждения. Трансекты заложены Д.В. Веселкиным, В.А. Галако, В.Э. Власенко на границах, возникших не более 7 лет назад (молодые границы) и более 20 лет назад (старые границы).

В феврале–марте 2016 г. выполнено 103 описания морфоценов деревьев подлеска и кустарников. Учитывали живые особи деревьев и кустарников, выше толщины снежного покрова, то есть выше 40–50 см. Число видов на первых площадках скорректировано. Оценки видового богатства — число видов на 400 м^2.

Для оценки динамики параметров разнообразия кустарников и деревьев подлеска на границах лесопарка использован коэффициент корреляции Спирмена.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В Юго-Западном лесопарке зарегистрировано 16 видов деревьев подлеска (*Acer ginnala* Maxim., *A. negundo* L., *A. platanoides* L., *Alnus incana* (L.) Moench, *Betula* spp., *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., *Malus baccata* (L.) Borkh., *M. domestica* Borkh., *Padus maackii* (Rupr.) Kom., *Populus balsamifera* L., *P. tremula* L., *Pyrus ussuriensis* Maxim., *Quercus robur* L., *Salix* spp., *Tilia cordata* Mill., *Ulmus* spp.) и 27 видов кустарников (*Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch, *Aronia mitschurinii* A. Skvorts. et Maitul., *Berberis vulgaris* L., *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woloszcz.) Klaskova, *Cotoneaster lucidus* Schlecht., *Crataegus sanguinea* Pall., *Euonymus europaeus* L., *Grossularia reclinata* (L.) Mill., *Lonicera pallasii* Ledeb., *L. tatarica* L., *L. xylosteum* L., *Padus avium* Mill., *P. virginiana* (L.) Mill., *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim., *Ribes aureum* Pursh, *R. nigrum* L.,

R. rubrum L., *Rosa acicularis* Lindl., *R.majalis* Herrm., *Rubus idaeus* L., *Sambucus sibirica* Nakai, *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Sorbus aucuparia* L., *Swida alba* (L.) Opiz, *Syringa josikaea* Jacq. fil. ex Reichenb., *S. villosa* Vahl, *Viburnum opulus* L.).

Оценки богатства видов подлеска на 400 м^2 приведены в табл. 1. Общие оценки видового богатства и богатство кустарников и деревьев подлеска очень близки на трансектах разных групп.

Материалы табл. 2. позволяют проверить две первые рабочие гипотезы. Видовое богатство подлеска в целом не изменяется при удалении от границ лесопарка вглубь массива на 200–225 м. Число видов кустарников, регистрируемых на 400 м^2, на границах лесопарка также не изменяется. Только при анализе богатства отдельно деревьев установлено значимое снижение числа видов на 400 м^2. Таким образом, первая гипотеза подтверждается частично, только для подлесочных деревьев, а динамика общего видового богатства подлеска на границах лесопарка не установлена.

Таблица 1. Число видов на 400 м^2 (медиана и размах) на трансектах в Юго-Западном лесопарке

Видовое богатство	Группы трансект		
	все (n = 103)	на молодых границах (n = 46)	на старых границах (n = 57)
Общее	10 (3–16)	10 (4–16)	10 (3–16)
Деревьев подлеска	3 (0–7)	3 (0–6)	3 (0–7)
Кустарников	7 (2–12)	7 (2–12)	7 (3–11)

Таблица 2. Коэффициенты корреляции Спирмена между характеристиками подлеска и удалением от границ насаждения

Параметры (на 400 м^2)	Группы трансект					
	все (n = 103)		на молодых границах (n = 46)		на старых границах (n = 57)	
	R_S	p	R_S	p	R_S	p
Видовое богатство						
общее	–0.10	0.307	0.02	0.895	–0.19	0.151
деревьев подлеска	–0.21	0.034	–0.02	0.912	–0.35	0.008
кустарников	–0.01	0.909	0.02	0.887	–0.02	0.881
Встречаемость						
Acer negundo	–0.19	0.049	–0.09	0.564	–0.28	0.037
Amelanchier spicata	0.16	0.119	0.22	0.138	0.11	0.409

Видовое богатство деревьев на 400 м^2 по мере удаления вглубь насаждения по-разному изменяется на молодых и старых границах. На молодых границах динамики не наблюдается. Но на давно возникших границах богатство подлесочных деревьев заметно снижается вглубь насаждения. Таким образом, вторая рабочая гипотеза также подтверждается только в отношении деревьев подлеска.

Динамика встречаемости двух инвазивных видов в зависимости от удаления от границы насаждений различна. Встречаемость *A. negundo* на 400 м^2 вглубь лесопарка снижается на границе статистической значимости. При этом динамика встречаемости *A. negundo* на старых границах более выражена, чем на молодых. Встречаемость *A. spicata* на 400 м^2 с увеличением расстояния от границ насаждений не изменяется. Таким образом, третья рабочая гипотеза, как и первые две, подтвердилась частично — только для *A. negundo*. Это легко объяснимо особенностями распространения семян у *Acer* и *Amelanchier* и свидетельствует о необязательности общих закономерностей для разных инвазивных видов.

Первоначально мы предполагали, что сможем обнаружить на границах городских насаждений выраженные краевые эффекты. Однако результаты неоднозначны. С одной стороны, частично подтвердились все три рабочие гипотезы. С другой стороны, краевые эффекты на границах лесопарка в целом выражены слабо, о чем свидетельствуют небольшие полученные коэффициенты корреляции. Краевые эффекты лучше выражены в отношении деревьев, по сравнению с кустарниками (во всех трех гипотезах) и на давно возникших границах насаждений, по сравнению с молодыми (также во всех трех гипотезах).

ВЫВОДЫ

1. Общее число видов подлеска при удалении от границ насаждения в лесопарке г. Екатеринбурга не изменяется, но видовое богатство деревьев незначительно снижается.

2. Видовое богатство кустарников не изменяется при удалении от границ насаждений на старых и молодых границах лесопарка. Для деревьев снижение видового богатства вглубь лесопарка зарегистрировано только на старых границах.

3. Встречаемость *A. negundo* уменьшается с удалением от границ вглубь насаждений, встречаемость *A. spicata* такой динамики не обнаруживает.

Автор признателен д.б.н. Д.В. Веселкину за всестороннюю помощь при проведении работы, к.б.н. Е.А. Шуровой и к.б.н. Е.Н. Подгаевской — за консультации по определению видов.

Работа выполнена в рамках проекта УрО РАН (№15–12–4–32).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акатов В.В., Чефранов С.Г. Локальное видовое богатство древесного яруса лесов острова Мадагаскар и Западного Кавказа: опыт тестирования исторической гипотезы путем анализа структуры распределения обилия видов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112. № 1. С. 65–72.

Акатов В.В., Акатова Т.В., Шадже А.Е. Видовое богатство лесных фитоценозов Западного Кавказа и участие в них адвентивных видов древесных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2011. Т. 116. № 1. С. 28–33.

Акатов В.В., Акатова Т.В., Грабенко Е.А. Изменение верхней границы распространения акации белой и клена ясенелистного в долине реки Белая (Западный Кавказ) // Лесоведение. 2014. № 1. С. 21–33.

Евсеева А.А. Оценка устойчивости городских лесных фитоценозов // Экология урбанизированных территорий. 2013. № 3. С. 125–129.

Емельянов А.В., Фролова С.В. Клен ясенелистный (*Acer negundo* L.) в прибрежных фитоценозах р. Ворона // Рос. журнал биол. инвазий. 2011. № 2. С. 40–44.

Костина М.В., Ясинская О.И., Барабанщикова Н.С. и др. К вопросу о вторжении клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.) в подмосковные леса // Рос. журнал биол. инвазий. 2015. № 4. С. 72–80.

Куклина А.Г. Натурализация североамериканских видов ирги (*Amelanchier* Medik.) во вторичном ареале // Рос. журнал биол. инвазий. 2011. Т. 4. № 1. С. 52–59.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Изучение состава и динамики растительных сообществ в Республике Башкортостан // Вестник АН РБ. 2014. Т. 19. № 2. С. 29–39.

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

Jim C.Y., Zhang H. Urbanization effects on spatial-temporal differentiation of tree communities in high density residential areas // Urban Ecosyst. 2015. V. 18. № 4. P. 1081–1101.

Morgenroth J., Östberg J., Konijnendijk C.C. et al. Urban tree diversity — Taking stock and looking ahead // Urban For. Urban Greening. 2016. № 15. P. 1–5.

Структурно-функциональные аспекты экологической стратегии *Heracleum sosnowskyi* Manden.

М.А. Микрюкова, Е.В. Юшко

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

Ключевые слова: инвазивные растения, интенсивность фотосинтеза, микоризообразование, структура листа, Heracleum sosnowskyi.

Экологическая стратегия растения определяется целым комплексом экологических, морфологических и физиологических свойств вида (Пьянков, Иванов, 2000; Grime, 1979). Большинство адвентивных видов реализуют переходные стратегии с обязательным включением компонента рудеральности (R): CR, CRS, RS. Среди них наиболее распространены два первых типа с выраженными свойствами виолентности. Это придает видам конкурентное преимущество (Миркин, Наумова, 2002). Как правило, виды с выраженными С-свойствами характеризуются высокими интенсивностью фотосинтеза и скоростью роста (Пьянков, Иванов, 2000) и повышенным уровнем микоризообразования в сравнении с R-стратегами (Бетехтина, Веселкин, 2011). В настоящее время ведется активное изучение функциональных свойств инвазивных видов, обеспечивающих их конкурентоспособность. Инвазивные виды характеризуются высокими темпами роста, воспроизводства (Kleunen et al., 2010; Drenovsky et al., 2012), эффективным использованием ресурсов среды (Heberling, Fridley, 2013; Funk, 2013), высокими интенсивностью фотосинтеза, удельной площадью листа, концентрацией азота в листе. Изучение структуры и функции подземных органов также важно для понимания механизмов конкурентоспособности инвазивных видов.

Heracleum sosnowskyi — инвазивный вид для Европы (DAISIE, 2012), России (Виноградова и др., 2010), в том числе Среднего Урала (Третьякова, 2011). Биология *H. sosnowskyi* в качестве перспективной кормовой культуры подробно изучена (Сациперова, 1984). Изучены многие вопросы аутэкологии, демографии и физиологии *H. sosnowskyi* (Dalke et al., 2015). Однако анализ причин высокой конкурентоспособности борщевика Сосновского на уровне функционирования фотосинтетического аппарата и подземных органов не проводился.

Цель работы — исследовать структурно-функциональные особенности инвазивного *H. sosnowskyi* в сравнении с аборигенным *H. sibiri-*

cum на разных уровнях организации растительного организма — от уровня целого растения до клеточного уровня.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собирали в июне–июле (в период цветения растений) 2015 г. на территории Ботанического сада УрФУ. Получены данные по биомассе, структуре фотосинтетического аппарата и интенсивности фотосинтеза на завершивших рост листьях среднего яруса у пяти особей двух видов. Корни анализировали у 5–10 особей каждого вида. Измерение параметров проводили по следующей схеме: в первую очередь на живых неповрежденных растениях проводили измерение интенсивности фотосинтеза с помощью переносного инфракрасного газоанализатора Li-6400xt (Li-COR, США). Затем растение полностью выкапывали, расчленяли на органы и взвешивали. Фрагменты листьев, на которых проводили измерение интенсивности фотосинтеза, фиксировали для анализа структурных показателей листа в 3.5% растворе глутарового альдегида в фосфатном буфере (pH=7.4). Количественную структуру мезофилла характеризовали по методикам, описанным в работах (Мокроносов, 1978; Иванова, Пьянков, 2002; Pyankov et al., 1998). На тонких корнях последнего и предпоследнего порядка определяли встречаемость микоризы, арбускул и корневых волосков.

Для проверки статистических гипотез использовали непараметрический критерий Манна-Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для *H. sosnowskyi* характерна большая биомасса и высокая интенсивность фотосинтеза (13–14 мкмоль/м^{2}с). Особи *H. sosnowskyi* крупнее местного *H. sibiricum* в 6–8 раз. Высокая интенсивность фотосинтеза *H. sosnowskyi* обусловлена особенностями структуры фотосинтетического аппарата: более крупными клетками губчатой ткани и большим числом хлоропластов в них, высокими значениями поверхности клеток и числом хлоропластов в единице площади листа (таблица).

Задокументировано формирование у *H. sosnowskyi* типичной арбускулярной микоризы. Установлена пониженная встречаемость арбускул, микоризы у инвазивного *H. sosnowskyi*, по сравнению с аборигенным *H. sibiricum*. У *H. sosnowskyi* почти не встречаются корневые волоски.

Таким образом, проведенные исследования показали, что по совокупности признаков в надземной и подземной сфере *H. sosnowskyi* относится к CR-стратегам. У данного вида обнаружены: низкий уровень микоризообразования, большая биомасса, высокий уровень

Таблица. Биомасса, структурно-функциональные параметры листа и микоризообразование (медиана, нижняя и верхняя граница 95% доверительного интервала) у *H. sosnowskyi* и *H. sibiricum*

Параметры	*H. sosnowskyi*	*H. sibiricum*	Уровень значимости, *p*
Интенсивность фотосинтеза, мкмоль/(м^2*с)	13.5 (-0.4...+1.7)	11.2 (-0.7...+3.4)	**0.0090**
Биомасса, г	584.1 (-300.9...+1443.3)	236.2 (-62.7...+412.6)	**0.0143**
Объем клетки палисадной паренхимы, тыс. мкм^3	9.5 (-0.6...+2.9)	9.6 (-1.1...+5.1)	0.9168
Объем клетки губчатой паренхимы, тыс. мкм^3	5.5 (-0.5...+2.2)	3.8 (-0.1...+0.6)	**0.0162**
Число хлоропластов в клетке палисадной паренхимы, шт.	26.6 (-2.2...+10.7)	27.1 (-1.1...+5.1)	0.7540
Число хлоропластов в клетке губчатой паренхимы, шт.	23.0 (-3.0...+14.3)	20.1 (-1.7...+8.0)	0.1745
Число клеток в единице площади листа палисадной паренхимы, тыс./см^2	747.5 (-30.7...+147.3)	539.7 (-30.4...+145.7)	**0.0088**
Число клеток в единице площади листа губчатой паренхимы, тыс./см^2	525.8 (+139.4...-29.1)	437 (+95.5...-19.9)	0.0758
Число клеток в единице площади листа палисадной и губчатой паренхимы, тыс./см^2	1260.9 (-38.0...+182.2)	975.7 (-47.0...+225.4)	**0.0162**
Число хлоропластов в единице площади листа палисадной и губчатой паренхимы, млн./см^2	27.8 (-3.0...+14.5)	23.0 (-1.9...+9.3)	0.0758
Общая поверхность клеток в единице площади листа	33.0 (-1.4...+6.7)	23.5 (-1.2...+5.9)	**0.0090**
Встречаемость арбускул, доли	0.9 (-0.0...+0.2)	0.4 (-0.0...+0.2)	**0.0209**
Встречаемость АМ, доли	0.3 (-0.1...+0.4)	0.9 (-0.0...+0.1)	0.0201

интенсивности фотосинтеза, который обусловлен структурой фотосинтетического аппарата.

Выражаем благодарность д.б.н. Д.В. Веселкину за идею работы и к.б.н. Л.А. Иванову за помощь в полевых исследованиях.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (проект №15–04–07770).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бетехтина А.А., Веселкин Д.В. Распространенность и интенсивность микоризообразования у травянистых растений Среднего Урала с разными типами экологических стратегий // Экология. 2011. № 3. С. 176–183.

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

Иванова Л.А., Пьянков В.И. Влияние экологических факторов на структурные показатели мезофилла листа растений // Бот. журнал. 2002. № 12. С. 17–28.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Адвентивизация растительности в призме идей современной экологии // Журнал общей биологии. 2002. Т. 63. № 6. С. 500–508.

Мокроносов А.Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, 1978. С. 5–15.

Пьянков В.И., Иванов Л.А. Структура биомассы у растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // Экология. 2000. № 1. С. 3–10.

Сацыперова И.Ф. Борщевики флоры СССР — новые кормовые растения. Л.: Наука, 1984. 223 с.

Третьякова А.С. Инвазивный потенциал адвентивных видов Среднего Урала // Рос. журнал биол. инвазий. 2011. № 3. С. 62–69.

Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe (DAISIE) http://www.europe-aliens.org/

Dalke I.V., Chadin I.F., Zakhozhiy I.G. et al. Traits of *Heracleum sosnowskyi* plants in monostand on invaded area // Plos one. 2015. V. 10. № 11. P. 1–17.

Drenovsky R.E., Grewell B.J., D'Antonio C.M. et al. A functional trait perspective on plant invasion // Annals of Botany. 2012. V. 110. P. 141–153.

Funk J.L. The physiology of invasive plants in low-resource environments // Conservation physiology. 2013. V. 1. P. 1–17.

Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester: Wiley and Sons, 1979. 222 p.

Heberling J.M., Fridley J.D. Resource-use strategies of native and invasive plants in Eastern North American forests // New Phytologist. 2013. V. 200. P. 523–533.

Kleunen van M., Weber E., Fischer M. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species // Ecology Letters. 2010. V. 13. P. 235–245.

Pyankov V.I., Ivanova L.A., Lambers H. Quantitative anatomy of photosynthetic tissues pf plants species of different functional types in a boreal vegetation // Inherent variation in plant grow. Physiological mechanisms and ecological consequences. 1998. P. 71–87.

Мицетобионтные водоросли, населяющие базидиокарпы ксилотрофных базидиомицетов рода *Stereum* S.F. Gray и *Trichaptum* Murrill.

Н.В. Неустроева [1,2], И.В. Новаковская [3]

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

Ключевые слова: биоразнообразие, дереворазрушающие грибы, мицетобионтные водоросли, симбиоз.

Базидиальные дереворазрушающие грибы (ксилотрофные базидиомицеты) — уникальная биосферно-значимая группа организмов, осуществляющих окислительную конверсию органического углерода древесного пула лесных экосистем в CO_2. Однако их биосферное значение в настоящее время недооценивается (Заварзин, 2006) и, как результат этого, многие аспекты их экологии остаются слабо изученными. В силу этого, изучение мицетобионтных водорослей и их симбиотических связей с грибами является одной из фундаментальных экологических задач. Изучение симбиоза дереворазрушающих грибов с водорослями-мицетобионтами важно для понимания их экологии, так как позволяет им диверсифицировать источники углеродного питания, а также, скорее всего, и азотного питания (Неустроева, Мухин, 2013; Неустроева, Новаковская, 2015; Мухин и др., 2016).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

К широко распространенным дереворазрушающим грибам относятся виды родов *Trichaptum* и *Stereum*. В частности, *Stereum subtomentosum* Pouzar — панбореальный вид, развивающийся на древесине лиственных, а *Stereum hirsutum* (Willd.) Pers. — мультирегиональный вид, участвующий в разложении, как лиственной, так и хвойной древесины. Для обоих видов характерны тонкие базидиокарпы с щетинисто-волосистой (*S. hirsutum*), рыхло-войлочной (*S. subtomentosum*) верхней частью (Давыдкина, 1980), населенной водорослями. Род *Trichaptum* Murrill на Среднем Урале представлен 3 видами: *T. pargamenum* (Fr.) Gunn, *T. fuscoviolaceum (*Ehrenb.: Fr.) Ryvarden, *T. abietinum* (Pers.: Fr.) Ryvarden. *Trichaptum pargamenum* развивается на лиственном субстрате — преимущественно на *Betula* sp., *T. fuscoviolaceum* и *T. abietinum* предпочитают хвойные — *Pinus* sp. и *Picea* sp.,

соответственно. Для всех них характерны однолетние или зимующие тонкие кожистые базидиомы с шелковистой, шерстистой или войлочной верхней частью.

Для выявления таксономического разнообразия водорослей использовали прямое микроскопирование и накопительные культуры на твердой агаризованной питательной среде 3NBBM. Перед посевами плодовые тела размачивали, затем с поверхности подготовленного базидиокарпа одноразовой стерильной пипеткой отбирали по 2–3 капли и высевали в чашку Петри. Виды водорослей приведены по (Ettl, Gärtner, 2014) с уточнением по альгобазе (http://www.algaebase.org). Всего было проанализировано 32 базидиокарпа: 6 для рода *Stereum* и 26 *Trichaptum* из предлесостепных сосново-березовых и южнотаежных елово-пихтовых лесов Среднего Урала.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В базидиокарпах ксилотрофных грибов рода *Stereum* выявлен 21 вид водорослей из двух отделов: Chlorophyta (18 видов) и Streptophyta (три вида — *Interfilum terricola, Klebsormidium flaccidum* и *Klebsormidium pseudostichococcus*). Для плодовых тел грибов рода *Trichaptum* отмечено присутствие 34 видов водорослей, относящихся к трем отделам: *Chlorophyta* (26 видов), *Streptophyta* (6 вида), *Xanthophyta* (1 вид). Всего с базидиокарпами родов *Trichaptum* и *Stereum* ассоциирован 41 вид водорослей трех отделов: Chlorophyta (33 вида), Streptophyta (7 видов), Xanthophyta (1 вид). Общих видов 14 (34.1%). Специфичных для *Stereum* — 7, для *Trichaptum* — 20.

Каждый единичный базидиокарп исследуемых грибов, одновременно могут населять от 3 до 9 видов водорослей. Более половины установленных видов выявлены только в культуре не столько потому, что видовая идентификация некоторых водорослей возможна только при выращивании на средах, сколько потому, что у данных видов данных видов в базидиокарпах присутствуют лишь покоящиеся стадии или единичные угнетенные экземпляры. Наблюдаемые при прямом микроскопировании ассоциации состоят обычно из 1–3 видов развивающихся в массе, с некоторой примесью других видов. Почти во всех образцах базидиокарпов исследуемых родов встречаются *Pseudococcomyxa simplex* (Mainx) Fott и *Interfilum terricola* (J.B.Petersen) Mikhailyuk, Sluiman, Massalski, Mudimu, Demchenko, Friedl & Kondratyuk — космополитные аэрофильные виды (Андреева, 1998), как правило, и являющиеся основой мицетобионтных альгокомплексов.

Большая часть (58%) мицетобионтных водорослей представляет собой одноклеточные коккоидные (51%) и монадные (7%) организмы. Мицетобионтные водоросли не являются специализированной

экологической группой, большая их часть представлены в эпифитных альгоценозах (59%), лишайниках (17%).

Сходство видового состава мицетобионтных водорослей в базидиокарпах исследуемых родов ксилотрофных грибов 0.35, сходство видов внутри родов 0.4 (*Stereum)* и 0.38–0.43 (*Trichaptum)*, что говорит о неспецифичности водорослей по отношению к виду гриба.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, мицетобионтные водоросли — это разнообразная в таксономическом и биоморфологическом отношении группа организмов, не обнаруживающих строгой приуроченности к определенным видам грибов. Наблюдаемые вариации в их составе, скорее всего, носят стохастический характер, а также, возможно, зависят от локалитета и видовой принадлежности древесного субстрата.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 15–04–06881) и Президиума УрО РАН (проект № 15–12–427).

ЛИТЕРАТУРА

Андреева В.М. Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales). СПб.: Наука, 1998. 352 с.

Давыдкина Т. А. Стереумовые грибы Советского Союза. Л.: Наука, 1980. 143 с.

Заварзин Г.А. Углеродный баланс России // Возможности предотвращения изменения климата и его негативных последствий: проблема Киотского протокола: материалы Совета — семинара при президенте РАН / под ред. Ю.А. Израэля. М., 2006. С. 134–151.

Мухин В.А., Патова Е.Н., Киселева И.С. и др. Мицетобионтные водоросли-симбионты дереворазрушающих грибов // Экология, 2016. № 2. С. 103–110.

Неустроева Н.В., Мухин В.А. Ассоциативные симбиозы ксилотрофных базидиомицетов с водорослями // Матер. XIII Делегатский съезд Русского ботанического общества. СПб: «Кассандра», 2013. Т. 1. С. 163–164.

Неустроева Н.В., Новаковская И.В. Мицетобионтные водоросли, населяющие базидиокарпы ксилотрофных грибов рода *Trichaptum* // Тез. 5-го Всерос. симпозиума с Междунар. участием «Автотрофные микроорганизмы». М.: МАКС Пресс, 2015. С. 60.

Неустроева Н.В., Киселева И.С., Мухин В.А. Углеродный обмен мицетобионтных водорослей с дереворазрушающими грибами // Материалы всероссийской конференции с международным участием «Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов Северной Евразии», Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2015. С. 176–178.

Ettl H., Gärtner G. Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen. Berlin. Springer Spektrum. 2014. VIII. 773 p.

Распространение белки-летяги (*Pteromys volans* L.) в прошлом и формирование ее современного ареала

Е.С. Паластрова

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

Ключевые слова: ареал, летяга, фауны, экологическая структура.

Цель работы — изучить историю формирования современного ареала белки-летяги. Для достижения цели были поставлены следующие задачи: 1) выявить ископаемые фауны, в которых были найдены остатки *Pteromys volans;* 2) провести анализ распространения *Pteromys volans* в прошлом; 3) провести анализ экологической структуры фаун, в составе которых были найдены остатки *Pteromys volans;* 4) провести сравнение существующих филогеографических данных с палеонтологическими в анализе ареалов *Pteromys volans.*

Использованы опубликованные и оригинальные данные о составе ископаемых фаун, включающие остатки белки-летяги: 1 — фауна раннего плейстоцена, 1 — среднего плейстоцена, 11 — позднего плейстоцена, 1 — раннего голоцена, 8 — среднего голоцена, 20 — позднего голоцена, 14 — субрецентных фаун, 21 фауна голоцена и 2 фауны позднего плейстоцена-голоцена.

В ходе анализа пространственно-временного распределения фаун и экологической структуры фаун, включающих белку-летягу, оценили соотношение остатков видов следующих ландшафтно-биотопических групп: лесная, лесостепная, лугово-лесостепная, степная, тундро-степная, тундровая и горностепная.

Фауны датированы с использованием радиоуглеродного метода, археологическим материалом, видовым составом фауны и эволюционным уровнем входящих в фауну видов.

Таким образом, по результатам работы мы сделали следующие выводы.

1. Самая древняя находка летяги в Северной Евразии датируется концом раннего — началом среднего плейстоцена. Вероятно, белка-летяга неоднократно заселяла Северную Евразию в раннем — среднем плейстоцене в межледниковья.

2. В позднем плейстоцене выделено 2 рефугиума — Алтае-Саянский и Приморский. В позднем плейстоцене основной ареал, возможно, находился в Центральном и Восточном Китае.

3. Анализ экологической структуры фаун показал, что летяга может входить в одну фауну с видами открытых — пищухи (*Ochotona* sp.), хомячки (*Cricetulus* sp.), суслики (*Spermophillus sp.*), степная пеструшка (*Lagurus lagurus*), узкочерепная полевка (*Microtus gregalis*) и др. — и полуоткрытых (хомяк обыкновенный (*Cricetus cricetus*), полевка обыкновенная (*Microtus arvalis*) ландшафтов. Причины этого могут быть тафономические и топологические (горные районы, экотонный эффект).

4. Анализ ареалов *Pteromys volans* показал соответствие филогеографических и палеонтологических данных.

Изменчивость краниального скелета сеголетков *Lissotriton vulgaris* Linnaeus, 1758 в градиенте урбанизации

Е.В. Перехрест[1], А.Г. Трофимов[1,2]

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

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

Ключевые слова: обыкновенный тритон, череп, оссификация, урбанизация.

Амфибии являются хорошими индикаторами экологических особенностей среды благодаря своей умеренной способности к миграции и двухфазному жизненному циклу, первый этап которого протекает в водоемах. Высокая проницаемость кожи амфибий и наличие анамниотического яйца, лишенного зародышевых оболочек, делают эмбриогенез и личиночное развитие амфибий в значительной степени зависимыми от абиотических и биотических факторов среды местообитаний, в частности таких, как геохимический фон, температура и пищевой рацион.

Для бесхвостых амфибий было показано, что различия в выживаемости, определяемые особенностями репродуктивной стратегии каждого из видов, оказывают влияние на спектр и частоту вариантов дефинитивных форм скелета амфибий в природных популяциях (Неустроева, 2012). Кроме того, существует связь между морфообликом животного и особенностями протекания онтогенеза в конкретных условиях среды (Gilbert, 2010), поэтому важно знать соотношение потенциального и реализованного спектров фенотипических вариантов, как результата действия «экологического сита» (Неустроева, Вершинин, 2011). Нет оснований сомневаться, что особенности оссификации скелета сеголеток *L. vulgaris* зависят не только от уровня тиреоидных гормонов (Smirnov, Vassilieva, 2003), но и от экологической специфики местообитаний, в которых протекает онтогенез новой генерации.

Обыкновенный тритон довольно широко распространен в Евразии и легко осваивает водоемы на урбанизированных территориях. Экофизиологической особенностью тритонов является высокая чувствительность к изменениям окружающей среды при значительном уровне толерантности к неблагоприятным условиям. В настоящей работе рассматривается влияние геохимических особенностей среды на развитие хвостатых амфибий.

Цель работы — изучить изменчивость краниального скелета сеголетков *Lissotriton vulgaris* L. 1758 в градиенте урбанизации.

Задачи:1) изучить изменчивость зарастания швов черепа исследуемых выборок, включая девиантные формы; 2) проанализировать взаимосвязь полученных спектров изменчивости с условиями местообитаний.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Общий объем материала — 72 сеголетка *L. vulgaris*. Материал собран в четырех зонах города Екатеринбурга, в соответствии с типизацией урбанизированных территорий (Вершинин, 1997): водоем на берегу р. Исети в районе ул. Декабристов (зона II — многоэтажная застройка; *N*=18); водоем около ул. Татищева, остановка Разъезд (зона III — малоэтажная застройка; *N*=15); Шарташский лесопарк (зона IV — лесопарковая зона; *N*=17); деревня Мраморское (загородный контрольный участок; *N*=22). Материал собран Д.Л. Берзиным и В.Л. Вершининым в период с мая по сентябрь 2011–2015 гг., в течении первых недель жизни после завершения метаморфоза. Гидрохимические показатели нерестовых водоемов определены в лаборатории физико-химических анализов Уральского Государственного Горного Университета. В работе использован метод бинарного окрашивания хрящевой и костной ткани альциановым синим и ализариновым красным соответственно (Wassersug, 1976). Анализ содержимого желудочно-кишечного тракта выполнен Д.Л. Берзиным. Статистическая обработка данных выполнена в пакете программ Statistica for Windows 6.0 и MS Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Установлено, что для данной фазы жизненного цикла обыкновенного тритона характерны три варианта зарастания срединного шва на границе лобных и теменных костей: 1) полное зарастание; 2) частичное зарастание шва, при котором имеется небольшая щель между костями; 3) шов не зарастает.

Наибольшая встречаемость варианта с полным зарастанием шва отмечена в зонах II и III. Только в зоне III не выявлено особей с незаросшим швом, а наименьшее зарастание шва характерно для популяций из зоны IV и контроля (рисунок).

При анализе взаимосвязи степени зарастания срединного шва черепа в градиенте урбанизации с минеральным составом воды и содержимым желудочно-кишечного тракта сеголетков тритонов (таблица) отмечено наличие прямой положительной корреляции (R=0.99, p=0.0003) между встречаемостью животных с полностью заросшим швом и минерализацией воды. На уровне тенденции от-

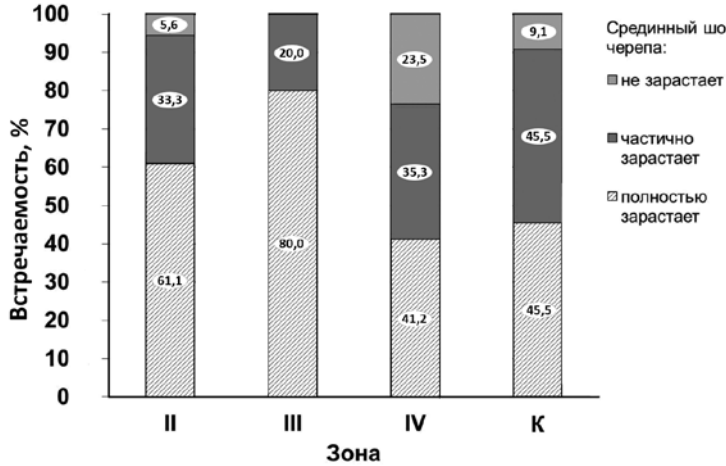

Рисунок. Соотношение степеней зарастания шва черепа в градиенте урбанизации.

Таблица. Изменение биотических и абиотических характеристик исследуемых популяций и среды в градиенте урбанизации

Зона	II	III	IV	K
Минерализация воды, мг/л	474.05	697.05	67.75	149.30
% окостеневших швов	66.67	80.00	41.18	45.45
% моллюсков в ЖКТ	33.80	31.20	3.20	3.80
pH воды	8.29	8.14	6.38	7.16
Температура воды, °C	18.00	19.00	14.00	12.00

мечена зависимость степени оссификации швов черепа от встречаемости моллюсков в желудочно-кишечном тракте тритонов, а также таких параметров среды, как температура и pH. Таким образом, можно предполагать возможный синергизм действия вышеупомянутых факторов на скорость зарастания срединного шва.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Показано, что к моменту завершения метаморфоза состояние срединного шва крыши черепа сеголетков обыкновенного тритона представлено тремя хорошо различимыми вариантами. Отмечено, что в условиях местообитаний селитебной части города (зон II и III) наблюдается акселерация, выражающаяся в раннем зарастании сре-

динного шва. Возможными причинами наблюдаемых отличий является повышенная минерализация поверхностных вод, а также рост доли кальцефильных организмов (моллюсков) в питании сеголетков *L. vulgaris*.

Авторы выражают благодарность Д.Л. Берзину за предоставление коллекционного материала, а также В.Л. Вершинину и С.Д. Вершининой за помощь и поддержку при подготовке рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вершинин В. Л. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий: Автореф. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1997. 47 с.

Неустроева Н.С. Морфологическая изменчивость скелета представителей рода *Rana* в условиях антропогенной дестабилизации среды // Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Казань, 2012. 22 с.

Неустроева Н.С., Вершинин В.Л. Скелетные отклонения сеголеток бесхвостых амфибий в условиях урбанизации // Вестник ОГУ. 2011. № 4. С. 85–90.

Gilbert S.F. Developmental biology. P: Sinauer Associates, Inc., 2010. 809 p.

Smirnov S.V., Vassilieva A.B. Bony Skull of the Smooth Newt *Triturus vulgaris* (Amphibia, Urodela: Salamandridae) and the Role of Thyroid Hormones in Its Ossification // Doklady Biological Sciences, V. 388. 2003. P. 73–75.

Wassersug R.J. A Procedure for Differential Staining of Cartilage and Bone in Whole Formalin-Fixed Vertebrates// Stain Technology. 1976. V. 51. № 2. P. 131–134.

Видовой состав и распространение лошадей (род *Equus*) Западной Сибири в позднем плейстоцене

Н.А. Пластеева

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: лошади, род Equus, поздний плейстоцен, Западная Сибирь.

ВВЕДЕНИЕ

В позднем плейстоцене в Западной Сибири совместно обитали две формы лошади — крупная и мелкая. В изучаемом регионе кости мелкой лошади встречаются лишь на юге, в большинстве пещерных местонахождений Алтая, Хакасии, и аллювиальных отложениях Предалтайской равнины. Крупная форма лошади — это вид *Equus ferus*, который был повсеместно распространен в Северной Евразии. Костные остатки мелкой формы относят к кулану *Equus hemionus* (Форонова, 1990; Kuzmin, 2011), плейстоценовому ослу *Equus hydruntinus* (Форонова, 1990; Васильев и др., 2006) или недавно описанному виду — лошади Оводова *Equus ovodovi* (Eisenmann, Vasiliev, 2011).

Таким образом, для позднего плейстоцена Западной Сибири в настоящий момент описаны четыре вида лошадей: лошадь, плейстоценовый осел, кулан и лошадь Оводова. Современный кулан обитает в Передней, Средней и Восточной Азии, остальные три вида полностью вымерли. Такое видовое разнообразие лошадей не является типичным для позднего плейстоцена и голоцена других регионов Северной Евразии. Известно совместное обитание представителей разных подродов лошадей. Так, в течение позднего плейстоцена и голоцена в Европе совместно обитали лошадь и плейстоценовый осел (van Asperen et al., 2012). В северном Прикаспии и Западной Сибири в голоцене одновременно обитали лошадь и кулан (Косинцев и др., 2013), а в историческое время в Монголии — лошадь Пржевальского и кулан (Млекопитающие.., 1961).

Цель данной работы — изучить морфологическое и таксономическое разнообразие лошадей Западной Сибири в позднем плейстоцене. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи: 1) провести сравнительный анализ морфологических признаков зубов и костей лошади Оводова, кулана и плейстоценового осла; 2) уточнить таксономическое положение лошадей региона; 3) изучить распространение лошади Оводова и кулана в позднем плейстоцене.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследования включает территорию Западносибирской равнины, Алтая и Хакасии и ограничен бассейнами рек Обь и Енисей. Материалом для работы послужили выборки костей из 7 местонахождений (рис. 1), в которых совместно присутствуют кости крупной и мелкой лошади.

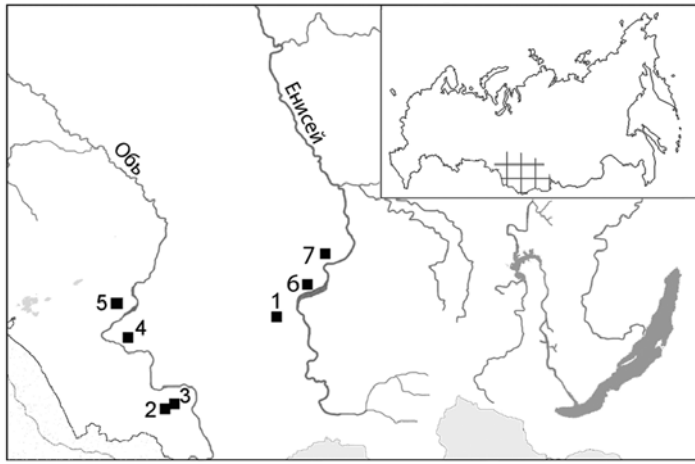

Рис. 1. Карта-схема района исследования (1 — грот Проскурякова, 2 — пещера Логово Гиены, 3 — пещера Окладникова, 4 — Тараданово, 5 — Чик, 6 — Куртак, 7 — Афонтова Гора II).

Радиоуглеродный возраст изученного материала соответствует второй половине позднего плейстоцена (58 000 — 10 200 л.н.). Костный материал из отложений пещер Алтая и Хакасии (Логово Гиены, Проскурякова, Окладникова), а также аллювиальные сборы с рек. Чик (Чик) и Енисей (Куртак) датируются каргинским интерстадиалом (58 000 — 24 000 л.н.) (Plasteeva et al., 2015). Большая часть радиоуглеродных дат, сделанных по костям млекопитающих из Тараданово, попадает в каргинский интерстадиал (Васильев, Орлова, 2006). Костный материал из Афонтовой Горы II датируется позднеледниковьем, от 15 000 до 12 000 л.н. (Дроздов, Артемьев, 2007).

Целых черепов и трубчатых костей лошадей среди изученного материала не оказалось, поэтому объектами исследования выбраны щечные зубы (*P2–M3*, *p2–m3*) и кости дистальных отделов конечностей (пястная, плюсневая, таранная, первые и вторые фаланги). Тре-

тьи и четвертые предкоренные, а также первые и вторые коренные зубы рассматривались совокупно.

На каждом элементе скелета изучены морфотипические и морфометрические признаки. На каждом зубе измерялись 4 метрических признака. Число морфотипических признаков для верхних зубов составило 13 (форма протокона, наличие шпоры, число складок на марках и т.д.), а на нижних зубах — 11 (форма двойной петли и лингвальной долинки, степень захождения эктофлексида в шейку двойной петли и т.д.). На пястной и плюсневой кости измеряли 9 метрических и 5 типических признаков; на таранной кости — 6 морфометрических и 4 типических признака; на первых и вторых фалангах — 8 морфометрических и 3 типических признака. Морфометрическое описание зубов и костей выполнено по общепринятой методике (Eisenmann et al., 1988). Индексы протокона и постфлексида, индексы ширины диафиза и выступания сагиттального гребня на костях высчитывались по стандартным формулам (Громова, 1949; Eisenmann et al., 1988).

В анализ включены кости только взрослых животных. Половой диморфизм на костях посткраниального скелета лошадей не выражен (van Asperen, 2013). Анализ морфологических признаков на зубах проведен с учетом высоты коронки зуба. Для этого были отобраны средне стертые экземпляры зубов с высотой коронки от 30 до 50 мм. Всего изучено 800 зубов и 632 кости ископаемых лошадей.

Находки плейстоценового кулана немногочисленны и их видовые признаки недостаточно четко описаны, поэтому нами использованы коллекции по голоценовому кулану Прикаспия (коллекции зоологического музея ИЭРиЖ УрО РАН) и современному кулану с территории Монголии и Туркменистана (коллекции ЗИН РАН, данные V. Eisenmann, *Equus* actuels et récemment éteints...). Сведения о морфологических признаках и размерах костей плейстоценового осла взяты из опубликованных источников (Громова, 1949; Eisenmann, Baryshnikov, 1994).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для видовой диагностики мелкой формы проанализированы морфотипические и морфометрические признаки трех видов лошадей, описанных для района исследования — плейстоценовый осел, кулан и лошадь Оводова. Все три вида характеризуются общими морфологическими признаками на зубах и костях скелета. На нижних зубах лингвофлексид всегда V-образный, стенки протоконида и гипоконида на нижних коренных зубах (*m1–2*) всегда округлые. На верхних зубах протокон часто в форме «сапожка», с выпуклым буккальным краем и вогнутым лингвальным краем; шпора на верхних коренных зубах (*M1–2*) отсутствует или очень мала.

Изучение морфотипических признаков зубов ископаемых, голоценовых и современных лошадей показало, что ряд признаков, которые раньше использовались для диагностики плейстоценового осла и кулана не являются видоспецифичными. Такой признак, как глубокий эктофлексид заходящий на *m1–2* в шейку двойной петли, был описан как видоспецифичный для плейстоценового осла, и отсутствующий у кулана (Eisenmann, 2010). Однако этот признак выражен также у кулана и лошади Оводова (рис. 2).

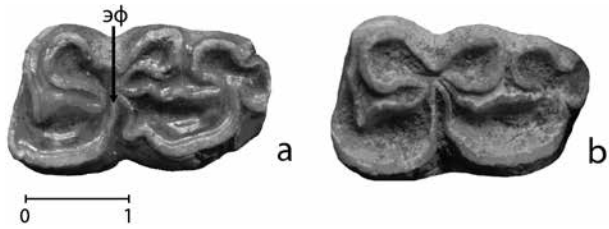

Рис. 2. Особенности строения нижних коренных зубов (m1–2) лошади Оводова (a) и кулана (b). Эф — эктофлексид.

В выборках нижних коренных зубов (*m1–2*) *E. ovodovi* из пещер Логово Гиены, Окладникова и грота Проскурякова этот признак отмечен более чем у 98% экземпляров зубов (*n*=71). В коллекциях рецентного и голоценового кулана этот признак отмечен у 65% экземпляров зубов (*n*=34). Надежных видодиагностирующих признаков в форме эмалевого рисунка на зубах у лошади Оводова и кулана не обнаружено. Изученные морфотипические признаки на зубах проявляются как у лошади Оводова, так и у кулана и носят частотный характер.

Морфотипических отличий в строении пястных, плюсневых и таранных костей *E. hydruntinus*, *E. hemionus* и *E. ovodovi* не отмечено. Для всех трех видов характерны стройные пястные и плюсневые кости, слабое выступание сагиттального гребня на дистальном конце пястных и плюсневых костей, слабое развитие задненаружного отростка на проксимальном конце плюсневой кости. Таранные кости более узкие, чем у настоящих лошадей, со слабо- или среднеразвитым медиальным мускульным бугром.

Наибольшие отличия в абсолютных размерах и пропорциях зубов характерны для плейстоценового осла (*E. hydruntinus*) (табл. 1).

Различий в абсолютных размерах и пропорциях зубов кулана и лошади Оводова не отмечено. Значения абсолютных размеров костей двух видов значительно перекрываются. Различия наблюдаются

Таблица 1. Размеры и пропорции верхних и нижних коренных зубов ряда ископаемых и современных лошадей (*n*; Mean / Min-Max)

Вид	Длина *M1–2*	Индекс протокона	Длина *m1–2*	Индекс постфлексида
E. ovodovi, Западная Сибирь	113; 24.3 20.1–27.1	113; 48.0 34.0–58.0	97; 24.7 22.5–29.0	97; 38.9 27.7–53.8
E. hydruntinus, Крым (Eisenmann, Baryshnikov, 1994)	26; 21.1 19.0–23.6	26; 37.2 26.9–52.6	22; 23.4 20.9–25.7	22; 42.7 32.4–54.7
E. hemionus, голоцен, Прикаспий	44; 24.7 21.6–28.6	43; 46.2 37.9–54.6	27; 23.9 20.9–27.9	26; 39.1 28.6–46.8
E. hemionus, рецент., Монголия (данные V. Eisenmann)	20; 24.0 21.5–27.0	20; 49.8 42.6–61.3	19; 24.6 23.0–28.0	19; 42.2 31.3–47.5

лишь в пропорциях костей. Кости кулана характеризуются значительной грацильностью: ширина диафиза пястных и плюсневых костей относительно их длины меньше, чем у лошади Оводова (табл. 2).

Значительной стройностью отличаются также первые фаланги кулана, что отражается в их пропорциях. По ширине диафиза фаланги, относимой к ее длине, кулан схож с плейстоценовым ослом, тогда как фаланги лошади Оводова характеризуются большей массивностью (табл. 3).

Таким образом, по пропорциям костей кулан наиболее близок к плейстоценовому ослу и хорошо отличается от лошади Оводова.

Таблица 2. Размеры и пропорции пястной кости ряда ископаемых и современных лошадей (*n*; Mean / Min-Max)

Вид	Длина пястной кости	Индекс ширины диафиза	Индекс выступания гребня
E. ovodovi, Западная Сибирь	15; 231.6 219.0–250.3	14; 14.0 12.8–14.9	22; 88.7 84.7–92.8
E. hydruntinus, Крым (Eisenmann, Baryshnikov, 1994)	33; 211.8 196.0–228.0	–	–
E. hydruntinus, Западная Европа (Громова, 1949)	2; - 219.0–221.0	2; - 11.3–12.3	–
E. hemionus, голоцен, Прикаспий	3; 233.8 225.5–240.9	3; 12.7 11.6–13.5	23; 88.0 84.4–93.8
E. hemionus, рецент., Монголия (данные V. Eisenmann)	10; 229.9 220.0–240.0	10; 11.8 10.9–12.7	10; 89.8 87.1–93.5

Таблица 3. Относительная ширина диафиза первой фаланги ряда ископаемых и современных лошадей

Вид	Передняя конечность		Задняя конечность	
	n	Mean / Min-Max	*n*	Mean / Min-Max
E. ovodovi, Западная Сибирь	6	35.2 / 32.9–36.8	6	34.2 / 33.5–35.5
E. hydruntinus, Крым (Громова, 1949)	3	31.4 / 29.3–32.9	2	29.2–34.0
E. hemionus (Афонтова Гора II)	1	31.8	1	29.9
E. hemionus, голоцен, Прикаспий	2	31.5–33.0	1	30.5
E. hemionus, рецент., Монголия (данные V. Eisenmann)	9	31.1 / 29.2–36.3	9	32.9 / 29.5–36.5

Филогенетическую близость плейстоценового осла и кулана подтверждают также результаты молекулярно-генетических исследований. По современным представлениям, эти два вида совместно не обитали: ареал плейстоценового осла включал европейский континент, Крым, Кавказ и Переднюю Азию (Orlando et al., 2006), тогда как кулан населял Центральную, Восточную и Южную Азию.

Проведенная ревизия ископаемых остатков лошадей с территории Западной Сибири позволяет отнести все костные остатки мелкой лошади каргинского интерстадиала к лошади Оводова (*E. ovodovi*). Этот вид был распространен лишь в юго-восточной части Западной Сибири — от Приобского плато до Енисея. К западу от Приобского плато находок мелкой лошади не известно (Plasteeva et al., 2015). На север вид далеко не проникал: его находки происходят с территории, расположенной южнее 60° с.ш.

Радиоуглеродные даты находок свидетельствуют о том, что лошадь Оводова вымерла в конце каргинского интерстадиала. Наиболее поздние находки *E. ovodovi* из Чика имеют радиоуглеродный возраст 23 200±800 л.н. (Plasteeva et al., 2015). В отложениях более позднего времени Алтая и Хакасии костей мелкой лошади не обнаружено.

Достоверные находки кулана встречены лишь в одном местонахождении в Приенисейской Сибири (Афонтова Гора II). Малочисленность находок кулана не позволяет реконструировать границы его ареала в Западной Сибири. В течение позднего плейстоцена кулан встречается в Восточной Азии и уже в голоцене его ареал охватывает зону пустынь, полупустынь и степей от Забайкалья до Прикаспия (Млекопитающие.., 1961). Находки кулана из Афонтовой Горы II да-

тируются позднеледниковьем, от 15 000 до 12 000 л.н., что свидетельствует о его появлении в Западной Сибири после периода последнего максимума похолодания (24 000–17 000 л.н.), когда лошадь Оводова на этой территории уже вымерла.

В опубликованных источниках (Форонова, 1990) приводятся сведения о находках зубов и костей плейстоценового осла в Северной Азии. Однако находки зубов описаны по морфотипическим признакам, которые характерны также для кулана и лошади Оводова, а абсолютные размеры этих зубов попадают в зону перекрытия трех видов. Пястные и плюсневые кости «плейстоценового осла» из Кузнецкой котловины (Форонова, 1990) по своим размерам превышают типичного *E. hydruntinus* Европы и по пропорциям сходны с настоящими лошадьми. Индексы выступания сагиттального гребня пястных и плюсневых костей из Кузнецкой котловины имеют низкие значения (81.6% и 82.5% для пястной кости; 79.9–86.8% для плюсневой кости), тогда как у плейстоценового осла значения этого признака обычно больше 87% (Громова, 1949). Таким образом, достоверных находок плейстоценового осла в Западной Сибири нет. Этот вид, вероятно, в рассматриваемом регионе не обитал.

В составе позднеплейстоценовых фаун Западной Сибири род *Equus* в разное время был представлен только двумя видами лошадей: в каргинском интерстадиале совместно обитали настоящие лошади *E. ferus* и лошадь Оводова *E. ovodovi*; в позднеледниковье — *E. ferus* и кулан *E. hemionus*.

ВЫВОДЫ

1. На территории Западной Сибири в позднем плейстоцене совместно обитали лишь два вида лошадей: настоящие лошади (*Equus ferus*) и мелкие лошади: лошадь Оводова *Equus ovodovi* в каргинском интерстадиале, кулан *Equus hemionus* — в позднеледниковье.

2. Ареал лошади Оводова в позднем плейстоцене был ограничен территорией Приобского плато, Алтая и Хакасии.

3. Кулан появился в Западной Сибири лишь в конце позднего плейстоцена, после вымирания лошади Оводова.

Автор выражает искреннюю благодарность канд. биол. наук С.К. Васильеву (Институт археологии и этнографии СО РАН, г. Новосибирск) за предоставленные материалы и помощь на каждом этапе работы. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проект № 16–34–00423 мол_а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Громова В.И. История лошадей (рода *Equus*) в Старом Свете. М.; Л.: АН СССР, 1949. 374 с.

Васильев С.К., Орлова Л.А. К вопросу о возрасте Тарадановского местонахождения фауны крупных млекопитающих // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. 2006. Т. XII. Ч. 1. С. 36–42.

Дроздов Н.И., Артемьев Е.В. Палеолит Афонтовой Горы: последние данные — новые вопросы // Археология, этнография и антропология Евразии. 2007. Т. 1 (29). С. 39–45.

Косинцев П.А., Пластеева Н.А., Васильев С.К. Дикие лошади (*Equus* (*Equus*) s.l.) Западной Сибири в голоцене // Зоологический журнал. Т. 92. № 9. 2013. С. 1107–1116.

Млекопитающие Советского Союза / под ред. В.Г. Гептнера, Н.П. Наумова. М.: Высш. шк., 1961. Т. 1. С. 698–714.

Форонова И.В. Ископаемые лошади Кузнецкой котловины. Новосибирск: ИГиГ СО АН СССР, 1990. 131 с.

Eisenmann V., Alberdi M.T., de Giuli G., Staeche U. Studying fossil horses. Vol. 1: Methodology // Collected papers after the «New York International Hipparion Conference, 1981». Leiden; New York; København; Köln, 1988. 71 p.

Eisenmann V., Baryshnikov G. Equus cf. *taubachensis* et *E. hydruntinus* de la grotte de Prolom 2 (Crimee, Ukraine) // Bull. Mus. natl. Hist. Nat., Paris. 1994. Ser.4. T. 16. Sect. C. № 2–4. P. 329–347

Eisenmann V. Sussemionus, a new subgenus of *Equus* (Perissodactyla, Mammalia) // Comptes rendus Biologies. 2010. V. 333. P. 235–240.

Eisenmann V., Vasiliev S.K. Unexpected finding of a new *Equus* species (Perissodactyla, Mammalia) belonging to a supposedly extinct sub-genus in Late Pleistocene deposits of Khakassia (southwestern Siberia) // Geodiverisitas. 2011. V. 33. №. 3. P. 519–530.

Equus actuels et récemment éteints // Vera Eisenmann: URL: http://www.vera-eisenmann.com/equidae-equus-actuels-et-recemment-eteints-rubrique17.html

Kuzmin Ya.V. Mammalian fauna from Palaeolithic sites in the Upper Yenisei river basin (Southern Siberia): review of the current zooarchaeological evidence // International Journal of Osteoarchaeology. 2011. V. 21. P. 218–228.

*Orlando L., Mashkour M., Burke A.*et al. Geographic distribution of an extinct equid (*Equus hydruntinus*: Mammalia, Equidae) revealed by morphological and genetical analyses of fossils // Molecular Ecology. 2006. V. 15. P. 2083–2093.

Plasteeva N.A., Vasiliev S.K., Kosintsev P.A. Equus (*Sussemionus*) *ovodovi* Eisenmann et Vasiliev, 2011 from the Late Pleistocene of Western Siberia // Russian Journal of Theriology. 2015. V. 14. № 2. P. 187–200.

van Asperen E.N., Stefaniak K., Proskurnyak I., Ridush B. Equids from Emine-Bair-Khosar Cave (Crimea, Ukraine): co-occurrence of the stenonid *Equus hydruntinus* and the caballoid *E. ferus latipes* based on skull and postcranial remains. Palaeontologia electronica. 2012. V. 15: 5A.

van Asperen E.N. Implications of age variation and sexual dimorphism in modern Equids for middle Pleistocene Equid taxonomy // Intern. Journ. Osteoarchaeology. 2013. V. 23. P. 1–12.

Адвентивная флора Якшур-Бодьинского района Удмуртской Республики

Н.А. Прозорова
Удмуртский госуниверситет, г. Ижевск

Ключевые слова: адвентивная флора, натурализация, синантропизация.

В результате антропогенного воздействия происходит синантропизация флоры и растительности, исчезают редкие аборигенные виды растений, расселяются новые, не известные ранее на данной территории, которые принято называть адвентивными. Доля адвентивных видов неизменно увеличивается, в связи с этим исследования адвентивной флоры в настоящее время не менее важны, чем изучение только аборигенной флоры.

Якшур-Бодьинский район находится в центральной части Удмуртской Республики. Граничит с Игринским, Шарканским, Воткинским, Завьяловским, Увинским и Селтинским районами. Площадь района составляет около 18 км^2, т.е. 4% от территории всей республики. Административный центр — с. Якшур-Бодья — находится в 42 км севернее г. Ижевска. На территории района проживает около 21.5 тыс. человек (Удмуртская Республика, 2000). Якшур-Бодьинский район находится в агроклиматической зоне с умеренно теплым и умеренно влажным климатом. Площадь территории на 63% покрыта лесом. Наиболее распространенными типами являются еловые и елово-пихтовые леса (Лесной план ..., 2010).

Якшур-Бодьинский район до недавнего времени являлся относительно слабо изученным в отношении адвентивной флоры по сравнению со многими другими районами Удмуртии. Для этой территории до сих пор не был составлен список адвентивных видов растений и не проводился анализ адвентивной флоры. В связи с этим, нам было необходимо изучить и проанализировать адвентивную флору Якшур-Бодьинского района.

На основании изучения литературных источников, электронной базы данных УдГУ (UDU) и собственных полевых исследований, проведенных в 2013–2015 гг., в Якшур-Бодьинском районе выявлено 419 видов адвентивной флоры, относящихся к 255 родам и 66 семействам. Из них 4 вида являются новыми для Удмуртии (*Dimorphotheca hybrida* (L.) DC.; *Ficus benjamina* L.; *Carthamus tinctorius* L.; *Dodartia orientalis* L.) и 119 видов — новыми для Якшур-Бодьинского района.

Доминирующими по числу видов семействами являются *Asteraceae* (69 видов), *Poaceae* (36), *Brassicaceae* (32), *Rosaceae* (31), *Chenopodiaceae* (27), *Fabaceae* (22), *Solanaceae* (18), *Lamiaceae* (16), *Polygonaceae* (11), *Apiaceae* (10). Первые 10 семейств содержат в своем составе 64.9% (272 вида) от всех выявленных видов. Также все эти семейства являются лидирующими в адвентивной флоре Удмуртской Республики в целом (Пузырев, 2006).

В родо-видовом спектре лидируют роды *Artemisia* (10 видов), *Chenopodium* (9), *Atriplex* (7), *Amaranthus* (7), *Populus* (6). На долю первых 5 родов, которые включают большее количество видов, приходится 9.3% всех адвентивных видов Якшур-Бодьинского района.

По классификации жизненных форм К. Раункиера (1907) (Одум, 1975) в адвентивной флоре Якшур-Бодьинского района терофиты (205 видов; 48.9%) по числу видов преобладают над гемикриптофитами (126; 30,1%), фанерофитами (56; 13.4%), геофитами (21; 5.0%), хамефитами (9; 2.1%) и гидрофитами (2; 0.5%).

В спектре жизненных форм, выделенных по классификации И. Г. Серебрякова (Серебряков, 1962) малолетники (230 видов; 54.5%) лидируют над многолетниками (132; 31.5%), деревьями (30; 7.6%), кустарниками (26; 6.2%) и кустарничками (1; 0.2%). Это объясняется тем, что малолетники размножаются исключительно семенами, поэтому легче переносят неблагоприятные условия и легче распространяются.

По способу иммиграции адвентивных видов выявлено преобладание эргазиофигофитов (240 видов; 57.3%) над ксенофитами (179; 42.7%), что отличает адвентивную флору данного района от адвентивной флоры Удмуртии, где лидируют ксенофиты (Пузырев, 2006).

По степени натурализации адвентивных видов, эфемерофиты (318 видов; 75,9%) господствуют над эпекофитами (91; 21.6%) и агриофитами (10; 2.4%). Среди эфемерофитов лидирует группа эргазиофигофитов (228; 71.7%), а среди эпекофитов — группа ксенофитов (86 видов; 27%).

Географический анализ, проведенный на основе приуроченности естественных ареалов адвентивных видов к определенным регионам, показал преобладание евроазиатских (71 вид; 16.9%), средиземноморских (56 видов; 13.4%), североамериканских (55 видов; 13.1%) и ирано-туранских (46 видов; 11.0%) видов над западноевропейскими (33; 7.9%), восточноазиатскими (23; 5.5%), средиземноморско-ирано-туранскими (22; 5.3%), азиатскими (20; 4.8%), южноамериканскими (15; 3.6%), центральноамериканскими (15; 3.6%) и другими видами. Таким образом, из числа адвентивных видов преобладают выходцы из отдаленных от Удмуртии географических областей. На долю 10

лидирующих географических элементов приходится 85.0% (356 видов).

Наибольшее количество адвентивных видов в Якшур-Бодьинском районе обнаружено на свалках мусора (236 видов), насыпях железных (131) и автомобильных (141) дорог, огородах (104). Стенотопные виды адвентивных растений (190 видов; 46%) в количественном отношении преобладают над олиготопными (119; 28%) и эвритопными (110; 26%) видами.

При сравнении адвентивной флоры Якшур-Бодьинского района с адвентивными флорами Воткинского и Шарканского районов во многом выявилась схожесть этих флор: всем флорам свойственны сходные закономерности относительно способа иммиграции, степени натурализации, а также в распределении адвентивных видов по жизненным формам. По числу адвентивных видов Якшур-Бодьинский район более сходен с Воткинским районом, чем с Шарканским, насчитывающих соответственно 448 (Зянкина, 2012) и 310 (Батаногова, 2013). Небольшие различия наблюдаются в родо-видовом спектре и в распределении адвентивных видов по географическому происхождению.

Число адвентивных видов Якшур-Бодьинского (286 видов) и Чуровского Муниципальных Образований (МО) (216) выше, чем в Кекоранском (150), Селычкинском (145), Лынгинском (140), Старозятцинском (122). МО «Якшур-Бодьинское» насчитывает наибольшее количество видов, т. к. оно больше по площади и количеству населения. В это МО входит с. Якшур-Бодья — административный центр района с развитой инфраструктурой. МО «Чуровское», МО «Кекоранское», МО «Селычкинское» и МО «Лынгинское» содержат большое количество видов, потому что по территориям этих муниципальных образований проходит железная дорога.

В ходе исследований впервые была подробно изучена и проанализирована адвентивная флора Якшур-Бодьинского района Удмуртской Республики. В результате выявлен видовой состав и составлен обобщенный список адвентивных видов района. В будущем мы планируем провести дополнительные исследования по выявлению новых адвентивных видов Якшур-Бодьинского района.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батаногова Ю. Н. Адвентивная флора Шарканского района Удмурткой Республики. Выпускная квалификационная (дипломная) работа. Ижевск, 2013.

Зянкина Е.Н. Адвентивная флора Воткинского района Удмуртской Республики. Магистерская диссертация. Ижевск, 2012. 155. с.

Лесной план Удмуртской Республики. Ижевск, 2010. 260 с.

Одум Ю. Основы экологии. — М.: Мир, 1975. 744 с.

Пузырев А. Н. «Изучение адвентивной флоры в Удмуртской Республике // Адвентивная и синантропная флора России и стран ближнего зарубежья: состояние и перспективы: Мат-лы III международной научной конференции (Ижевск, 19–22 сентября 2006 г.) / Под. ред. О.Г. Барановой и А.Н. Пузырева. Ижевск, 2006. 124 с.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.

Удмуртская Республика: Энциклопедия / гл. ред. В.В. Туганаев. Ижевск: Удмуртия, 2000. 799 с.

Зависимость термических свойств криогенных почв Ямальской лесотундры от их физико-химических и морфологических характеристик

А.Э. Прокопенко, В.В. Валдайских

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

Ключевые слова: криолитозона, вечная мерзлота, многолетняя мерзлота, сезонно-талый слой, криогенные почвы, термический режим почв.

В связи с глобальным изменением климата все большее значение приобретают исследования термического режима почв, при этом особая роль отведена почвам криолитозоны. На территории России площадь почв, формирующихся в условиях вечной мерзлоты, составляет 63.5% (Некрасова, 1991). Было выявлено смещение границы зоны вечной мерзлоты к северу под влиянием потепления климата к концу XXI в., а диапазон изменений глубины сезонно-талого слоя по отношению к современным значениям составляет от 20 см до 2 м (Павлова и др., 2007). В литературе указывается, что температурный режим почвогрунтов находится в прямой зависимости от их местоположения, типа почвы, ее механического состава, структуры, положения в рельефе, растительного покрова, степени увлажненности (Арчегова, 2007; Губин, Лупачев, 2008; Кулькова, Шавалиева, 2011). Отмечается, что температура многолетней мерзлоты в последние десятилетия имеет слабую тенденцию к повышению. Так, в работах А.В. Павлова с коллегами и Н.Г. Москаленко (Павлов и др., 2002; Moskalenko, 2013) показано, что в районе г. Надым в Западной Сибири средняя температура мерзлоты на глубине 10 м (слой с минимальными годовыми колебаниями температур) за период наблюдений с 1972 г. увеличилась с -1.8°С до -0.4°С.

Цель настоящей работы — изучение термических свойств криогенных почв в зависимости от их физико-химических и морфологических характеристик. Объекты исследования — криогенные почвы западной окраины Западно-Сибирской равнины на левобережье реки Оби в зоне распространения многолетней мерзлоты в районе г. Лабытнанги. В районе исследования было выделено и описано пять различных по термическому режиму групп почв. Их разделение обусловлено следующими факторами: гранулометрическим составом; наличием, характером и мощностью органогенных горизонтов (торфа, гумуса); характером растительности; влажностью почв; по-

ложением в мезорельефе. В литературе отмечено, что особенности строения и свойства тундровых мерзлотных почв и подстилающих многолетнемерзлых пород можно охарактеризовать как единый почвенно-геокриологический комплекс (Каверин и др., 2012).

На основе полевых данных, полученных с помощью автоматических термодатчиков (Decagon Devices, США), изучались основные закономерности междусуточной динамики изменения температуры вглубь профиля в разных типах почв лесотундры на глубине от 2 до 100 см; а также влияние высоты снежного покрова на температурный режим почв.

Во всех изучаемых почвах в течение сезона наблюдаются непериодические резкие изменения температуры по профилю, что вызвано как температурными аномалиями, так и иными погодными факторами: проливными дождями, снегопадами, резким усилением ветра, сдувающего снежный покров с открытых пространств и др. (рисунок).

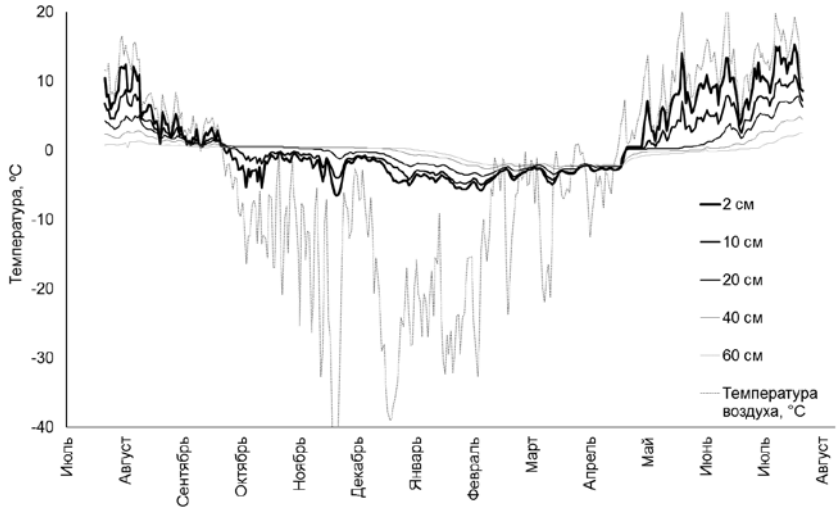

Рисунок. Изменение температуры на разных глубинах почвенного профиля на примере зональных тундровых глеевых почв с августа 2014 по август 2015 г.

Можно составить следующий ряд в направлении «теплые» почвы > «холодные» почвы: подзолы под лесом на песках > подзолы и подбуры под тундрой на супесях > пойменные почвы на суглинках > тундровые глеевые почвы на суглинках > болотные почвы на глинах. Поверхностный слой почв значительно быстрее откликается

на изменение температуры воздуха, ниже по профилю наблюдается затухающие колебания, уменьшается их амплитуда. С установлением устойчивых морозов температуры всех горизонтов «холодных» почв быстро приближаются к нулевой отметке, тогда как «теплые» почвы на суглинках и глинах на супесях и песках достаточно долго показывают положительные значения. Обратная картина наблюдается после схода снега. Увеличение мощности снежного покрова имеет прямо пропорциональную связь с повышением температур приповерхностного слоя почв.

Различия в температурном режиме почв обуславливают разную глубину активного слоя изучаемых почв. Чем тяжелее гранулометрический состав, тем меньше дренированность почв и мощнее торфяной горизонт, и, как следствие, меньше глубина сезонного оттаивания. Таким образом, наилучшими теплоизолирующими свойствами обладают и, следовательно, создают наиболее благоприятные условия для сохранения многолетней мерзлоты, суглинистые почвы под тундровой растительностью и болотные почвы с мощными торфяными горизонтами.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ в рамках выполнения государственного задания № 236, код проекта 2485.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арчегова Н.Б. Термический режим тундровых почв в условиях освоения и восстановления естественной растительности // Почвоведение. 2007. № 8. С. 954–960.

Губин С.В., Лупачев А.В. Почвообразование и подстилающая мерзлота // Почвоведение. 2008. № 6. С. 655–667.

Каверин Д.А., Пастухов А.В., Мажитова Г.Г. О современном состоянии почвенно-геокриологического комплекса в южной тундре европейского северо-востока // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2012. № 2(10). С. 51–56.

Кулькова Л.В., Шавалиева Н.Г. Сезонная динамика температуры почв лесных и открытых биотопов заповедника «Басеги» // Вестник пермского университета. 2011. № 3–4. С. 45–49.

Некрасова И.А. Вечна ли вечная мерзлота? М.: Недра, 1991. 128 с.

Павлов А.В., Ананьева Г.В., Дроздов Д.С. и др. Мониторинг сезонноталого слоя и температуры мерзлого грунта на севере России // Криосфера Земли. 2002. Т. 4. № 4. С. 30–39.

Павлова Т.В., Катцов В.М., Надежина Е.Д. и др. Расчет эволюции криосферы в XX и XXI веках с использованием глобальных климатических моделей нового поколения // Криосфера Земли. 2007. № 1. С. 3–13.

Moskalenko N.G. Impact of climate warming on vegetation cover and permafrost in West Siberia northern taiga // Natural Science. 2013. V. 5. № 1A. P. 144–148.

Структура листа инвазивного *Acer negundo* и адвентивного *A. platanoides*

С.В. Пьянков, В.А. Кицман

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

Ключевые слова: инвазивные растения, инвазивный синдром, структура листа, Acer negundo.

Инвазивные растения, активно распространяющиеся в экосистемах многих регионов, обычно характеризуются ускоренным ростом в сравнении с совместно произрастающими местными растениями. Изучению свойств, обеспечивающих их высокую конкурентоспособность инвазивных растений, посвящены многочисленные работы. Инвазивный синдром — набор признаков инвазивного вида, помогающий внедряться в новые сообщества. К функциональным признакам инвазивного синдрома в надземной сфере относят высокую интенсивность фотосинтеза (Smith et al., 2014; Jo et al., 2015), высокую относительную скорость роста (Pysek, 1997), высокую пластичность физиологических параметров, низкую конструкционную цену листьев (Shen et al., 2011). Цель данной работы — проверить справедливость гипотезы о различии в структуре листа в связи с инвазивным статусом растений на примере видов одного рода инвазивного для Среднего Урала *Acer negundo* L. и адвентивного *A. platanoides* L.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Модельные виды: *Acer negundo* L. и *A. platanoides*. *A. negundo* (клен американский) — инвазивный для Европы вид (DAISIE 2011), включен в Черную книгу Средней России (Виноградова и др., 2010) и Черный список Среднего Урала (Третьякова, Куликов, 2014). Он распространился по долинам рек, полям, вдоль железнодорожных полотен и обочин дорог. *A. platanoides* (клен остролистный) — распространен в лесной зоне Европы, на восток доходит до Предуралья. На Среднем Урале клен остролистный интродуцирован в конце XIX в. как декоративное растение (Мамаев, Дорофеева, 2005).

Из известных для г. Екатеринбурга и окрестностей точек совместного произрастания *A. negundo* и *A. platanoides* выбраны два местообитания.

1) Дендрарий Ботанического сада УрО РАН. Куртины *A. negundo* частично посажены, а частично представляют результат естественно-

го возобновления. Куртины *A. platanoides* посажены. Прилегающая растительность — сосновый лес вейниково-черничный. 2) Лесопарк им. Лесоводов России. Растительность — сосновый лес разнотравный. Куртины *A. negundo* и *A. platanoides* частично посажены, частично представляют результат семенного возобновления.

Фрагменты листьев отбирали в конце июня — начале июля 2015 г. у пяти разных особей каждого вида в каждом районе исследования и фиксировали в 3.5%-ном растворе глутарового альдегида в фосфатном буфере (pH=7.4). В лабораторных условиях на фрагментах листьев методом световой микроскопии определяли число клеток и хлоропластов в единице площади листа, объем клеток, число хлоропластов в клетке, индекс мембран клеток (ИМК) (Мокроносов, 1978; Иванова, Пьянков, 2002). Использовали двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA) в программе STATISTICA 7 (Statsoft Inc.), учетная единица — среднее значения признака у особи.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Структура листа у *A. negundo* и *A. platanoides* различалась, прежде всего, по количественным параметрам мезофилла. Инвазивный *A. negundo* обладал большими размерами клеток как палисадной, так и губчатой паренхимы (рисунок, а, б). Объем палисадной клетки *A. negundo* был в 3 раза выше, а объем губчатой клетки — в 2 раза выше объемов клеток *A. platanoides*. При этом клетки *A. negundo* были заполнены большим числом хлоропластов (рисунок, в, г). У *A. platanoides* число клеток палисадной паренхимы было больше (рисунок, д), однако по общему числу клеток мезофилла в единице площади листа различий не обнаружено (рисунок, е). *A. platanoides* характеризовался мелкими клетками мезофилла, которые содержали меньше хлоропластов (рисунок, ж). Благодаря большим размерам клеток *A. negundo* имел более высокие значения общей поверхности клеток в единице площади листа (ИМК) (рисунок, з).

Известно, что отношение общей площади поверхности клеток мезофилла к площади листа (ИМК) положительно коррелирует с уровнем ассимиляции CO_2 (Nobel, Walker, 1985; Ticha, 1988). Поскольку существует тесная связь ИМК с интенсивностью физиологических процессов (Nobel, Walker, 1985; Ticha, 1988), полученные данные позволяют сделать вывод о более высокой фотосинтетической способности листа у инвазивного вида по сравнению с адвентивным. Это соответствует имеющимся литературным данным, в которых показано, что инвазивные виды отличаются большей интенсивностью фотосинтеза в сравнении с местными (Lapointe et al., 2012).

Выражаем благодарность д.б.н. Веселкину Д.В. за идею работы и к.б.н. Иванову Л.А. за консультативную поддержку.

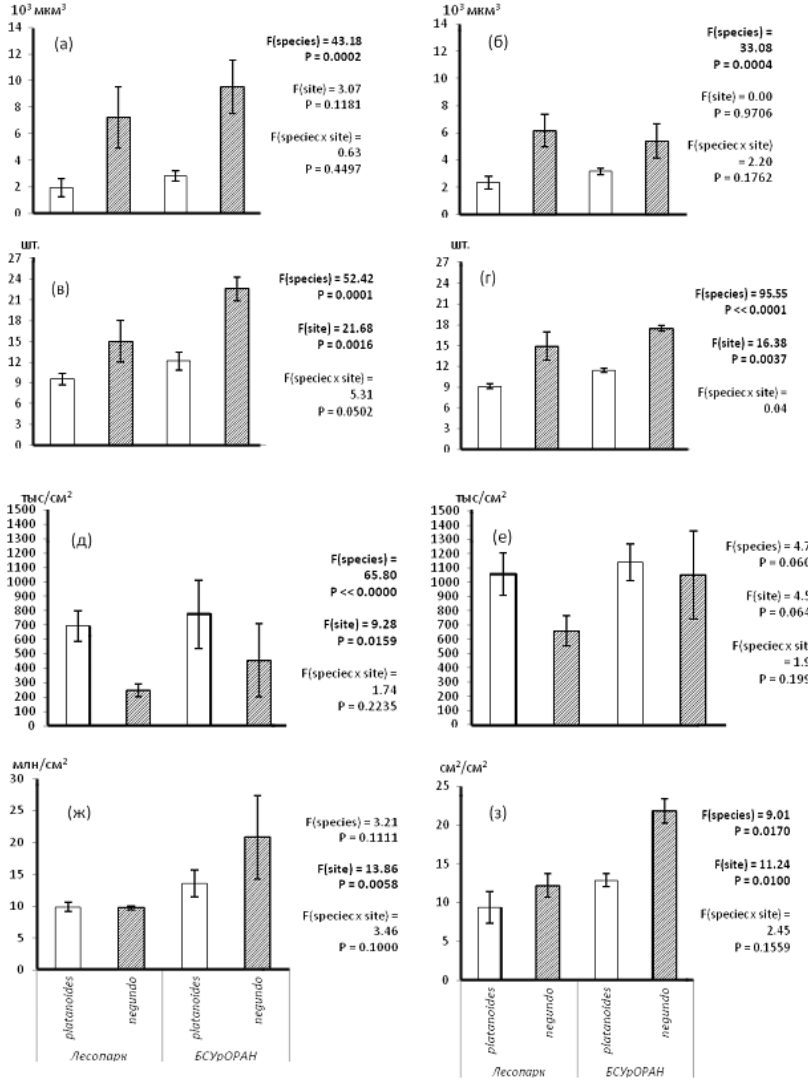

Рисунок. Сравнительная характеристика количественных параметров мезофилла A. platanoides и A. negundo:
а — объем клетки палисадной ткани, б — объем клетки губчатой ткани, в — число хлоропластов в клетке палисадной ткани, г — число хлоропластов в клетке губчатой ткани, д — число клеток палисадной ткани в единице площади листа, е — число клеток палисадной и губчатой ткани в единице площади листа, ж — число хлоропластов в единице площади листа палисадной и губчатой ткани, е — индекс мембран клеток Высота столбика — среднее арифметическое, интервалы — стандартное отклонение. F (….) — значение критерия Фишера; P — уровень значимости.

Исследование проведено при финансовой поддержке РФФИ (проект № 15–04–07770).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Иванова Л.А., Пьянков В.И. Влияние экологических факторов на структурные показатели мезофилла листа растений // Бот. журнал. 2002. № 12. С. 17–28.

Мамаев С.А., Дорофеева Л.М. Интродукция клена на Урале. Екатеринбург: УрО РАН, 2005. 104 с.

Мокроносов А.Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, 1978. С. 5–15.

Третьякова А.С., Куликов П.В. Адвентивный компонент флоры Свердловской области: биоэкологические особенности // Науки о земле. 2014. Т. 1. С. 57–67.

Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe (DAISIE) http://www.europe-aliens.org/

Jo I., Fridley J.D., Frank D.A. Linking above- and belowground resource use strategies for native and invasive species of temperate deciduous forests // Biol. Invasions. 2015. V. 17. P. 1545–1554.

Lapointe B.E., Herren W.L., Bedford B.J. Effects of hurricanes, land use, and water management on nutrient and microbial pollution: St. Lucie Estuary, Southeast Florida // J. Coastal Research. 2012. V. 28. № 6. P. 1345–1361.

Nobel P.S., Walker D.B. Structure of leaf photosynthetic tissue // Photosynthetic Mechanisms and Environment. Elsevier Sci. Publ.1985. P. 501–536.

Pysek P. Clonality and plant invasion: can a trait make a difference? // The ecology and evolution of clonal plants. Backhuys, Leyden, 1997. P. 405–427.

Shen X., Peng S., Chen B. Do higher resource capture ability and utilization efficiency facilitate the successful invasion of native plants? // Biological Invasions. 2011. V. 13. P. 869–881.

Smith M.S., Fridley J.D., Goebel M. et al. Links between belowground and aboveground resource-related traits reveal species growth strategies that promote invasive advantages // Plos One. 2014. V. 9. № 8. P. 1–11.

Ticha I. The use of quantitative anatomy for studying conductances for CO_2 transfer in photosynthesis // Acta Univ. Carolinae-Biologica.1988. V. 31. P. 111–119.

Структура базовых элементов поведения гнездящейся пары и птенца сапсана (*Falco peregrinus* Tunstall, 1771)

А.Д. Рудацкая[1], А.В. Хлопотова[2], М.Ю. Шершнев[2]

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

[2] *Природный парк «Река Чусовая»*

Ключевые слова: видеонаблюдение, паттерны, сапсан.

В 2011 г. в Башкирии, на Ямале и Среднем Урале при изучении сапсана с целью минимизации беспокойства птиц начали активно использовать камеры видеонаблюдения, устанавливая их у гнезда (Мурадов, Маматов, 2011; Хлопотова и др., 2011; Хлопотова, 2013; Хлопотова и др., 2016). В долине реки Чусовой нами было выбрано два модельных гнездовых участка, на которых велась круглосуточная видеосъемка с 2012 по 2014 гг. К накопленному видеоматериалу можно обращаться многократно, корректируя вектор анализа.

В бюджете времени взрослых птиц и птенцов на гнезде мы выделили дискретные элементы — паттерны (Дольник, 2004; Харитонов, 2007). Конец каждого предыдущего паттерна являлся началом следующего. У птенца с первой недели отмечены паттерны «сон», «бодрствование», «дремота», «крик». На второй неделе в его поведении проявляются паттерны «чистка оперения», «взмахи крыльями» и «терзание остатков пищи». И у самки, и у самца в момент насиживания кладки отмечен паттерн «переворачивание яиц», во время выкармливания птенцов проявляется паттерн «кормление». Временной отрезок, когда взрослая птица покидала гнездо, мы обозначали как паттерн «отсутствие», который представляет собой совокупность всех действий птицы вне гнезда. Анализ бюджетов времени проводился в программе STATISTICA 9 (StatSoft Inc.).

При сравнении четырех суточных хронометражей активности сапсана в 2014 г. на разных стадиях гнездования (насиживание кладки, первая, вторая и третья неделя возраста птенцов) была выяснена степень участия каждого из родителей в обогреве кладки или птенца. Мы обнаружили, что самец принимал участие в насиживании кладки, затрачивая на это 8.25 ч (против затраченных самкой 11.97 ч) времени суточного хронометража. Смена взрослых птиц на кладке занимала меньше 30 с. Оба родителя периодически переворачивали яйца в кладке. Даже во время насиживания самец не спал на гнезде, —

полноценно он отдыхал за пределами гнезда. С двухнедельного возраста птенца обогревала преимущественно самка. По мере роста птенца самка покидала его надолго в утренние часы, при этом самец не всегда сменял ее.

Анализ показал, что структура поведения самца зависит от фазы насиживания и периода выкармливания птенцов, у самки от этого зависит только средняя длительность паттернов. Наибольшую часть суток самец проводит вне гнездовой ниши; у самки, сидящей на гнезде, преобладающий паттерн — «бодрствование». По мере взросления птенца в его поведении проявлялись новые элементы: крик, чистка оперения, взмахи крыльями и терзание остатков пищи. Таким образом, видеонаблюдение на гнезде позволило получить наименее искаженные присутствием наблюдателя данные о гнездовой биологии сапсана.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дольник В.Р. Изучение поведения животных с помощью анализа их бюджетов времени и энергии. // Русский орнитологический журнал. 2004. № 249. С. 22–32.

Мурадов О.В., Маматов А.Ф. Гнездование сапсана в городе Аша Челябинской области // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург, 2011. С. 85–88.

Харитонов С. П. Особенности изучения поведения колониальных птиц: как наблюдать за большим числом особей сразу // Методы и теоретические аспекты исследования морских птиц: Материалы V Всероссийской школы по морской биологии (25–27 октября 2006 г., г. Ростов-на-Дону). Ростов на Дону, 2007. С. 105–122.

Хлопотова А.В., Шершнев М.Ю., Соколов А.А. и др. Опыт использования фото- и видеорегистраторов при изучении экологии сапсана (*Falco peregrinus calidus*) на Южном Ямале // Дистанционные методы исследования в зоологии. Материалы научной конференции, 28–29 ноября 2011 г. Москва, 2011. С. 97.

Хлопотова А. В. Изучение экологии сапсана (*Falco peregrinus* Tunstall, 1771) в Природном парке «Река Чусовая» // Экология. 2013. № 4. С. 318–320.

Хлопотова А.В., Шершнев М.Ю., Рудацкая А.Д. Результаты мониторинга гнездовой группировки сапсана на реке Чусовой // Хищные птицы Северной Евразии: Проблемы и адаптации в современных условиях. Ростов на Дону, 2016. С. 350–354.

Шалфей австрийский на Среднем Урале: биологические особенности и возможности использования

А.К. Савва[1], О.А. Киселева[2]

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

[2]*Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург*

Ключевые слова: анатомия, интродукция, лекарственные растения, морфология.

Выполненная работа является частью комплексного исследования возможностей интродукции видов рода шалфей (*Salvia* L.) на Среднем Урале. *Salvia austriaca* Jacq. обладает набором ценных лекарственных свойств (Pădure et al., 2008; Coisin et al., 2012; Veličković et al., 2012). Цель работы — изучение биологических особенностей вида *S. austriaca*, интродуцируемого на Среднем Урале. Задачи: 1) изучение возможностей введения *S. austriaca* в культуру в условиях Урала; 2) описание морфолого-анатомических признаков надземной части *S. austriaca* как ценного лекарственного растения.

Первичный интродукционный опыт заложен на базе лаборатории интродукции травянистых растений Ботанического сада УрО РАН. Всхожесть семян *S. austriaca* составила 90%. Две особи из 450 зацвело, а перезимовало 72% растений. Изучение анатомического строения органов производили на временных и постоянных микропрепаратах, изготовленных с помощью микротома или от руки согласно общепринятым методикам.

Отмечены особенности организации стебля *S. austriaca*: мощное кольцо вторичной ксилемы, однорядные сердцевинные лучи, многослойные кольца ксилемы, присутствие вторичной и первичной флоэмы в виде полукруглых секторов по периферии центрального цилиндра, наличие обширных участков уголковой колленхимы. Средние значения длины трихом в верхней части стебля около 1380 мкм, в средней части — 1360 мкм, в нижней части — 1440 мкм. Клетки эпидермиса листа имеют извилистые стенки, устьица диацитные, лист голый и волоски расположены только по жилкам с нижней поверхности листа. Средняя длина трихом центральной жилки около 1700 мкм.

Таким образом, можно заключить, что 1) в ходе изучения первичного интродукционного испытания *S. austriaca* продемонстрировал высокую всхожесть семян, жизнеспособность проростков, что говорит в пользу целесообразности его культивирования в данных условиях. 2) проведенная инвентаризация особенностей морфолого-анатомической организации отдельных частей *S. austriaca*, в том числе описание специфики опушения, сделало возможным разработку схем идентификации растений данного вида и их фрагментов по макро- и микроскопическим признакам.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума УрО РАН (проект № 15–12–4–35).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Coisin M., Necula R., Grigoraş V. et al. Phytochemical evaluation of some salvia species from Romanian flora // Analele Ştiinţifice ale Universităţii «Al. I. Cuza» Iaşis. II a. Biologie vegetală. 2012. V. 58. № 1. P. 35–44.

Pădure I.M., Burzo I., Mihăiescu D. et al. Chemical constituents of the essential oils of eight species of *Salvia* L. (Lamiaceae) from Romania // Acta Horti Bot. Bucurest. 2008. V. 35. URL: http://www.researchgate.net/publication/272664121

Veličković D.T., Ristić M.S., Milosavljević N.P. et al. Chemical composition of the essential oils of *Salvia austriaca* Jacq. and *Salvia amplexicaulis* Lam. from Serbia // Agro Food Industry Hi Tech. 2012. P. 56–58.

Листостебельные мхи каменистых субстратов дендрологического парка «Южные культуры»

Э.С. Сайлер

Специализированный учебно-научный центр Уральского федерального университета им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург

Ключевые слова: мохообразные, листостебельные мхи, петрофитные мхи, дендрологический парк «Южные культуры», эндемичные виды.

Данные о распространении и другие сведения о флоре мохообразных Адлерского района г. Сочи до сих пор не обобщены и большая часть территории до настоящего времени не исследована. Поэтому целью данной работы является инвентаризация и оценка распространения листостебельных мхов на территории дендрологического парка «Южные культуры».

Для достижения поставленной цели были решены следующие задачи: 1) собрать и определить мохообразные, произрастающие на каменистых субстратах дендрологического парка «Южные культуры»; 2) Выявить виды мхов данной территории, нуждающиеся в охране (созологически значимых).

Исследования проводили в дендрологическом парке «Южные культуры» (43°42' с.ш. и 39°93' в. д.), площадью 22 га. Район исследований расположен в западной части России у берега р. Мзымта. Близость Черного моря определяет влажный субтропический климат. Среднегодовая температура составляет 13.8-14.5°С, среднее годовое количество осадков – 1400 мм. Осадки выпадают, в основном, в виде дождей и редко снег, относительная влажность воздуха в ущельях может достигать 90%. Растительный покров характеризуется преобладанием лесного и лугового типов с ярко выраженными чертами мезофильности.

Изучены личные коллекции петрофитных мхов (13 образцов. Образец представляет собой дерновину мха диаметром 5 см., по возможности имеющие спорофиты, отобранные при бриофлористических выездах на территорию парка в феврале 2016 г). Исследования проводили преимущественно маршрутным методом, при этом были охвачены только каменистые субстраты. Определение образцов проводили с применением микроскопов «Микромед 3 Professional», «Микромед-С12», и бинокуляра «МБС-10», по определителю (Игнатов, Игнатова, 2003, 2004). Образец сложного для классификации

вида (*Didymodon rigidulus*) определяли с применением 10%-ного раствора КОН.

По результатам работы составили аннотированный список видов с указанием субстратов, на которых обнаруживался вид:

Brachythecium rutabulum (Hedw.) Schimp. – камни.

Oxyrrhynchium hians (Hedw.) Loeske. – камни, почва, основание стволов деревьев.

Eurhynchiastrum pulchellum (Hedw.) Ignatov et Ignatova. – камни, почва, основание стволов деревьев.

Tortula muralis var. *aestiva* Hedw. – камни.

Sciurohypnum plumosum (Hedw.) Ignatov & Huttunen. – камни, гнилая древесина, основание стволов деревьев.

Oxystegus tenuirostris (Hooker & Taylor) A. Smith. –камни.

Didymodon rigidulus Hedw. – камни.

Weissia controversa Hedw. – камни.

Fissidens bryoides Hedw. – камни, почва.

Leucodon immersus Lindb. – камни, стволы деревьев.

Hygroamblystegium tenax (Hedw.) Jenn. – камни.

Всего на территории дендрологического парка «Южные культуры» и в ряде сопредельных районов было выявлено 11 видов петрофитных мхов; два вида являются новыми для парка – *Oxystegus tenuirostris* (Hooker & Taylor) A. Smith, *Didymodon rigidulus* Hedw. (Природные комплексы ..., 2009). Мохообразные обнаружены преимущественно в центральной части парка близ водоемов и каналов.

Семь из 11 видов были найдены в гроте. Это, очевидно, связано с тем, что в нем наблюдаются оптимальные условия для мохообразных: влажность и достаточное количество света.

Было выявлено три редких вида: *Oxystegus tenuirostris* (Hooker & Taylor) A. Smith., *Weissia controversa* Hedw., *Fissidens bryoides* Hedw. Эти виды являются редкими на территории центральной и северо-западной частей России (Красная книга..., 2004; Максимов, Максимова, 2005; Немыкин, 2007; Природные комплексы..., 2009), а для Кавказской части России их распространение остается все еще слабо изученным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. Том 1. Sphagnaceae – Hedwigiaceae. М.: КМК, 2003. С. 608.

Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. Том 2. Fontinalaceae – Amblystegiaceae. М.: КМК, 2004. С. 609–944.

Красная книга Вологодской области. Т. 2. Растения и грибы / Отв. ред. Конечная Г. Ю., Суслова Т. А.: ВГПУ:Русь, 2004. 360 с.

Максимов А. И., Максимова Т. А. Материалы к флоре листостебельных мхов планируемого природного парка «Кожозерский» (Архангельская область) // Труды КарНЦ РАН. 2005. № 7. С. 181–193.

Немыкин А. А. Мхи заповедника «Белогорье» (Белгородская обл.) // Вестник СПбГУ. Серия 3. Биология. 2007. № 2. С. 42–57.

Природные комплексы Имеретинской низменности: биологическое разнообразие, созологическая значимость, рекомендации по сохранению / Под ред. д.б.н. В.В. Акатова. Краснодар: ООО «Копи-Принт», 2009. 93 с.

Митохондриальная ДНК и история сосны обыкновенной в Крыму и на Кавказе

Н.В. Семериков

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: митохондриальная ДНК, генетическая изменчивость, популяции, Pinus sylvestris.

ВВЕДЕНИЕ

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) — широко распространённый в Евразии вид, характеризующийся большой экологической амплитудой и высокой генетической изменчивостью в определённых частях ареала (Правдин, 1964; Санников и др., 2012). Особенно велика изменчивость и генетическая дифференциация популяций в высокогорных районах, где велика роль горно-механической изоляции популяций. К таким районам относятся, в частности, Украинские Карпаты, Большой и Малый Кавказ (Санников, Петрова, 2003). Кроме того, популяции *Pinus sylvestris* в данных районах в высокой степени изолированы от остальной части ареала сосны обыкновенной. Поэтому данные районы представляют особый интерес для изучения генетической изменчивости и биогеографии сосны обыкновенной.

Митохондриальная ДНК (мтДНК) видов сем. Pinaceae в череде поколений передаётся преимущественно по материнской линии, соответственно скорость обмена генетическим материалом ограничивается невысокой дальностью разлёта семян от родительского дерева. Следствием этого является длительное сохранение у видов хвойных популяционной структуры, возникшей в ходе изоляций в отдельных рефугиумах и последующего расселения из них. Эта популяционная структура является источником информации об истории вида.

С целью изучения истории популяций *Pinus sylvestris* L. в Крыму и на Кавказе мы провели исследование генетической изменчивости 6 маркеров мтДНК. Были поставлены следующие задачи: 1) Проанализировать изменчивость митохондриальной ДНК в популяциях *P. sylvestris* L. на территории Крыма и Кавказа в сравнении с популяциями Северной Евразии; 2) На основе исследования изменчивости митохондриальной ДНК изучить историю формирования генофонда популяций сосны обыкновенной в этих регионах.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

По шести локусам мтДНК (табл. 1) были проанализированы следующие выборки из 15 естественных популяций Кавказа и Крыма (табл. 2). Для сравнения были проанализированы выборки с территории Русской равнины и Западной Сибири соответственно: Петрозаводск и Тюмень.

Таблица 1. Аллельный состав гаплотипов по шести локусам мтДНК

Гаплотипы мтДНК	Аллели в локусах митохондриальной ДНК					
	syn31F[1]	nad7 intron1[2]	NODE1[3]	NODE_new497[3]	NODE4[3]	sy184[1]
d	m	d	c	a	g	t
d1	m	d	a	a	g	t
d2	c	d	a	c	g	g
c	c	a	a	c	t	g
b	m	a	a	c	t	g
a	c	c	a	c	t	g

Примечание: [1]Семериков В. Л., не опуб., [2]Jaramillo-Correa et al., 2004, [3]Семериков В. Л. и др., 2015.

Был проведён анализ состава гаплотипов мтДНК в выборках. Анализ структуры молекулярной генетической изменчивости AMOVA был проведен с помощью программы Arlequin v. 3.5.1.2 (Excoffier et al., 2011).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В Крыму и на Кавказе выявлено три гаплотипа. Гаплотип **d**, распространенный в Восточном Кавказе, отличается от гаплотипов, типичных для Европейской России пятью-шестью мутациями. Гаплотип **d1**, характерный для Крыма, отличается от основного гаплотипа Европейской России пятью мутациями, а от Восточного Кавказа — одной. Гаплотип **d2**, характерный для Западного Кавказа, отличался от Европейской России двумя мутациями и от Восточного Кавказа — четырьмя (см. табл. 1). То есть гаплотипы сосны обыкновенной Крыма и Западного Кавказа были промежуточными по отношению к европейскому и восточнокавказскому гаплотипам и, очевидно, имеют рекомбинантное происхождение. Рекомбинация могла быть следствием вторичных контактов кавказских и европейских популяций, благодаря миграциям сосны с Русской равнины в Причерноморье.

Таблица 2. Географическое размещение, гаплотипы и дифференциация популяций Кавказ-Крым и основной части ареала *Pinus sylvestris* L. (p — уровень значимости).

Выборки	Координаты выборок		Число особей в выборке	Гаплотипы мтДНК	Парные *Fst* ($p < 0.001$)	
	с. ш.	в. д.			Петрозаводск	Тюмень
Основная часть ареала						
1. Петрозаводск	61° 47’	34° 16’	24	**a, b, c**	–	–
2. Тюмень	57° 09’	65° 32’	24	**b, c**	0.175	–
Крым						
3. Крымский з-к	44° 34’	34° 13’	24	**d1**	0.913	0.970
Западный Кавказ						
4. Большой Утриш	44° 45’	37° 25’	34	**d2**	0.840	0.944
5. Гузерипль	43° 59’	40° 07’	24	**d2**	0.811	0.933
6. Геленджик	44° 35’	38° 23’	12	**d2**	0.759	0.911
7. Туапсе	44° 07’	39° 05’	12	**d2**	0.759	0.911
Восточный Кавказ						
8. Дагестан 1	42° 25’	47° 03’	24	**d**	0.928	0.975
9. Дагестан 2	42° 24’	46° 54’	24	**d**	0.928	0.975
10. Дагестан 3	42° 19’	47° 09’	24	**d**	0.928	0.975
11. Теберда	43° 22’	41° 44’	25	**d**	0.930	0.976
12. Озеро Рица	43° 28’	40° 32’	26	**d**	0.928	0.975
13. Сев. Осетия	43° 02’	44° 17’	12	**d**	0.905	0.967
14. Баксан	43° 35’	42° 59’	24	**d**	0.928	0.975
15. Батуми	41° 37’	41° 38’	13	**d**	0.907	0.968
16. Белоканы	41° 43’	46° 25’	15	**d**	0.914	0.969
17. Степанаван	40° 59’	44° 22’	4	**d**	0.878	0.957

Сокращения численности популяций сосны в ходе климатичеких флуктуаций плейстоцена, по-видимому, привели к фиксации гаплотипов **d1** и **d2** в Крыму и на Западном Кавказе (см. табл. 2).

Все выборки с территории Крыма и Кавказа оказались мономорфными по составу гаплотипов мтДНК ($H < 0.001$). Полиморфизм был обнаружен только в популяциях основной части ареала. Отсутствие изменчивости в популяциях Крыма и Кавказа, вероятно, обусловле-

но сокращениями численности и длительной изоляцией в условиях горного рельефа.

Была выявлена значительная генетическая дифференциация популяций (F_{st} = 0.979; $p < 0.001$). Предварительно было выделено четыре группы популяций: основная часть ареала, Крым, Западный Кавказ и Восточный Кавказ. Популяции Западного Кавказа оказались генетически наиболее близкими к популяциям основной части ареала (см. табл. 2), что соответствует предполагаемым миграциям бореальной биоты на Кавказ через причерноморскую область. Эти данные частично соответствуют результатам аллозимных исследований, на основании которых С.Н. Санников и др. (2012) выделяют в данном регионе две географические расы — крымско-западнокавказскую *P. sylvestris* var. *hamata* Steven. и восточнозакавказскую *P. sylvestris* var. *kochiana* Klotzch ex C.Koch. Крымско-западнокавказская географическая раса произрастает на северном макросклоне Большого Кавказского хребта, в Крыму и Западном Закавказье (Туапсе, Рица). В этой географической расе Санников и др. (2012) выделили крымскую группу в ранге отдельной формы («крымская» группа популяций — f. *tavrica* nova, nom. prov.), которая по результатам наших исследований выделяется в отдельную группу популяций. Восточнозакавказская раса (южный склон Большого Кавказа, Малый Кавказ) имеет еще большие отличия от остальных групп. Между собой две выделенные на Кавказе расы отличаются примерно так же, как крымско-западнокавказская раса от основного ареала. Крымско-западнокавказская раса (Крымский з-к, Б. Утриш, Гузерипль) также обособляется от других групп популяций на основе исследования хлоропластных микросателлитов (Семериков, 2015).

Генетические потоки с территории Русской равнины в Крым и Кавказ могли проходить через островные популяции в низовьях Дона и Днепра в плейстоцене и голоцене. Это подтверждается стабильным присутствием ископаемых остатков сосны обыкновенной во всех слоях отложений, датируемых плейстоценом, в разрезах, сделанных в низовьях Днепра и Дона (Гричук, 1989). Также есть свидетельства присутствия сосны обыкновенной немного севернее Крыма в начале голоцена 9–11 тыс. л. н. (Binney et al., 2009). Вероятно также существование генетического обмена между популяциями Малой Азии и Кавказа, так как аллель **d** в локусе *nad7 (intron 1)*, выявленная нами для популяций Крыма и Кавказа, идентична аллели, выявленной в Малой Азии в исследованиях других авторов (Naydenov et al., 2007; Pyhajarvi et al., 2008). Филогеографические исследования видов, имеющих Европейско-Кавказское распространение, как правило, обнаруживают глубокую дифференциацию кавказских и северных популяций (*Frangula alnus* Mill., *Dryas octopetala* L., *Saxifraga paniculata* Mill.)

(Hampe et al., 2003; Skrede et al., 2006; Reisch, 2008). У можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.), вида экологически сходного с *P. sylvestris*, наблюдается близкая филогеографическая структура, что предполагает участие одинаковых исторических процессов.

ВЫВОДЫ

1. Сосна обыкновенная в Крыму и на Западном Кавказе имеет смешанное европейско-кавказское происхождение.

2. Выделяются 4 группы популяций: основная часть ареала, Крым, Западный Кавказ и Восточный Кавказ.

3. Полученные данные подтверждают возможность рекомбинации митохондриальной ДНК сосны обыкновенной.

4. Сосна обыкновенная на Кавказе испытывала значительные изменения численности под влиянием климатических флуктуаций, приводящие к инсуляризации популяций и потере генетического разнообразия.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты № 16–04–00948 и 15–12–4–29).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. М.: Наука, 1964. 191 с.

Санников С.Н., Петрова И.В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 247 с.

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

Семериков В.Л., Путинцева Ю.А., Орешкова Н.В. и др. Разработка новых маркеров митохондриальной ДНК сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) для популяционно-генетических и филогеографических исследований // Генетика. 2015. Т. 51. Вып. 12. С. 1386–1390.

Семериков Н.В. Изучение дифференциации популяций на основе изменчивости хлоропластных микросателлитных локусов у видов рода *Pinus* в Крыму и на Кавказе // Экология. Генетика. Эволюция. Материалы конф. молодых ученых 13–17 апреля 2015 г., 2015. С. 129–137.

Binney H.A., Willis K.J., Edwards M.E. et al. The distribution of late-Quaternary woody taxa in northern Eurasia: evidence from a new macrofossil database // Quaternary Science Reviews. 2009. P. 2445–2464.

Excoffier L., Lischer H. ARLEQUIN ver. 3.5: An Integrated Software Package for Population Genetics Data Analysis. Bern: Computational and Molecular Population Genetics Lab (CMPG), Institute of Ecology and Evolution, University of Bern, 2011. 174 p.

Hampe A., Arroyo J., Jordano P., Petit R.J. Rangewide phylogeography of a bird-dispersed Eurasian shrub: contrasting Mediterranean and temperate glacial refugia // Molecular Ecology. 2003. V. 12. P. 3415–3426.

Jaramillo-Correa J. P., Beaulieu J., Bousquet J. Variation in mitochondrial DNA reveals multiple distant glacial refugia in black spruce (*Picea mariana*), a transcontinental North American conifer // Mol. Ecol. 2004. V. 13. P. 2735–2747.

Naydenov K., Senneville S., Beaulieu J. et al. Glacial vicariance in Eurasia: mitochondrial DNA evidence from Scots pine for complex heritage involving genetically distinct refugia at mid-northern latitudes and in Asia Minor // BCM Evol. Biol. 2007. V. 7. № 233. P. 1471–2148.

Pyhajarvi T., Salmela M., Savolainen O. Colonization routes of *Pinus sylvestris* inferred from distribution of mitochondrial DNA variation // Tree Genetics & Genomes. 2008. V. 4. № 2. P. 247–254.

Reisch C. Glacial history of *Saxifraga paniculata* (*Saxifragaceae*): molecular biogeography of a disjunct arctic-alpine species from Europe and North America // Biological Journal of the Linnean Society. 2008. V. 93. P. 385–398.

Skrede I., Eidesen P.B., Portela R.P., Brochmann C. Refugia, differentiation and postglacial migration in arcticalpine Eurasia, exemplified by the mountain avens (*Dryas octopetala* L.) // Molecular Ecology. 2006. V. 15. P. 1827–1840.

Оценка качества сохранности ДНК в музейных образцах тканей животных

П.А. Сибиряков [1], Л.И. Амерханова [1,2]

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

Ключевые слова: выделение ДНК, музейные образцы, ПЦР, сохранность ДНК.

ВВЕДЕНИЕ

Музейные коллекции, ввиду богатого таксономического состава и обширного географического охвата, являются уникальным источником материала для молекулярно-генетических исследований. Именно благодаря музейным коллекциям становится возможным изучение динамики генетического разнообразия популяций животных с течением длительных (десятки лет) промежутков времени и генетический анализ вымерших популяций и таксонов (Hale et al., 2001; Martinkova, Searle, 2006). Однако музейные образцы часто остаются неисследованными в силу значительной трудоемкости и сложности методик выделения ДНК, что связано с ее постепенной деградацией в неоптимальных условиях хранения и контаминацией образцов средовой ДНК (Martinkova, Searle, 2006).

Степень и скорость деградации ДНК зависят от многих факторов, в том числе от методов сбора материала, его фиксации, условий хранения, воздействия вредителей и т.д. (Gilbert et al., 2007; Thomsen et al., 2009). Хорошо известно влияние физических факторов на сохранность ДНК, в частности, температуры и влажности (Willerslev et al., 2004). Также последние исследования показали крайне негативное воздействие некоторых инсектицидов, применяемых для обработки коллекций, на сохранность ДНК в музейных образцах (Espeland, 2010). Таким образом, для оценки пригодности музейных образцов для дальнейших молекулярно-генетических исследований необходимо проведение оценки качества ДНК в музейных образцах, так как даже при успешном выделении ДНК, пригодной для последующего ПЦР-анализа, в образце могут отсутствовать фрагменты необходимой длины.

Цель данной работы — проведение оценки сохранности ДНК в образцах млекопитающих и жесткокрылых из коллекций зоологических музеев. Для достижения поставленной цели были сформулированы следующие задачи: 1) отработать методики выделения ДНК из

музейных образцов костной ткани и шкур млекопитающих, а также из музейных образцов жесткокрылых; 2) оценить количество и качества ДНК, сохраняющейся в музейных образцах млекопитающих и жесткокрылых; 3) составить рекомендации по хранению музейных образцов на основании анализа собственных и литературных данных.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для выполнения данной работы послужили препараты тотальной ДНК, выделенные в ходе проведения исследований в лаборатории филогенетики и биохронологии из образцов, входящих в зоологические коллекции музея ИЭРиЖ УрО РАН (г. Екатеринбург), а также личные коллекции сотрудников ИЭРиЖ УрО РАН и Сургутского госуниверситета. Проанализированы 532 препарата тотальной ДНК, выделенной из образцов, различных по срокам хранения и типу консервации (табл. 1).

Выбор методик выделения ДНК из различных образцов осуществляли по результатам анализа литературных данных и экспериментов, заключавшихся в комбинации различных способов получения лизата тканей, очистки раствора от примесей и иммобилизации ДНК из раствора. В качестве исходных использовали протоколы выделения ДНК, приведенные в следующих работах (Folmer, 1994; Su et al., 2003; Rohland, Hofreiter, 2007).

Таблица 1. Типы образцов, использованные для оценки качества сохранности ДНК

Группа	Типы тканей	Условия консервации	Сроки хранения (лет)	*N*
Жесткокрылые: *Pterostichus oblongopunctatus; Carabus nemoralis; C. sibiricus*	целый жук, либо его конечности	96% этанол	0–1	21
		сухой образец	2–45	37
		живой	–	2
Млекопитающие: *Microtus arvalis; M. rossiaemeridionalis; Sylvaemus flavicollis; Pteromys volans*	печень	96% этанол	4–5	5
	мышечная и хрящевая	96% этанол	0–7	357
		хранение при температуре -80°С	10–17	22
	костная	сухой образец (погадки)	1–13	8
		сухой образец (после камеральной обработки, включая варку)	4–34	13
	шкура	сухой образец	2–43	67

Метод выделения считали пригодным для дальнейшей работы, если препараты тотальной ДНК были удовлетворительно чистыми по результатам спектрофотометрического анализа (соотношения поглощения УФ излучения на длинах волн 230, 260 и 280 нм) и если данным методом удавалось выделить пригодную для дальнейшего ПЦР-анализа ДНК (за исключением случаев, когда ПЦР-анализ не давал результатов в силу сильной фрагментации ДНК, что подтверждалось результатами анализа длины фрагментов ДНК, наблюдаемых при электрофорезе препаратов тотальной ДНК).

Анализ сохранности ДНК проводили с использованием следующих критериев:

I — оценка количества ДНК, выделенной из образца. Количество ДНК, выделенной из образца, оценивалось методом спектрофотометрического анализа в нг/мкл, после чего производили пересчет полученного значения на объем элюирующего буфера для вычисления точного количества (мкг) ДНК, выделенной из каждого образца.

II — оценка качества сохранности ДНК. 1) оценка длины фрагментов, наблюдаемых при гель-электрофорезе препаратов тотальной ДНК; 2) проведение ПЦР на специфичные фрагменты длиной от ≈300 до ≈4800 пар оснований (п.о.).

Для проведения ПЦР на образцах жесткокрылых были выбраны следующие фрагменты: 1) участок гена *ND5* (мтДНК) длиной 1 065 п.о. с использованием праймеров VI.04 и VI.06 (Su et al., 2003); 2) участок гена *COI* (мтДНК) длиной 650 п.о. (праймеры LCO1490 и HCO2198) (Folmer, 1994).

Для проведения ПЦР на образцах млекопитающих были выбраны следующие фрагменты: 1) фрагменты, использованные для видовой идентификации видов-двойников обыкновенных полевок (Nerkrutenko et al., 1999) длиной 533 п.о. для *Microtus arvalis* и 447 п.о. для *M. rossiaemeridionalis*; 2) частичные и полные фрагменты гена цитохрома *b* с фланкирующими участками тРНК (мтДНК) (длиной от 300 до 1 200 п.о.) с использованием универсальных праймеров (Tougard et al., 2007); 3) частичные последовательности мтДНК длиной ≈4 800 п.о. (собственные праймеры).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Оптимизация методов выделения ДНК. Каждый из использованных методов выделения ДНК представляет собой комбинацию различных подходов, используемых для получения лизата тканей, очистки раствора от примесей и иммобилизации ДНК из раствора. Описание использованных вариантов компоновки этапов выделения ДНК, а также типы образцов, для которых был использован тот или иной подход, даны в табл. 2.

Таблица 2. Методы выделения ДНК

Лизирующий буфер	Метод очистки ДНК	Метод иммобилизации ДНК из раствора	Типы образцов, для которых использовали данный метод, и степень успешности выделения	
			Успешно	Неуспешно
Протеиназа К, SDS	6М раствор NaCl		- мышечная и хрящевая ткани млекопитающих	- жесткокрылые; - ткани печени млекопитающих; - музейные образцы шкур млекопитающих
	смесь фенол-хлороформ-изоамиловый спирт	преципитация этанолом или изопропанолом	- мышечная и хрящевая ткани млекопитающих; - такни печени млекопитающих; - образцы костной ткани млекопитающих; - жесткокрылые	–
	смесь фенол-хлороформ-изоамиловый спирт и 6М раствор NaCl		- музейные образцы шкур млекопитающих	–
	6М раствор NaCl pH=4	осаждение ДНК на поверхности силикатных частиц	- мышечная и хрящевая ткани млекопитающих; - музейные образцы шкур млекопитающих; - жесткокрылые	- ткани печени млекопитающих
	5М раствор GuSCN pH=4		- мышечная ткань млекопитающих; - образцы костной ткани млекопитающих	–
Протеиназа К, CTAB	смесь фенол-хлороформ-изоамиловый спирт	преципитация этанолом или изопропанолом	жесткокрылые	–
	смесь фенол-хлороформ-изоамиловый спирт и 6М раствор NaCl pH=4	осаждение ДНК на поверхности силикатных частиц	музейные образцы шкур млекопитающих	–

Все описанные методики позволяют выделять ДНК без примеси ингибиторов ПЦР и в достаточном количестве для дальнейшего ПЦР-анализа из всех типов образцов, для которых данный метод признан успешным (см. табл. 2).

Оценка количества выделенной ДНК. Для каждого образца тотальной ДНК была проведена оценка количества выделенной ДНК, средние, минимальные и максимальные значения по типам образцов приведены в табл. 3.

Таблица 3. Средние значения массы ДНК, получаемой при выделении из различных типов образцов

Тип образца	Масса образца, мкг	Масса ДНК, мкг				
		N	Использование силикатных частиц	Среднее ±О.С.	min.	max.
Мышечная и хрящевая ткани млекопитающих	5–10	261	нет	32.3±1.6	0.3	132.3
		155	да	13.6±0.6	1.3	35.9
Печень млекопитающих	5–10	5	нет	104.5±14.3	57.3	143.9
Шкура млекопитающих	5–50	21	нет	273.9±31.4	70	531.3
		46	да	22.9±1.1	4.5	34.5
Костная ткань млекопитающих	50–100	5	нет	40.5±20.3	3.5	113.6
		16	да	9.1±1.8	0.5	21.4
Целый жук либо его конечности	5–30	35	нет	11.3±1.2	4.2	29.5
		25	да	5.4±0.5	1.8	12.6

Показано, что использование методов выделения, включающих этап иммобилизации ДНК на силикатных частицах, приводит к уменьшению общего количества ДНК, выделенной из образца по сравнению с методами, включающими этап преципитации ДНК из раствора с использованием этилового и изопропилового спиртов (см. табл. 3), что связано с ограниченной емкостью силикатных частиц, которая может быть увеличена за счет их добавления в большем количестве. Более детально применение данного подхода рассмотрено в следующей работе (Rohland, Hofreiter, 2007). Однако использование силикатных частиц для иммобилизации ДНК позволяет избежать использования высокотоксичной смеси фенола-хлороформа-изоамилового спирта и делает данный метод более безопасным.

При сравнении количества ДНК, выделенной из различных типов образцов, видно, что при работе с тканями млекопитающих, наибольшее количество ДНК экстрагируется из тканей печени и шкур,

а наименьшее — из образцов костной ткани (при учете массы образца, из которого проводилось выделение ДНК). Отдельно стоит отметить достаточно низкое количество ДНК, успешно выделяемой из образцов насекомых, что может быть связано с тем фактом, что значительную часть образца по массе в данном случае составляет хитиновый экзоскелет.

Оценка качества выделенной ДНК. Помимо оценки количества ДНК, выделяемой из образцов, важно адекватно оценить качество полученной ДНК, а точнее — длину фрагментов ДНК, доступных для амплификации. Нами использованы два критерия: 1) оценка длины фрагментов, наблюдаемых при электрофорезе препаратов тотальной ДНК; 2) успешность проведения ПЦР фрагментов различной длины.

При оценке длины фрагментов, наблюдаемых при электрофорезе препаратов тотальной ДНК, было показано, что наилучшая сохранность ДНК наблюдается в мышечной ткани млекопитающих, фиксированной в 96%-ном этаноле, либо хранившаяся в замороженном состоянии при температуре -80°С. В подобных образцах всегда присутствует фракция высокомолекулярной ДНК (>20 000 п.о.) независимо от срока хранения (от 0 до 7 лет при фиксации в 96%-ном этаноле, и от 10 до 17 лет при хранении при температуре -80°С).

Однако наибольший интерес при оценке качества сохранности ДНК представляют те типы образцов, для которых удалось получить данные по сохранности ДНК на протяжении длительных сроков хранения, в частности, костная ткань и шкуры млекопитающих, а также образцы жесткокрылых. Анализ результатов электрофореза препаратов тотальной ДНК позволил построить графики, отражающие степень сохранности ДНК в данных типах образцов в зависимости от срока хранения, которые представлены на рисунке.

Высокомолекулярная ДНК (>20 000 п.о.) была выделена из образцов костной ткани сроком хранения до 9 лет (см. рисунок, А), хотя при этом часть образцов содержала только деградированную ДНК (≈5 000 п.о. и короче в образцах сроком хранения 4 года). В образцах сроком хранения 12 лет максимальная длина фрагментов ДНК, наблюдаемой при электрофорезе препаратов тотальной ДНК, варьировала от 2 000 до 5 000 п.о. Наименьшая максимальная длина сохранившихся фрагментов ДНК была обнаружена в образцах сроком хранения 34 года (≈500 п.о.).

Анализ длины фрагментов ДНК, сохранившейся в образцах жесткокрылых (см. рисунок, Б), показал, что высокомолекулярная ДНК (>20 000 п.о.) присутствовала только в образцах сроком хранения до двух лет. Также в ряде образцов аналогичного срока хранения (0–2 года) сохранилась только фрагментированная ДНК длиной менее 800 п.о. В свою очередь, электрофорез препаратов тотальной ДНК из

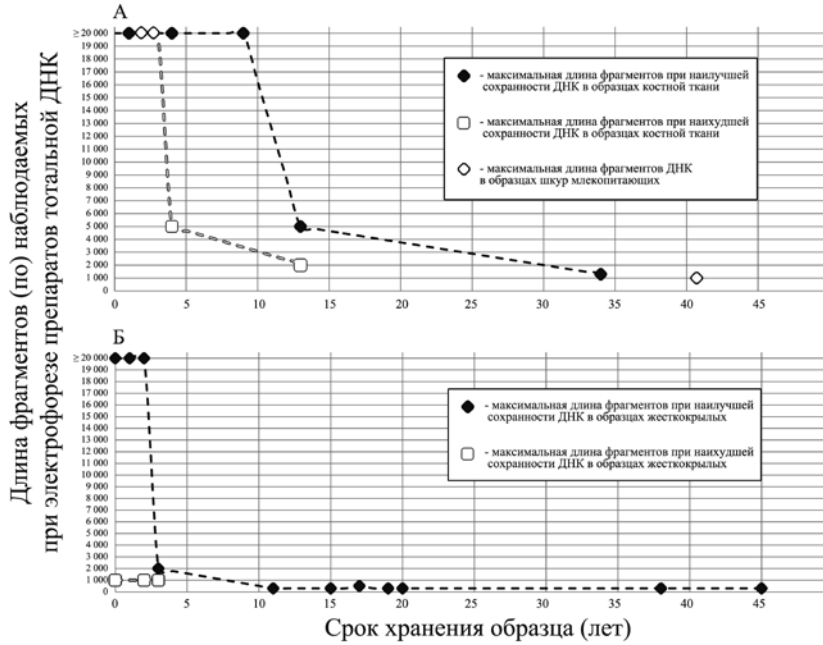

Рисунок. Диапазон максимальных значений длин фрагментов ДНК, получаемых при электрофорезе препаратов тотальной ДНК. А — образцы костной ткани и шкур млекопитающих; Б — образцы жесткокрылых.

образцов сроком хранения от 11 до 38 лет показал наличие в образцах только фрагментированной низкомолекулярной ДНК (≈500 п.о. и менее).

Наблюдаемое варьирование максимальной длины сохранившихся фрагментов ДНК в образцах одинакового срока хранения (особенно в образцах жесткокрылых сроком хранения 0–2 года), может быть объяснено воздействием дополнительных факторов, в том числе условиями хранения или предварительной обработкой данных образцов перед помещением их в музейные коллекции. В случае с костным материалом, это может быть обусловлено особенностями камеральной обработки, а в случае с образцами жесткокрылых — с неучтенными при анализе сохранности ДНК методиками отлова и консервации образцов, а также с изолирующими свойствами хитинового экзоскелета, нарушающими быстрое высыхание образца или поступление фиксатора в ткани, в результате чего мягкие ткани, содержащие основную часть доступной для выделения ДНК, начинают разлагаться естественным путем.

Оценка длины фрагментов, доступных для амплификации, в препаратах тотальной ДНК, выделенных из различных по срокам хранения образцов тканей, показала результаты аналогичные анализу максимальных длин фрагментов, наблюдаемых при электрофорезе препаратов тотальной ДНК. Все образцы мышечной ткани, как фиксированные в 96%-ном этаноле, так и хранившиеся при температуре -80°С, содержат ДНК, пригодную для амплификации фрагментов длиной до ≈4 800 п.о. включительно. Результаты анализа качества сохранности ДНК в образцах различного срока хранения для костной ткани и шкур млекопитающих, а также для образцов жесткокрылых приведены в табл. 4.

Полученные результаты согласуются с результатами анализа максимальных длин фрагментов, наблюдаемых при электрофорезе препаратов тотальной ДНК. В частности, образцы из остеологических коллекций и шкур млекопитающих содержат более качественную ДНК по сравнению с образцами жесткокрылых. Максимальный возраст сухого образца насекомого, при амплификации которого был получен фрагмент длиной ≈1100 п.о. составил 3 года. В целом, доля образцов жесткокрылых, для которых была проведена успешная амплификация фрагментов той или иной длины, ниже, чем в случае с тканями млекопитающих, что может быть связано с более быстрыми темпами разложения ДНК в образцах насекомых и наличием дополнительных способствующих этому факторов.

Таблица 4. Успешность амплификации фрагментов разной длины из образцов различного срока хранения (отношение числа образцов, для которых фрагмент амплифицирован успешно, к общему числу образцов, на которых проводили амплификацию фрагмента)

Длина амплифицируемых фрагментов, п.о.	300–500	500–750	1 000–1 200	4 800	300–500	500–750	1 000–1 200	4 800
Срок хранения	**0–2 года**				**3–5 лет**			
Шкура	1/1	1/1	–	–	26/26	13/14	7/12	–
Кость	1/1	–	1/1	–	–	5/5	5/5	–
Насекомые	–	21/43	20/45	–	–	1/1	1/2	–
Срок хранения	**9–20 лет**				**34–45 лет**			
Шкура	–	–	–	–	8/40	3/8	0/21	–
Кость	7/9	–	6/6	3/3	–	0/6	0/6	–
Насекомые	–	0/5	0/5	–	–	0/2	0/2	–

Воздействие физико-химических факторов на сохранность ДНК. Срок хранения хоть и оказывает влияние на качество сохранности ДНК, но не является единственным фактором, способствующим деградации ДНК в образцах. Однако зачастую не представляется возможным произвести учет всех факторов, оказавших воздействие на образец с момента его сбора до момента его взятия из коллекции для последующего молекулярно-генетического анализа. При этом использование в молекулярно-генетических исследованиях образцов, изначально для этого не предназначенных, в настоящее время происходит довольно часто и существует необходимость создания максимально благоприятных условий для сохранения ДНК в подобных образцах. На основании анализа собственных и литературных данных нами были рассмотрены особенности воздействия различных физико-химических факторов на сохранность ДНК, а также составлены общие рекомендации по хранению музейных образцов тканей животных (не предназначенных изначально для молекулярно-генетического анализа), которые могут способствовать снижению воздействия на ДНК неучтенных физико-химических факторов, способствующих её деградации, что оставляет данные коллекции потенциально-пригодными для дальнейшего молекулярно-генетического анализа.

Химические агенты, широко применяемые как для фиксации образцов, так и для обработки музейных коллекций от паразитов (такие как, формалин, дихлофос и т.д.), оказывают негативное влияние на сохранность ДНК, вызывая её ускоренную фрагментацию, различные изменения структуры и появление химерных последовательностей (Hale et al., 2001; Gilbert et al., 2007; Thomsen et al., 2009). Кроме того, химические препараты способны выступать в роли ингибиторов ПЦР и требуют специализированных методик для работы с образцами, подверженными их воздействию (Espeland, 2010).

Воздействие физических факторов на сохранность ДНК также достаточно широко изучено (Willerslev et al., 2004), в частности, хорошо известно влияние на сохранность ДНК температурных факторов, влажности и т.д. В кратком виде особенности воздействия на ДНК различных физических факторов среды представлены в табл. 5.

Исходя из вышеперечисленных особенностей воздействия различных физико-химических факторов на сохранность ДНК, в табл. 6 нами приведены краткие рекомендации по сбору и хранению образцов тканей животных, изначально не предназначенных для дальнейшего молекулярно-генетического анализа, которые могут способствовать снижению воздействия дополнительных факторов на скорость деградации ДНК.

Таблица 5. Воздействие физических факторов среды на сохранность ДНК(по: Lindahl, 1993; Dillon et al.,1996; Willerslev et al., 2004)

Фактор	Воздействие на ДНК	Эффект
Температура	Фрагментация ДНК	Темпы распада ДНК замедляются на порядок при понижении температуры на каждые 10°С
Влажность	Гидролитические повреждения одно- и двух цепочечной ДНК	В гидратированной ДНК при 37°С фосфодиэфирное расщепление происходит примерно 1 раз каждые 2.5 ч, а депуринизация и β-элиминация — 1 раз каждые 10 ч
Свободные радикалы (-O_2; -OH), а также перекись водорода (H_2O_2)	Окислительные повреждения отдельных нуклеотидов	Блокировка работы ДНК полимеразы и возникновение химерных последовательностей при секвенировании

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Оптимизированы методики выделения ДНК из музейных образцов костной ткани и шкур млекопитающих, а также образцов жесткокрылых, базирующиеся на комбинации различных подходов, используемых для получения лизата тканей, очистки раствора от примесей и иммобилизации ДНК из раствора. Все описанные методики позволяют выделять ДНК без примеси ингибиторов ПЦР и в достаточном количестве для дальнейшего ПЦР анализа из всех типов образцов, для которых данный метод был признан успешным. Показано, что для образцов тканей млекопитающих (костная ткань, шкуры) характерно более высокое содержание ДНК, а также меньшая скорость её деградации с течением времени, чем в образцах жесткокрылых, что может быть связано как с воздействием агрессивных химических агентов на образцы жесткокрылых при их отлове и хранении, так и с естественным разложением тканей внутри экзоскелета. На основании анализа собственных и литературных данных рассмотрено влияние различных физико-химических факторов на сохранность ДНК и предложены рекомендации по сбору и хранению музейных образцов тканей животных, потенциально пригодных для молекулярно-генетического анализа.

Авторы выражают благодарность д.б.н. Бородину А.В. и к.б.н. Марковой Е.А. за помощь в обсуждении и интерпретации результа-

Таблица 6. Рекомендации по сбору материала, камеральной обработке и хранению музейных образцов

Этап	Жесткокрылые	Млекопитающие
Сбор материала	Указывать способ отлова и умерщвления объектов, в частности – применяемые химические препараты, а также данные о том, в течение какого времени образцы были подвержены их воздействию. При этом воздействие химических агентов должно быть минимизировано по времени и концентрациям	Для недопущения разложения тканей образцов, вызывающего ускоренную деградацию ДНК, необходимо проводить консервацию образцов в максимально короткие сроки с момента взятия ткани, либо умерщвления животного
Камеральная обработка	Во избежание разложения тканей образцов, вызывающего ускоренную деградацию ДНК, образцы необходимо максимально быстро просушить в проветриваемом месте, либо фиксировать образцы в неагрессивном фиксаторе, например, 96%-ном этаноле	Во избежание негативного воздействия на сохранность ДНК не рекомендуется длительное кипячение или мацерация образцов остеологических коллекций с использованием агрессивных химических агентов для дополнительной очистки от остатков мягких тканей. В случае необходимости создания «влажного» препарата оптимальным является использование неагрессивных фиксаторов, например, 96%-ного этанола
Хранение коллекций	Хранение музейных образцов рекомендуется в сухих прохладных условиях. При обработке коллекций от паразитов необходимо избегать применения любых химических препаратов в неоправданно высоких концентрациях, наиболее оптимальным является применение нетоксичных методов борьбы с паразитами, таких как заморозка или помещение образцов в бескислородную среду.	

тов; Ерохину Н.Г., к.б.н. Зиновьеву Е.В., к.б.н. Ялковской Л.Э., к.б.н. Старикову В.П. и Некрасову Е.А. за предоставленный материал, использованный в ходе выполнения работы.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ (проекты № 16–04–01625а и № 16–04–01486а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Dillon N., Austin A.D., Bartowsky E. Comparison of preservation techniques for DNA extraction from hymenopterous insects // Insect Molecular Biology. 1996. V. 5. № 1. P. 21–24.

Espeland M., Irestedt M., Johanson K.A. et al. Dichlorvos exposure impedes extraction and amplification of DNA from insects in museum collections // Fronters in Zoology. 2010. V. 7. № 2.

Folmer O., Black M., Hoeh W. DNA primers for the amplification of mitochondrial cytochrome *c* oxidase subunit *I* from diverse metazoan invertebrates // Molecular Marine Biology and Biotechnology. 1994. V. 3. P. 294–299.

Gilbert M., Moore W., Melchior L., Worobey M. DNA extraction from dry museum beetles without conferring external morphological damage // PLoS ONE. 2007. I. 3. P. e272.

Hale M.L., Lurz P.W., Shirley M.D. et al. Impact of landscape management on the genetic structure of red squirrel populations // Science. 2001. V. 293. № 5538. P. 2246–2248.

Lindahl T. Instability and decay of the primary structure of DNA // Nature. 1993. № 362. P. 709–715.

Martinkova N., Searle J.B. Amplification success rate of DNA from museum skin collections: a case study of stoats from 18 museums // Molecular Ecology Notes. 2006. V. 6. № 4. P. 1014–1017.

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

Rohland N., Hofreiter M. Ancient DNA extraction from bones and teeth // Nature Protocols. 2007. V. 2. № 7. P. 1756–1762.

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

Thomsen P.F., Elias S., Gilbert M. et al. Non-Destructive Sampling of Ancient Insect DNA // PLoS ONE. 2009. V. 4. I. 4. P. e5048.

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

Willerslev E., Hansen A.J., Poinar *H.N.* Isolation of nucleic acids and cultures from fossil ice and permafrost // Trends. Ecol. Evol. 2004. V. 19. I. 3. P. 141–147.

Соотношение пространственной и временной вариабельности дыхания почвы

И.А. Сморкалов

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: дыхание почвы, пространственная и временная вариабельность.

Дыхание почвы — один из основных компонентов цикла углерода наземных экосистем — интегрально характеризует интенсивность как продукционных (дыхание автотрофов), так и деструкционных (дыхание гетеротрофов) процессов (Luo, Zhou, 2006; Kruse et al., 2013). В силу своей комплексной природы почвенное дыхание зависит от множества как абиотических (температура и влажность почвы и др.), так и биотических (разнообразие и продуктивность) факторов среды (Ryan, Law, 2005). Такая множественная зависимость ведет к большой вариабельности этого показателя в пространстве и времени, что порождает ряд методических вопросов. Один из таких основных вопросов — насколько допустимо сопоставлять данные о дыхании почвы на разных участках, полученные в разное время суток? В научной литературе существует две основных точки зрения на эту проблему. Некоторые авторы считают, что такое сопоставление корректно лишь при измерении в очень узком интервале времени (1–3 часа) в течение первой половины суток, когда полученные значения наиболее близки к среднесуточным (Ларионова, Розонова, 1993; Головацкая, Дюкарев, 2011; Tao, Yang, 1998; Xu, Qi, 2001; Xiao et al., 2014). При этом конкретные интервалы не только различаются в разных работах, но также меняются в зависимости от времени года в одной и той же работе (Головацкая, Дюкарев, 2011). Другая точка зрения состоит в том, что сопоставления можно производить в гораздо большем временном интервале (Карелин et al., 2014; Ataka et al., 2014; Mande et al., 2014). Такая неоднозначность мнений определила цель исследования — оценить соотношение пространственной и временной вариабельности дыхания почвы на разных биотопах в разное время года.

Для этого в 2014–2015 гг. были выполнены круглосуточные измерения скорости дыхания почвы в начале, середине и конце вегетационного сезона (таблица). Измерения проводили в лесном (сосняк черничный) и открытом биотопах (суходольный разнотравный луг). Почвенный покров обоих биотопов представлен структурно-метаморфическим буроземом оподзоленным. В каждом биотопе закла-

дывали по три постоянных пробных площади, на каждой из которых дыхание измеряли на 10 постоянных точках. В каждой точке измерения проводили один раз в час в течение 24 ч (всего за четыре тура выполнили 5760 измерений).

Скорость потока CO_2 с поверхности почвы измеряли полевым респирометром Li-8100A (Li-Cor biosciences, США), работающим по принципу закрытого динамического камерного метода (Luo, Zhou, 2006). В каждой точке измерения на весь срок проведения исследований в почве было постоянно установлено полипропиленовое кольцо диаметром 105 мм, на которое и устанавливали камеру прибора во время проведения измерений.

Для сравнения интенсивности дыхания почвы на каждой площадке в конкретный час со среднесуточной интенсивностью дыхания использовали анализ простых (неортогональных) контрастов модели однофакторного дисперсионного анализа. Анализ выполнен в ПО Statistica v.8 (StatSoft Inc., 2008). Для сравнения временной и пространственной изменчивости дыхания почвы использовали коэффициенты вариации в каждой точке измерения за 24 ч (временная изменчивость) и в пределах каждого часа на всех 30 точках в каждом биотопе (пространственная изменчивость).

На уровне индивидуальных точек отличие скорости дыхания почвы от среднесуточных величин достигало 80% (данные не приведены), а при использовании в качестве учетной единицы пробной площади эта разница не превышала 30%. Таким образом, использование большого числа пространственных повторностей снижает возможные расхождения получаемых «моментальных» значений дыхания со среднесуточными.

Анализ контрастов (таблица) показал, что интервалы времени, в которые полученные моментальные значения эмиссии углекислого газа значимо отличаются от среднесуточных значений, не одинаковы как для разных биотопов, так и в разные туры измерений.

Наиболее показательными оказались результаты сравнения коэффициентов временной и пространственной вариации дыхания почвы (см. таблицу). В лесном биотопе пространственная изменчивость преобладает над временной независимо от температуры окружающей среды, тогда как в луговом — при низких температурах временная изменчивость превышает пространственную.

Этот вывод имеет важное методическое значение: при достаточном количестве пространственных повторностей сопоставление данных, полученных в разное время суток на разных участках, в лесных биотопах допустимо в любой период вегетационного сезона (с мая по октябрь включительно), а на луговых — только при относительно высоких температурах почвы и воздуха.

Таблица. Температура почвы и воздуха, коэффициенты вариации скорости эмиссии CO_2 из почвы в исследуемых биотопах

Лесное сообщество				
Год	2014		2015	
Дата	4 июля	4 августа	10 июля	19 октября
Температура почвы, °С *(n=720)*	10.9±0.05	14.5±0.04	10.6±0.03	4.4±0.02
Температура воздуха, °С *(n=720)*	15.5±0.26	19.6±0.14	11.5±0.14	2.1±0.06
Интервалы значимого отличия от среднесуточной эмиссии, ч	5–9, 20–22, 24	1–3, 10–15, 21–24	2–8	6–9, 17
Коэффициент временной вариации *(n=30)*	15.4±0.6 (10.6–22.7)	20.1±1.1 (10.0–33.0)	14.4±1.2 (7.1–34.4)	17.9±1.1 (8.6–34.2)
Коэффициент пространственной вариации *(n=72)*	20.3±0.5 (13.0–30.5)	23.8±0.5 (13.9–38.3)	20.5±0.7 (11.6–41.1)	25.0±1.0 (11.7–48.4)
Уровень значимости различий CV	0.056	0.461	0.003	<0.001
Открытое сообщество				
Год	2014		2015	
Дата	23 июля	10 августа	22 мая	8 октября
Температура почвы, °С *(n=720)*	19.6±0.06	21.2±0.06	11.8±0.09	6.8±0.03
Температура воздуха, °С *(n=720)*	22.7±0.26	24.2±0.24	9.5±0.34	2.4±0.10
Интервалы значимого отличия от среднесуточной эмиссии, ч	8–11, 14–15, 21, 23	4	1–8, 10–18, 22–24	5–9, 11, 16–21
Коэффициент временной вариации *(n=30)*	14.8±0.6 (9.8–26.3)	13.2±0.8 (5.6–27.6)	35.2±0.9 (27.0–46.8)	32.1±1.7 (19.5–62.1)
Коэффициент пространственной вариации *(n=72)*	19.8±0.7 (10.1–38.3)	19.4±0.6 (9.5–35.8)	21.3±0.9 (8.6–41.9)	28.4±1.4 (12.6–66.4)
Уровень значимости различий CV	0.048	0.003	<0.001	0.105

Примечание. Приведено среднее±ошибка; в скобках — размах.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Головацкая Е.А., Дюкарев В.А. Сезонная и суточная динамика эмиссии CO_2 с поверхности олиготрофной торфяной почвы // Метеорология и гидрология. 2011. № 6. С. 84–93.

Карелин Д.В., Почикалов А.В., Замолодчиков Д.Г., Гитарский М.Л. Факторы пространственно-временной изменчивости потоков CO_2 из почв южнотаежного ельника на Валдае // Лесоведение. 2014. № 4. С. 56–66.

Ларионова А.А., Розонова Л.Н. Суточная, сезонная и годовая динамика выделения CO_2 из почвы // Дыхание почвы. Пущино, 1993. С. 59–68.

Ataka M., Kominami Y., Yoshimura K., Miyama T. et al. *In situ* CO_2 efflux from leaf litter layer showed large temporal variation induced by rapid wetting and drying cycle // PLoS ONE. 2014. V. 9. № 10. P. e108404.

Kruse J., Simon J., Rennenberg H. Soil respiration and soil organic matter decomposition in response to climate change // Developments in Environmental Science. 2013. V. 13. P. 131–149.

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

Mande H.K., Abdullah A.M., Aris A.Z., Ainuddin A.N. Factors responsible for spatial and temporal variation of soil CO_2 efflux in a 50 year recovering tropical forest, Peninsular Malaysia // Environmental Earth Sciences. 2015. V. 73. № 9. P. 5559–5569.

Ryan M.G., Law B.E. Interpreting, measuring, and modeling soil respiration // Biogeochemistry. 2005. V. 73. № 1. P. 3–27.

Tao Y., Yang X.M. Fuzzy comprehensive assessment, fuzzy clustering analysis and its application for urban traffic environment quality evaluation // Transportation Research Part D-Transport and Environment. 1998. V. 3. № 1. P. 51–57.

Xiao W., Ge X., Zeng L., Huang Z. et al. Rates of litter decomposition and soil respiration in relation to soil temperature and water in different-aged Pinus massoniana forests in the three gorges reservoir area, China // PLoS ONE. 2014. V. 9. № 7. P. e101890.

Xu M., Qi Y. Soil-surface CO_2 efflux and its spatial and temporal variations in a young ponderosa pine plantation in northern California // Global Change Biology. 2001. V. 7. № 6. P. 667–677.

Межгодовой и сезонный аспекты проявления нарушений жилкования крыльев боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera, Pieridae) в природной популяции из Свердловской области

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

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

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

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

ВВЕДЕНИЕ

Устойчивость индивидуального развития — важнейшее свойство живых систем, обеспечивающее формирование адаптивной нормы в онтогенезе и филогенезе (Шмальгаузен, 1968). Известно, что стабильность развития может быть маркером уровня стресса, который испытывают особи в популяции (Захаров, 1987; Møller, 1997). В популяционной экологии предполагается, что плотностно-обусловленный стресс является важным внутрипопуляционным механизмом, регулирующим численность популяции (Роговин, Мошкин, 2007). Например, у насекомых, личинки которых развивались в условиях повышенной плотности, наблюдается дестабилизация развития, проявляющаяся в повышенном уровне флуктуирующей асимметрии (Gibbs, Breuker, 2006). В настоящее время роль плотностно-обусловленного стресса в регуляции динамики численности насекомых-фитофагов остаётся слабо изученной (Исаев и др., 2001).

В качестве показателя стабильности развития, наряду с флуктуирующей асимметрией используется частота встречаемости неустойчивых, асимметричных в своём проявлении нарушений развития (Zakharov et al., 1991; Møller, 1997). На настоящий момент данные о взаимосвязи динамики численности природных популяций и стабильности развития малочисленны и противоречивы (Васильев и др., 2003; Zakharov et al., 1991).

Взаимоотношения между такими характеристиками, как размер взрослой особи, продолжительность развития и скорость роста рассматриваются в рамках теории жизненных циклов. Известно, что репродуктивный успех насекомых повышается с увеличением размера имаго. Более крупных размеров можно достичь за счёт увеличения

длительности или скорости роста, однако и то, и другое может быть сопряжено с негативными последствиями для организма (Gotthard et al., 1994; Nylin, Gotthard, 1998). Так, к последствиям быстрого роста относят дестабилизацию развития (Arendt, 1997). В связи с этим, можно предположить, что у особей, достигших стадии имаго раньше других, вероятность проявления нарушений развития выше.

У некоторых видов чешуекрылых, как в природных популяциях (Захарова, 2004), так и в экспериментальных условиях (Андреева и др., 2012) наблюдается ранний вылет более крупных имаго. Та же закономерность обнаружена нами и у боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae). По-видимому, для имаго данного вида, вылетающих раньше, характерна более высокая скорость роста. Кроме того, боярышница — вид с эруптивным типом динамики численности (Исаев и др., 2001). По нашим наблюдениям, на юге Свердловской области с 2009 по 2013 гг. продолжалась вспышка массового размножения боярышницы, в 2014 г. популяция вступила в фазу разреживания. Таким образом, боярышница — удобный объект для изучения взаимосвязи стабильности развития с различными характеристиками жизненного цикла.

Цель работы — исследовать взаимосвязь встречаемости нарушений жилкования крыльев боярышницы с параметрами ее жизненного цикла. Для достижения поставленной цели были поставлены следующие задачи: 1) изучить связь между частотой встречаемости нарушений жилкования крыльев и временем вылета имаго боярышницы; 2) оценить связь проявлений нарушений жилкования с размерами имаго; 3) сравнить частоты встречаемости нарушений жилкования крыльев боярышницы на разных фазах популяционного цикла.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе проанализированы выборки боярышницы, собранные в окрестностях биостанции Уральского федерального университета (УрФУ) в Сысертском районе Свердловской области в 2012–2015 гг. Имаго отлавливали на протяжении всего периода лёта. Параллельно с двух кормовых пород боярышницы — рябины и черемухи — в 2013–2015 гг. были собраны гусеницы V возраста и куколки. Из них в ходе индивидуального выращивания в пластиковых садках в природных условиях были получены имаго. Объем проанализированного материала приведен в таблице. Всего собрано и обработано 2857 имаго.

Поиск нарушений жилкования осуществляли, просматривая отпрепарированные крылья с вентральной стороны с использованием микроскопа МБС-10 (увеличение 8×1). К нарушениям жилкования мы относили случаи редукции жилок, присутствующих в норме (рис. 1, А), а также появления дополнительных жилок, отсутствующих в

Таблица. Объёмы проанализированных выборок боярышницы

Год	Пол	Кормовая порода, на которой выращивались гусеницы		Имаго, отловленные в природе
		черемуха	рябина	
2012	Самцы	-	-	66
	Самки	-	-	68
2013	Самцы	54	8	316
	Самки	47	4	292
2014	Самцы	64	52	302
	Самки	186	73	233
2015	Самцы	103	55	374
	Самки	131	55	374

схеме нормального жилкования (рис. 1, Б). В качестве редукции мы рассматривали только полное исчезновение жилки на каком-либо её участке с вентральной стороны крыла, а в качестве дополнительных жилок — только вытянутые структуры, имеющие тёмную пигментацию. Мы не учитывали нарушения, расположенные на дискальных жилках обоих крыльев, на жилке $M_1+R_{(4+5)}$ переднего крыла и жилке 2A заднего крыла, а также на участках жилкования, соединяющих жилку M_2 и ветви радиального ствола (см. рис. 2). Также не учитывали замкнутые разветвления (рис. 1, В). Кроме того, на жилках R_1 обоих крыльев и жилке R_2 заднего крыла не учитывали случаи редукции жилок.

Связь между временем вылета и проявлением нарушений жилкования крыльев имаго анализировали с помощью биноминальной логистической регрессии и статистики χ^2 Пирсона. В качестве характеристики размеров имаго использовали площадь левого переднего крыла, рассчитанную в программе tpsUtil 1.40 (Rohlf, 2008) как площадь поверхности, ограниченной метками (см. рис. 2, А). Статистическую значимость взаимосвязи размера особи и проявления у нее нарушений жилкования крыльев оценивали с помощью дисперсионного анализа. Взаимосвязь между встречаемостью имаго с нарушениями жилкования крыльев и годом исследования проанализировали с помощью статистики максимума отношения правдоподобия χ^2 (G-тест) по критерию частных связей. Значимость отличий между разными годами исследования по встречаемости имаго с на-

рушениями жилкования крыльев оценили с помощью отклонений Фримана-Тьюки, рассчитанным для модели, в которой отсутствовала зависимость встречаемости нарушений от года исследования. Расчёты осуществляли в программах Statistica 6.0 (StatSoft Inc.) и Past 2.17 (Hammer et al., 2001).

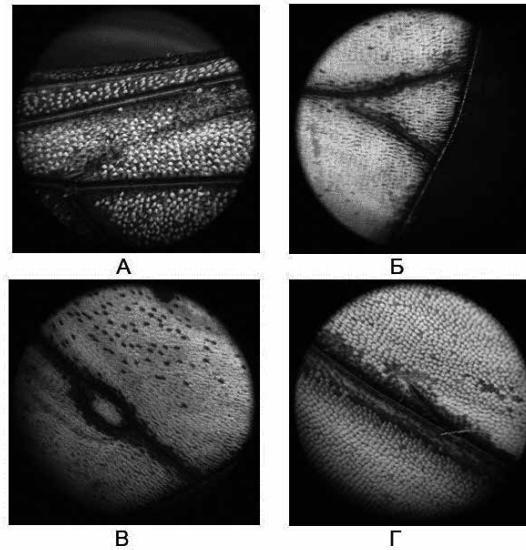

Рис. 1. Примеры нарушений жилкования крыльев боярышницы. А — редукция жилки $R_{(2+3)}$, Б — дополнительная жилка на жилке M_2 заднего крыла, В — замкнутое разветвление M_2, Г — дополнительная жилка на жилке 2А переднего крыла.

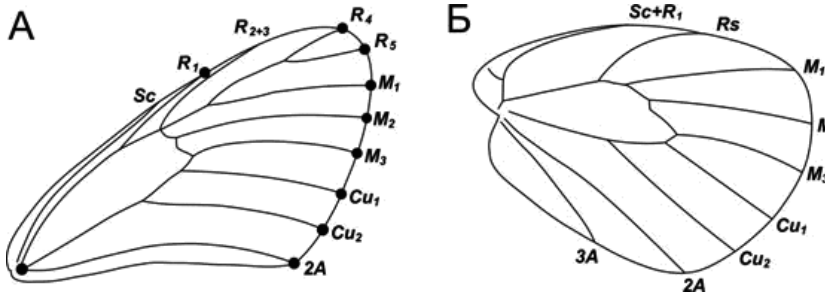

Рис. 2. Номенклатура жилок переднего (А) и заднего (Б) крыла боярышницы и схема расстановки меток (landmarks) на переднем крыле.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате регрессионного анализа зависимости между частотой встречаемости нарушений жилкования крыльев и временем вылета имаго боярышницы, статистически значимое увеличение встречаемости имаго с нарушениями жилкования в ходе лёта генерации было обнаружено только в двух выборках: у самцов, отловленных в природе в 2015 г. (G=6.2, df=1, p=0.013), и у самцов, выращенных на рябине в 2014 г. (G=8.2, df=1, p=0.004). Однако сравнение частот встречаемости имаго самцов с нарушениями жилкования крыльев в разные периоды лёта в данных выборках с помощью χ^2 Пирсона не выявило значимых различий. Это позволяет заключить, что обнаруженные закономерности скорее носят случайный характер.

Для изучения связи проявлений нарушений жилкования с размерами имаго мы провели однофакторный дисперсионный анализ. В выборках самцов 2013–2014 гг. и самок 2014 г. статистически значимых различий обнаружено не было. Напротив, у имаго самцов и самок 2015 г. с нарушениями жилкования площадь крыла была больше, чем у имаго без нарушений (F=7.8, df=1, p=0.005 и F=7.6, df=1, p=0.006 соответственно). Поскольку крупные имаго боярышницы вылетают раньше других, для них, по-видимому, характерна высокая скорость преимагинального роста. Таким образом, полученный нами результат может свидетельствовать в пользу предположения о том, что быстрый рост приводит к дестабилизации развития.

С целью изучения проявлений нарушений жилкования крыльев боярышницы на разных фазах популяционного цикла, мы провели логлинейный анализ частоты встречаемости имаго с нарушениями жилкования в зависимости от года исследования, пола имаго, способа сбора имаго, а также кормовой породы, на которой питались гусеницы. По результатам анализа, нарушения жилкования крыльев у самцов встречаются чаще, чем у самок (G=9.52, df=1, p=0.002). Частоты встречаемости нарушений жилкования крыльев не различаются у имаго, выращенных на разных кормовых породах, а также у пойманных в природе. В разные годы частоты встречаемости нарушений жилкования статистически значимо различались (G=298.24, df=2, p<0.001). В 2012–2013 гг., то есть во время вспышки массового размножения, количество имаго с нарушениями жилкования крыльев было высоким (рис. 3, 4). В 2014 г., в первый год спада численности популяции, имаго с нарушениями жилкования встречались очень редко, а в 2015 г. — снова часто, причём значимо чаще, чем в 2012–2013 гг. (отклонения Фримана-Тьюки > 1.96, p<0.05). Как в 2014 г., так и в 2015 г. численность исследуемой популяции оставалась низкой, следовательно, наблюдаемые различия в частоте встречаемости нарушений жилкования не могут быть связаны с плотностью популяции.

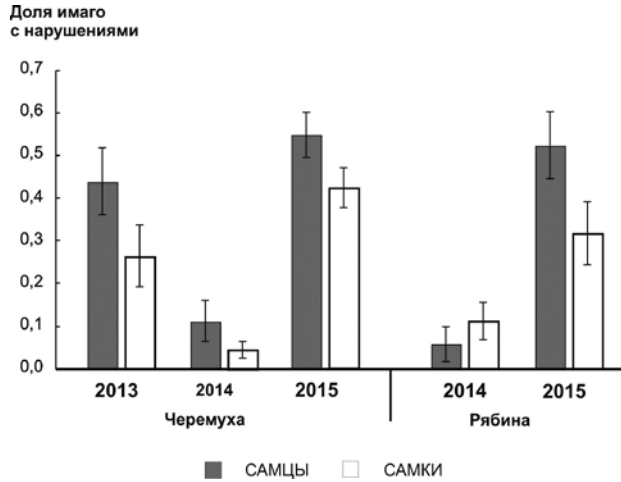

Рис. 3. Встречаемость имаго с нарушениями жилкования крыльев при выращивании гусениц боярышницы на разных кормовых породах.

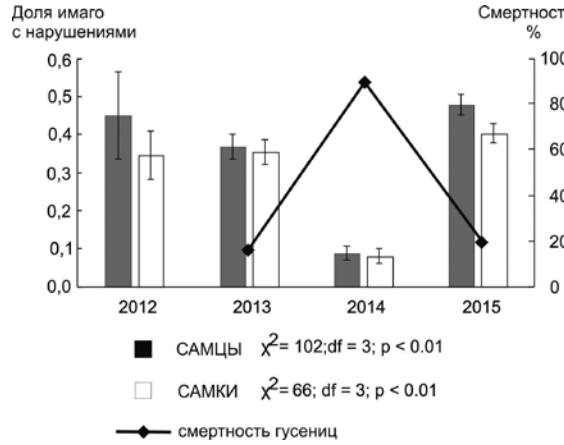

Рис. 4. Встречаемость имаго боярышницы с нарушениями жилкования крыльев в природной популяции на разных фазах популяционного цикла и смертность гусениц боярышницы во время диапаузы.

В исследуемой популяции боярышницы изучена успешность зимовки гусениц боярышницы II — III возрастов в 2013–2015 гг. (Захарова и др., 2015). Согласно этим данным, низкая частота встречаемости имаго с нарушениями жилкования крыльев в 2014 г. совпала с годом исключительно высокой (89%) смертности гусениц во

время зимовки (см. рис. 4). Возможно, в условиях высокой зимней смертности избирательно элиминируются особи — потенциальные носители нарушений жилкования. Считается, что вероятность гибели личинок насекомых во время зимовки связана с успешностью подготовки к диапаузе, которая зависит от эффективности питания, сбалансированности гормональных и других физиологических процессов (Миндер и др., 1984). Таким образом, вероятность проявления нарушений жилкования крыльев у боярышницы может определяться аспектами стабильности развития, связанными с общей жизнеспособностью особи.

ВЫВОДЫ

1. Связь между встречаемостью нарушений жилкования и временем вылета имаго в ходе лёта генерации не обнаружена.

2. Для боярышницы из окрестностей биостанции УрФУ, в целом, не характерна зависимость между размерами имаго и частотой нарушений жилкования крыльев.

3. Межгодовая динамика частоты встречаемости нарушений жилкования крыльев боярышницы не может быть объяснена изменением плотности популяции при смене фазы популяционного цикла.

4. Совпадение высокой смертности гусениц при зимовке 2013–2014 г. и низкой частоты встречаемости нарушений жилкования крыльев у имаго летом 2014 г. может быть объяснено избирательной элиминацией в зимний период особей с низкой общей жизнеспособностью.

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований УрО РАН (проект № 15–12–4–25) и РФФИ (проект № 16–04–01831а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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.

Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К. и др. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. Новосибирск: Издательство СО РАН, 2003. 232 с.

Захаров В.М. Асимметрия животных. М: Наука, 1987. 214 с

Захарова Е.Ю. Протандрия и изменчивость размеров в популяциях моновольтинных видов бархатниц (Lepidoptera: Satyridae) // Евразиатский энтомологический журнал. 2004. Т. 3, № 1. С. 59–65.

Захарова Е.Ю., Шкурихин А.О., Ослина Т.С., Ключерева И.Д. Успешность зимовки гусениц разных возрастов боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera: Pieridae) на Среднем Урале // Евразиатский энтомологический журнал. 2015. Т. 14, № 2. С. 144–148.

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*) // Зоологический журнал. 1984. Т. 53, № 9. С. 1355–1361.

Роговин К.А., Мошкин М.П. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине) // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68, № 4. С. 244–267.

Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции: теория стабилизирующего отбора. М.: Наука, 1968. 452 с.

Arendt J. Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa // The Quarterly Review of Biology. 1997. V. 72. № 2. P. 149–176.

Gibbs M., Breuker C.J. Effect of larval — rearing density on adult life — history traits and developmental stability of the dorsal eyespot pattern in the speckled wood butterfly, Pararge aegeria // Entomologia experimentalis et applicata. 2006. V. 118. № 1. P. 41–47.

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. № 3–4. P. 281–289.

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

Møller A.P. Developmental stability and fitness: a review // The American Naturalist. 1997. V. 149. № 5. P. 916–932.

Nylin S., Gotthard K. Plasticity in life-history traits // Annual review of entomology.1998. V. 43. № 1. P. 63–83.

Rohlf F.J. TpsUtil version 1.40. Ecology & Evolution: (program). New York: Stony Brook, 2008.

Zakharov V.M., Pankakoski E., Sheftel B., Hanski I. Developmental stability and population dynamics in the common shrew, *Sorex araneus* // American Naturalist. 1991. V. 138. № 4. P. 797–810.

Позднеплиоценовый представитель рода *Mustela* L., 1758 из местонахождения Шамар в Северной Монголии

М.В. Сотникова[1], Д.О. Гимранов[2]

[1]*Геологический институт РАН, г. Москва*
[2]*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург*

Ключевые слова: Mustela, Шамар, плиоцен, Азия, развитие рода, мелкие хищники.

В настоящее время на территории Северной Монголии обитают четыре представителя рода *Mustela* — горностай (*M. erminea*), колонок (*M. sibirica*), солонгой (*M. altaica*) и ласка (*M. nivalis*). Несмотря на современное обилие форм, более ранняя история рода *Mustela* в этом регионе, как и в целом в Центральной Азии, практически не известна. Данные палеонтологических исследований свидетельствуют о редких плио-плейстоценовых находках *Mustela* в Северном Китае, однако бедность этих остатков или отсутствие их детального описания не позволяет в настоящее время провести их видовую идентификацию. С этой точки зрения находка мелкого мустелидного хищника в местонахождении Шамар в бассейне реки Орхон (Северная Монголия) представляет значительный интерес. Геологический разрез в Шамаре вскрывает красноцветную плиоценовую толщу с разнообразной фауной крупных и мелких млекопитающих. На основании анализа эволюционного развития таксонов, шамарское сообщество млекопитающих коррелируется с плиоценовыми фаунами раннего виллафранка Европы и относится к зоне *MN16* (Вислобокова и др., 1993).

Обсуждаемые остатки принадлежат мелкому представителю подсемейства Mustelinae. Фрагмент верхнечелюстной кости с *P4-M1* и ассоциированный с ним фрагмент мандибулы с *m1-m2* (ГИН 970) были получены из промывки грызунов гораздо позже основной коллекции, поэтому ранее не исследовались. Размеры зубов (мм): *P4* (*L*=4.55; *B*=2.45), *M1* (*L*=2.07; *B*=3.96), *m1* (*L*=5.78; *B*=1.79), *m2* (*L*=1.64; *B*=1.38). Зубы демонстрируют типичные признаки рода *Mustela* — на *M1* отсутствует препротокриста, а *m1* лишен метаконида и имеет центрально расположенный гипоконид на талониде.

По современным данным род *Mustela* появляется в Европе (Подлещице) и Азии (Гаотеге) почти одновременно в начале плиоцена, в фаунах, коррелируемых с *MN14* (Li et al., 2003). Материал из местонахождения Веже (*MN15*) в Польше (Stach, 1959) дает представление о раннем развитии в Европе двух линий рода *Mustela* — горностаев

и ласок. Первые в плио-плейстоцене представлены *M. plioerminea* и *M. palerminea*, вторые — *M. pliocaenica* и *M. praenivalis*. Шамарская мустела от горностаев отличается набором плезиоморфных признаков, которые она разделяет с ласками. В метрическом плане она немного крупнее *M. nivalis* и *M. praenivalis* и располагается в пределах изменчивости горностая и солонгоя. Наибольшее сходство монгольская форма обнаруживает с плиоценовой лаской *M. pliocaenica*, но отличается от нее наличием еще большего количества плезиоморфий. В частности сохранением некоторых *Martes*-подобных характеристик, отсутствующих у европейских ископаемых мустел. Таким образом, позднеплиоценовая азиатская мустела демонстрирует более примитивные признаки, чем *M. pliocaenica* из раннего плиоцена Европы и, очевидно, заслуживает новое видовое название. Полученные данные позволяют высказать предположение, что азиатская история развития рода *Mustela*, по-видимому, имела свои особенности, и отличалась от европейской.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 16–34–00364 мол_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вислобокова И.В., Ербаева М.А., Сотникова М.В. Ранневиллафранский этап в развитии фауны млекопитающих Северной Евразии // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 1993. Т. 1. № 5. С. 87–96.

Li Q., Wang X., Qiu Z. Pliocene mammalian fauna of Gaotege in Nei Mongol (Inner Mongolia), China // Vertebrata PalAsiatica. 2003. V. 41. № 2. P. 1–114.

Stach J. On some Mustelinae from the Pliocene bone breccia of Węże // Acta Palaeontologica Polonica. 1959. V. 4. № 2. P. 101–118.

Жизненные формы пауков-кругопрядов (Aranei: Araneidae) Северной Палеарктики

А.В. Тиунов

Пермский государственный национальный исследовательский университет

Ключевые слова: пауки-кругопряды, жизненные формы, локальные фауны.

Семейство Araneidae Clerck, 1757 насчитывает более 3000 видов из 169 родов (WSC, 2016), из них на территории России и Средней Азии, по нашим данным, встречается 121 вид из 22 родов. Основные направления адаптивной радиации пауков, по-видимому, задаются формой и интенсивностью использования паутины в процессе жизнедеятельности. На фоне относительной консервативности строения тела, типы ловчих сетей и паутинных убежищ гораздо более разнообразны. По этой причине жизненные формы пауков рационально определять (классифицировать) через способы использования паутины. При этом способ охоты, как правило, является основным фактором, определяющим набор адаптаций конкретных видов (Есюнин, 2015).

Цель данной работы — дать краткий обзор жизненных форм пауков-кругопрядов на основании анализа литературных данных и собственных наблюдений, провести предварительный анализ географических закономерностей распространения жизненных форм кругопрядов на территории Северной Палеарктики по локальным фаунам.

Пауки семейства Araneidae относятся к группе пауков-кругопрядов, изготавливающих колесовидную ловчую сеть. По структуре сетей можно выделить следующие жизненные формы кругопрядов: 1) *стабилиментные* — сеть имеет стабилимент — структуру, образованную хорошо заметной зигзаговидной паутинной нитью; 2) *убежищные* — сеть имеет убежище, в котором паук либо находится в покое, либо охотится, контролируя попадание добычи с помощью сигнальной нити; 3) *убежищные со свободным сектором* — пауки, сеть которых имеет один свободный сектор, через который проходит сигнальная нить; 4) *сетевые* — убежища нет, паук отдыхает и охотится на сети.

Для анализа были обобщены видовые списки 26 локальных фаун Северной Палеарктики (рис. 1). Всего в составе проанализированных локальных фаун насчитывается 70 видов кругопрядов из 21 рода, из

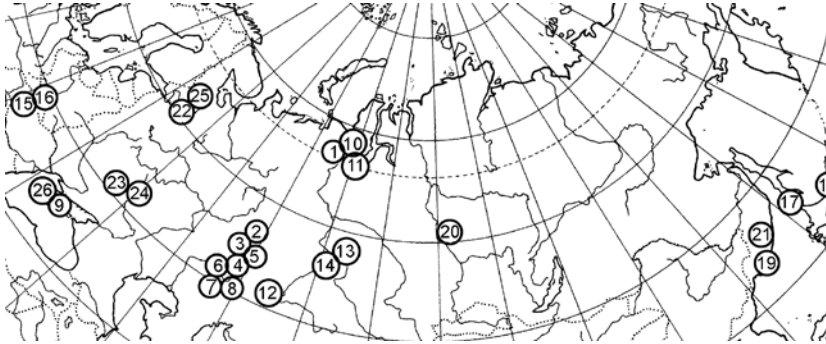

Рис. 1. Расположение проанализированных локальных фаун: 1 — дер. Сивая Маска, 2 — заказник Предуралье, 3 — дер. Сыртланово, 4 — Башкирский государственный природный заповедник, 5 — государственный природный заповедник Шульган-Таш, 6 — окрестности г. Оренбурга, 7 — балка Шыбынды, 8 — дер. Айтуар, 9 — Карадагский природный заповедник, 10 — р. Щучья, Южный Ямал, 11 — р. Хадыта-яха, Южный Ямал, 12 — Троицкий заказник, 13 — стационар «Миссия», 14 — окр. г. Тобольск, 15 — Lower Morava Biosphere Reserve, Чехия, 16 — Kokořinsko Protected Landscape Area, Чехия, 17 — о. Монерон, 18 — о. Кунашир, 19 — Лазовский заповедник, 20 — Стационар «Мирное», 21 — Большехехцирский заповедник, 22 — Нижне-Свирский заповедник, 23 — заповедник «Святые горы», 24 — Луганский заповедник, 25 — заповедник «Кивач», 26 — Черноморский заповедник.

них 9 относится к стабилиментным видам, 24 вида — сетевые пауки, 24 –убежищные, ловчая сеть четырех видов имеет свободный сектор.

Ординационный анализ выполнен с помощью программы CANOCO (Ter Braak, 1988), использован метод анализа главных компонент (PCA). На полученном биплоте локальных фаун (рис. 2) можно выделить три крупных группы: степная (1), борео-неморальная (2) и дальневосточно-тундровая (3). В рамках крупных групп локальных фаун можно выделить несколько подгрупп: степные и лесостепные, таежные и неморальные, тундровые и фауны юга Дальнего Востока. В целом можно отметить, что группировка фаун имеет выраженный зональный характер.

Были посчитаны доли видов, относящихся к разным жизненным формам, входящих в состав зонально-региональных подгрупп локальных фаун (рис. 3).

Согласно одной из гипотез об адаптивном значении стабилимента (Justice et al., 2005), данная структура обладает отражательной способностью в ультрафиолетовом диапазоне, что привлекает к сети летающих насекомых. Это позволяет объяснить убывание доли стабилиментных видов от зоны степей к зоне тундры влиянием гра-

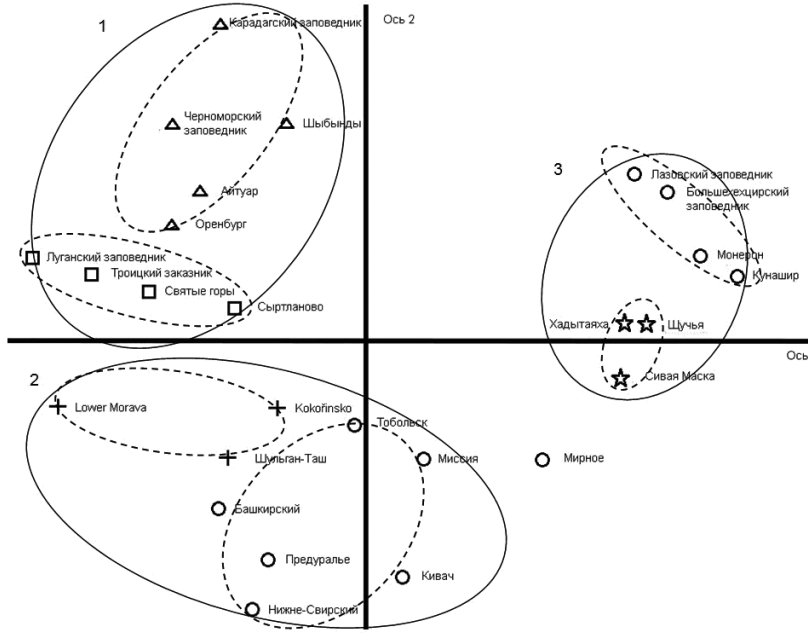

Рис. 2. Результаты анализа главных компонент (PCA) локальных фаун Северной Палеарктики. Группы локальных фаун обведены сплошной линией, зонально-региональные подгруппы — пунктирной линией. Символы: треугольник — степь, квадрат — лесостепь, крест — неморальные леса, круг — тайга, звездочка — лесотундра.

диента уменьшения количества солнечной радиации. Доля сетевых пауков, ловчая сеть которых имеет свободный сектор, одинакова во всех группах локальных фаун, кроме фаун тундровой зоны. Это можно объяснить тем, что большинство видов, принадлежащих к данной группе, является дендробионтами либо синантропными видами. Доля убежищных видов значительно увеличивается, а доля сетевых пауков уменьшается в фаунах зоны тундры, что можно связать с коротким вегетационным периодом и жесткими климатическими условиями данной природной зоны.

Таким образом, нами предложена классификация жизненных форм пауков-кругопрядов, выделяемая на основании особенностей устройства ловчей сети. В результате анализа видовых списков 26 локальных фаун Северной Палеарктики обнаружено, что варьирование разнообразия кругопрядов имеет зональный характер. Отмечены закономерности в изменении доли жизненных форм кругопрядов

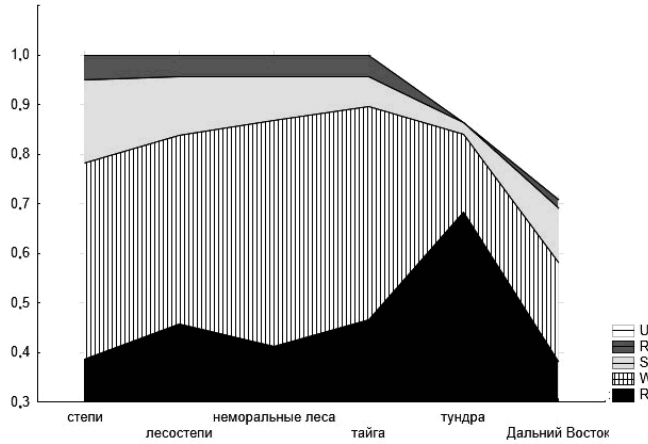

Рис. 3. Доли видов, относящихся к разным жизненных формам пауков-кругопрядов в группах локальных фаун Северной Палеарктики. U — нет данных, RF — убежищные со свободным сектором,S — стабилиментные, W — сетевые, R — убежищные.

в зонально-региональных группировках локальных фаун, которые можно объяснить, основываясь на особенностях условий окружающей среды, характерных для конкретных природных зон.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Есюнин С.Л. Аннотированный список пауков Республики Башкортостан // Материалы по флоре и фауне Республики Башкортостан:сборник статей. Вып. IX (декабрь) / отв. ред. В.А. Валуев. Уфа: РИЦ БашГУ, 2015. 114 с.

Justice M.J., Justice T.C., Vesci R.L. Web orientation, stabilimentum structure and predatory behavior of *Argiope florida* Chamberlin & Ivie 1944 (Araneae, Araneidae, Argiopinae) // The Journal of Arachnology. 2005. V. 33. P. 82–92.

Ter Braak C.J.F. CANOCO — a FORTRAN program for canonical community ordination by correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1). Wageningen, 1988. 95 p.

World Spider Catalog. Natural History Museum Bern, [интернет-ресурс] http://wsc.nmbe.ch, ver. 17.0, дата обращения 10.04.2016.

Изучение структурных особенностей полупаразитического растения *Euphrasia parviflora* Schag.

Л.П. Трофимова[1], О.А. Киселева[2]

[1]Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург
[2]Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: полупаразитические растения, очанка мелкоцветковая.

Работа посвящена проблеме изучения структурных преобразований паразитических растений, а именно особенностей одного из редких на Урале полупаразитных видов семейства Scrophulariaceae Juss. — очанки мелкоцветковой (*Euphrasia parviflora* Schag.). Объект представляет интерес с точки зрения фармакологии как ценный источник БАВ (Петриченко, 2005). Цель работы — изучение структурных приспособлений *E. parviflora* в уральских популяциях. Задачи: 1) описать морфолого-анатомические признаки вегетативных органов *E. parviflora* в сравнении с другими полупаразитными видами семейства; 2) оценить степень перехода к паразитизму *E. parviflora* на основе анатомических признаков осевых органов.

Растения собрали на Южном Урале (Таганай, Аркаулово). Изучение анатомического строения органов производили на временных и постоянных микропрепаратах, изготовленных с помощью микротома согласно общепринятым методикам.

Строение листьев *E. parviflora* напоминает обычный мезофитный лист двудольного травянистого растения, для стеблей характерны признаки, указанные ранее у однолетних гемипаразитических норичниковых (Киселева, 2013). Микроскопические диагностические признаки сырья (травы) *E. parviflora* следующие: отсутствие железистого опушения на листьях, зубцы листьев с короткими остевыми окончаниями, анамоцитные устьица, присутствие простых 1–3 клеточных волосков на стеблях длиной от 130 до 410 мкм. Анатомические признаки корней однолетних гемипаразитических норичниковых актуальны для *E. parviflora*. В отличие от *E. brevipila* Burn. et Gremli., в боковых корнях *E. parviflora* присутствует флоэма в виде одиночных островков.

Таким образом, можно сделать следующие выводы: 1) вид *E. parviflora* имеет набор морфолого-анатомических признаков структурной специализации по типу трофического метаморфоза, характерных для

многих полупаразитных видов семейства Scrophulariaceae; 2) присутствие узкого кольца типичной флоэмы на уровне нижней части стебля, а также наличие островков флоэмы в боковых корнях говорит в пользу слабой специализации вида к паразитизму.

Работа выполнена при финансовой поддержке Президиума УрО РАН (проект № 15–12–4–35).

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.

Петриченко В.М. Фармакогностические исследования и биологическая активность растений семейства норичниковые. Автореф. дис. ... док. фарм. наук. Пермь, 2005. 44 с.

Пространственные закономерности изменения ценотических фаун пауков подзоны южной тайги Западно-Сибирской равнины

А.С. Тураева

Пермский государственный национальный исследовательский университет

Ключевые слова: пауки, ценотические фауны, южная тайга, Западная Сибирь.

Географические закономерности изменения разнообразия и структуры фаун пауков Западно-Сибирской равнины изучены относительно хорошо (Степина, 2012; Тураева, 2015). Тренды варьирования ценотических фаун, понимаемые как совокупность таксонов, населяющих данный тип биоценозов, в регионе ранее не изучались. Цель данной работы — описать основные закономерности изменения ценотических фаун пауков в пределах подзоны южной тайги Западно-Сибирской равнины.

Обследовано 29 биотопов в трех локалитетах: стационар «Миссия», г. Тобольск и его окрестности, национальный парк «Припышминские боры». Материалы собраны и обработаны при помощи стандартных методов.

Всего обнаружено 297 видов из 20 семейств. Кластерный анализ показал, что наиболее значимы географические различия между видовым составом ценофаун западного и восточного секторов подзоны. Внутри «восточной» группы ценофауны объединяются в три подгруппы. Важнейшим фактором в данном случае являются различия в степени увлажненности местообитаний. Выделены мезофильный, гигрофильный и ксерофильный группы ценофаун. В «западной» группе ценофауны делятся на лесные и луговые.

Пять видов пауков, обнаруженных во всех типах местообитаний и во всех локалитетах, обозначены как убиквисты; 11 видов, распространенных столь же широко, но отсутствующих в гигрофитных местообитаниях, — эврибионты. Аналогичные экологические валентности демонстрируют 32 вида (20 и 12 видов, соответственно), обнаруженных только на востоке подзоны. К мезофитным местообитаниям тяготеют 15, ксерофитным –12 и гигрофитным — 10 видов пауков.

Таким образом, можно заключить, что особенности видового состава ценофаун пауков, в первую очередь, отражают географические

особенности местности, а во вторую — различия в степени увлажненности местообитаний. Порядка 12% видов пауков являются эврибионтными. Пауки, приуроченные к местообитаниям с крайними вариантами увлажнения, относительно немногочисленны. К ксерофитным местообитаниям приурочено 4, гигрофитным — 3% видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Стёпина А.С. Разнообразие и структура локальных фаун пауков Западной Сибири // Фундаментальные и прикладные исследования в биологии и экологии: материалы регион. студ. науч. конф. Пермь: Изд-во ПГНИУ, 2012. Вып. 7. С. 37–41.

Тураева А.С. Географические закономерности варьирования структуры и разнообразия фауны пауков Западной Сибири // Сборник материалов IV Международной конференции. Томск: Издательство ТГУ, 2015. С. 132–135.

О населении герпетобионтных пауков дубрав заповедника «Нургуш»

А.В. Ускова[1], А.Н. Созонтов[1], Л.Г. Целищева[2]

[1]Удмуртский государственный университет, г. Ижевск
[2]Государственный природный заповедник «Нургуш», г. Киров

Ключевые слова: дубравы, заповедник «Нургуш», пауки, экология.

Изучение биологического разнообразия особо охраняемых природных территорий (ООПТ) имеет первостепенное значение. Между тем, выявление лишь видового богатства на сегодняшний день представляется явно недостаточным. Всё большую значимость приобретают синэкологические и демэкологические аспекты в исследованиях, позволяющие оценить роль видов в сообществах.

Для заповедника «Нургуш» имеются опубликованные данные по видовому составу, структуре населения и сезонной динамике сообществ пауков (Есюнин, Целищева, 2011, 2015; Есюнин и др., 2013; Безденежных, 2015), преимущественно луговых биоценозов. Лесные же сообщества изучены недостаточно. На территории заповедника расположены одни из самых северных массивов пойменных дубрав, что подчеркивает актуальность изучения складывающихся в них аранеокомплексов.

Цель работы — изучить герпетобионтный комплекс пауков дубрав заповедника «Нургуш». Согласно поставленной цели решали следующие задачи: 1) выявить и проанализировать видовой состав герпетобионтного комплекса пауков дубрав; 2) проанализировать динамическую плотность населения герпетобия дубрав и его динамику в переходный весенне-летний период.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сборы пауков проведены Л.Г. Целищевой с 14.05.2009 по 29.06.2009 г. Материал был собран методом почвенных ловушек на 2 площадках: 1) лес липово-дубовый клеверо-снытево-костровый у протоки на оз. Кривое, кв. 102 (пробная площадка 1); 2) лес дубовый чино-подмаренниково-снытево-клеверный на берегу оз. Нургуш, кв.103 (пробная площадка 2). На первой площадке была взята одна проба, а на второй — четыре (14.05 — 29.05.09). В общей сложности было отработано 561 ловушко-суток и собрано 1348 экземпляров пауков. При анализе данных применялись коэффициент Чекановского-Съеренсена (C_S), пятибалльная логарифмическая шкала Ю.А.

Песенко (1982), индекс Шеннона (*H'*) и выровненности (*E*) (Мэгарран, 1992).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе исследования на двух учетных площадках выявлено 40 видов пауков, относящихся к 10 семействам. Бóльшая их часть является типичными герпетобионтами — представителями семейств Lycosidae, Linyphiidae, Gnaphosidae, а также родов *Pachygnatha* (Tetragnathidae), *Ozyptila* (Thomisidae), и лишь немногие из них обитают преимущественно в других ярусах (Thomisidae, Salticidae). В ходе исследования выявлены 3 вида пауков, ранее не указанные для этой территории: *Chryphoeca silvicola* (C. L. Koch) (Hahniidae), *Walckenaeria nodosa* (O. P.-Cambridge) (Linyphiidae) и *Episinus angulatus* (Blackwall) (Theridiidae). Все они имеют широкое распространение, их отсутствие в материалах и публикациях предыдущих лет связано с недостаточной степенью изученности фауны. С учетом и оригинальных, и литературных данных, в дубравах заповедника зарегистрировано 99 видов герпетобионтных пауков. Установлено, что среди них типичными для дубрав являются: *Cryphoeca silvicola* (трансевросибирский бореальный вид), *Haplodrassus silvestris* (трансевросибирский неморальный), *Floronia bucculenta* (Clerck) (транспалеарктический неморальный), *Walckenaeria nodosa* (трансевросибирский температный), *Episinus angulatus (*европейско-западносибирский неморальный).

В полученных пробах общее количество видов колебалось от 14 до 23. Относительная динамическая плотность пауков варьировала в интервале от 108 до 412 экз./100 лов.-сут. (рисунок). Это выше, чем обычно отмечается для лесных биотопов в других регионах (10–176, чаще не более 80 — 120) (Олигер, 2010; Тураева, Есюнин, 2015), а также установлено на лугах заповедника (Есюнин и др., 2013; Безденежных, 2015). Высокую плотность населения пауков-герпетобионтов дубрав ГПЗ «Нургуш» можно объяснить массовостью вида-супердоминанта *Pardosa lugubris* (Walckenaer), на долю которого приходилось в среднем 80% (от 75% до 87.3%) всех особей (Рисунок, Таблица). Этот вид оставался чрезвычайно обильным на протяжении всего рассматриваемого периода (80–337 экз./100 лов.-сут.). В состав доминантного комплекса входили также *Pachygnatha listeri* (Sundevall) и *Piratula hygrophilus* (Thorell), численность которых составляла в среднем по 5%. При этом для *P. listeri* наблюдалось постепенное сокращение численности и полное отсутствие к концу июня, *P. hygrophilus*, напротив, не встречался в начале весны (таблица).

Как следует из таблицы, значение показателя разнообразия группировок пауков (*H'*) повышается в периоды фенологических переходов с весеннего на раннелетний (вторая половина мая), с ран-

Таблица. Состав доминантного комплекса и показатели разнообразия населения пауков-герпетобионтов дубрав ГПЗ «Нургуш»; сокращения: «БО» — балл обилия, «%» — доля вида в структуре населения, «пр.пл.» — пробная площадка

	Вид	Пробные площадки и даты									
		пр.пл.1 14.05–29.05.09		пр.пл.2 14.05–29.05.09		пр. пл.2 29.05–9.06.09		пр.пл.2 9.06–18.06.09		пр. пл. 2 18.06–29.06.09	
		БО	%	БО	%	БО	%	БО	%	БО	%
Доминантный комплекс	Pardosalugubris	5	61	5	75	5	87	5	82	5	75
	Pachignathalisteri	3	9	4	11	3	3	1	1	–	–
	Piratulahygrophilus	–	–	–	–	1	1	4	11	4	18
Видовое богатство		16		15		17		23		14	
Общая попадаемость (экз./100 лов.-сут.)		88		186		350		412		108	
Индекс Шеннона (*H*)		1.63		1.03		0.67		0.74		1.14	
Выровненность (*E*)		0.59		0.38		0.24		0.28		0.43	

нелетнего на летний (вторая половина июня). Вероятно, это объясняется присутствием в сборах в переходные периоды видов из разных фенологических групп.

В рассматриваемом временном интервале (с начала мая по конец июня), наблюдались качественные и количественные изменения в составе сообществ пауков: 14 видов уменьшают свою численность (*Neriene clathrata* (Sundevall) и др.), 10 видов увеличивают свою численность (*Walckenaeria atrotibialis* (O. P.-Cambridge) и др.); 4 вида начинают появляться в начале лета (*Clubiona lutescens* (Westring) и др.), 11 видов перестают попадаться в конце весны (*Oedothorax retusus* (Westring) и др.). Таким образом, состав сообществ пауков существенно варьирует в течение сезона. В целом же пик активности пауков-герпетобионтов приходится на середину июня. В основном он обусловлен активностью пауков-волков *P. lugubris*. Динамика других видов носит более сглаженный характер (рисунок).

ВЫВОДЫ

В ходе исследования на двух учетных площадках выявлено 40 видов пауков, относящихся к 10 семействам. Основную часть комплекса составляют типичные герпетобионты: представители семейств Lycosidae, Linyphiidae, Gnaphosidae, а также родов *Pachygnatha*, *Ozyptila*.

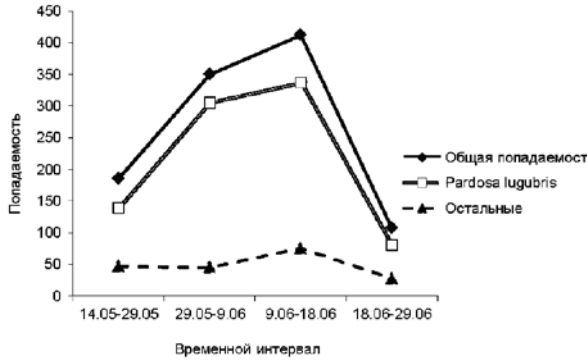

Рисунок. Попадаемость пауков на пробной площадке 2 заповедника «Нургуш» в 2009 г., в экз./100 лов.-сут.

Выявлены 3 вида пауков, ранее не указанные для этой территории. С учетом литературных данных герпетобионтный комплекс пауков дубрав заповедника «Нургуш» представлен 99 видами.

Выявлена высокая относительная динамическая плотность населения пауков-герпетобионтов дубрав ГПЗ «Нургуш». Пик активности пауков-герпетобионтов приходится на середину июня, в основном он обусловлен активностью паука-волка *P. lugubris*. Динамика остальных видов носит более плавный характер.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

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

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

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

Мэггаран Э. Биологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 180 с.

Олигер Т.И. Пауки юго-восточного Приладожья // Труды С.-Петербургского общества естествоиспытателей. Спб., 2010. Т. 89. Сер. 4. 341 с.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.

Тураева А.С., Есюнин С.Л. Осенний аспект населения пауков (Aranei) Национального парка «Припышминские боры» // Вестник Удмуртского университета. Ижевск, 2015. Т. 25. №. 3. С. 61–69.

Особенности F-1 поколения подорожника большого из зон радиоактивного и химического загрязнения

Н.С. Шималина

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: Plantago major L., *ионизирующее излучение, тяжелые металлы, радиоустойчивость, металлоустойчивость.*

ВВЕДЕНИЕ

Влияние ионизирующего излучения и тяжелых металлов на растения показано во многих работах (Барсукова, 1997; Безель, 2006; Batool et al., 2015). Однако большая часть исследований проводилась в лабораторных условиях и в течение короткого периода времени (Москалев, Шапошников, 2009; Fuma et al., 2003). Особый интерес представляет изучение отдаленных последствий длительного действия техногенных факторов разной природы (низкоинтенсивное ионизирующее облучение и тяжелые металлы) на потомков растений после снятия стресса. Цель настоящей работы — исследование проявления родительского эффекта в выборках F-1 поколения подорожника большого из зон радиоактивного (Восточно-Уральский радиоактивный след, ВУРС) и химического (зона влияния Нижнетагильского металлургического комбината, НТМК) загрязнения после снятия техногенного стресса.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объект исследования — подорожник большой (*Plantago major* L.) — многолетнее травянистое поликарпическое растение из семейства Plantaginaceae Juss. Размножается преимущественно семенами (Онтогенетический..., 1997). Вид диплоидный, $2n=12$ (Хромосомные..., 1969). Выбор данного вида обусловлен его повсеместной встречаемостью, существованием в широком диапазоне экологических условий, высокой семенной продуктивностью (Позолотина и др., 2008).

Семена родительского (P) поколения подорожника большого были собраны в двух зонах: 1) радиоактивного загрязнения (ВУРС), 2) в зоне химического загрязнения (НТМК). Фоновые участки находились за пределами какого-либо загрязнения (Pozolotina et al., 2016). Подробная характеристика участков исследования, уровни радиационной и токсической нагрузки, а также характеристика P-поколения приведены в предыдущих работах (Шималина, Антонова, 2014;

Шималина, 2015; Pozolotina et al., 2016). Дозовые нагрузки на площадках ВУРСа превышали фоновый уровень в 37–57 раз. Индексы токсической нагрузки на площадках НТМК были выше фонового уровня в 3–19 раз.

Семена Р-поколения собирали с 10 растений в двух ценопопуляциях из каждой зоны (всего 6 участков). Эти семена проращивали и культивировали в условиях выровненного агрофона (Биофизическая станция ИЭРиЖ УрО РАН, г. Заречный) до созревания F-1 поколения.

На следующий год семена F-1 поколения с 10 индивидуальных растений из каждой выборки проращивали в ходе лабораторного эксперимента методом рулонной культуры на суспензии, содержащей почву и дистиллированную воду (1:10), в течение трех недель. Эксперимент проводили в трех повторностях. В каждый сосуд высевали по 25 семян. Общее число исследованных семян –13 486 шт. Жизнеспособность семян оценивали по комплексу критериев: всхожесть семян, выживаемость проростков, доля проростков с настоящими листьями, длина корня. Устойчивость к дополнительным воздействиям определяли по тем же параметрам, предварительно облучая семена в дозе 300 Гр (γ-установка «ИГУР»), либо проращивая семена на суспензии, содержащей почву с максимально загрязненного участка НТМК-2. Также учитывали частоту встречаемости аномалий в развитии проростков.

Для проверки статистических гипотез использовали критерий множественных сравнений Шеффе, непараметрический критерий Краскела-Уоллиса (*H*) и метод для анализа пропорций (Wilson, 1927; Newcombe, 1998) для независимых выборок. В последнем случае проверяли следующую нулевую гипотезу H_0: $P_1–P_2=0$, где P_1 и P_2 — сравниваемые пропорции двух выборок. Если нижние и верхние границы 95%-ных доверительных интервалов (*CI*) для разностей сравниваемых пропорций не охватывали нулевое значение, то различия между выборками считали статистически значимыми (нулевую гипотезу H0 отвергали на уровне значимости $p=0.05$). Анализ данных проводили в программе STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc., 2007) и с помощью макросов, созданных в MS Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Жизнеспособность семенного потомства подорожника F-1 поколения

Всхожесть семян и выживаемость проростков во всех выборках были идентичны, либо значимо не различались, поэтому далее представлен анализ по показателю «выживаемость проростков» (рис. 1). Токсическая нагрузка на материнские растения влияла на выживаемость F-1 поколения, то есть влияние фактора «участок» было значимо ($H_{(5;180)}=25.15$; $p=0.0001$).

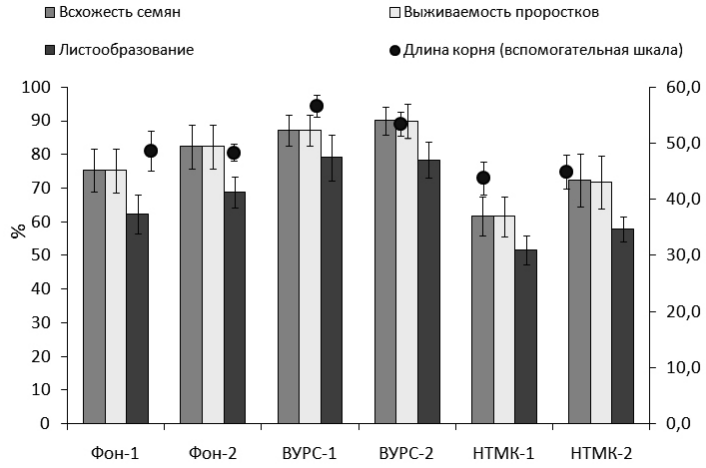

Рис. 1. Основные показатели жизнеспособности F-1 поколения P. major.

Так, выборка НТМК-1 значимо отличалась от Фон-2 и растений из зоны ВУРСа (критерий множественных сравнений Шеффе, $p<0.05$). Как показано на рис. 2, наиболее широкий диапазон внутрипопуляционной изменчивости выживаемости проростков отмечен в выборках из зоны химического загрязнения (CV=10.2–12.3%), а самый узкий — в выборках из зоны ВУРСа (CV=6.2–6.4%). Влияние фактора «генотип», характеризующего уровень внутрипопуляционной изменчивости, было значимо ($H_{(9;30)}$=17.29–26.99; p=0.001–0.044).

Наибольшее количество проростков с настоящими листьями отмечено в выборках из зоны радиоактивного загрязнения, а наименьшее — из зоны химического загрязнения (см. рис. 1; $p<0.05$). По результатам однофакторного дисперсионного анализа влияние факторов «участок» ($H_{(5;180)}$=30.99; p=0.00001) и «генотип» ($H_{(9;30)}$= 19.10–26.79; p=0.0015–0.0244) было значимо. По длине корня выборки НТМК-1 и НТМК-2 значимо отличались от выборки ВУРС-1 ($p<0.05$). Анализ показал, что фактор «участок» значимо влиял на длину корня во всех выборках ($H_{(5;180)}$=26.93; p=0.00006). Влияние фактора «генотип» было значимо только для выборок Фон-1, НТМК-1 и НТМК-2 ($H_{(9;30)}$= 17.34–25.45; p=0.014–0.044).

Таким образом, по комплексу показателей жизнеспособности F-1 поколение растений подорожника из выборок зоны НТМК было слабее по сравнению с остальными, а выборки из зоны ВУРСа и фоновых территорий выровнялись (различия между ними нивелировались). Ранее нами было показано, что у P-поколения показатели жизнеспособности проростков из разных зон изменялись в широких

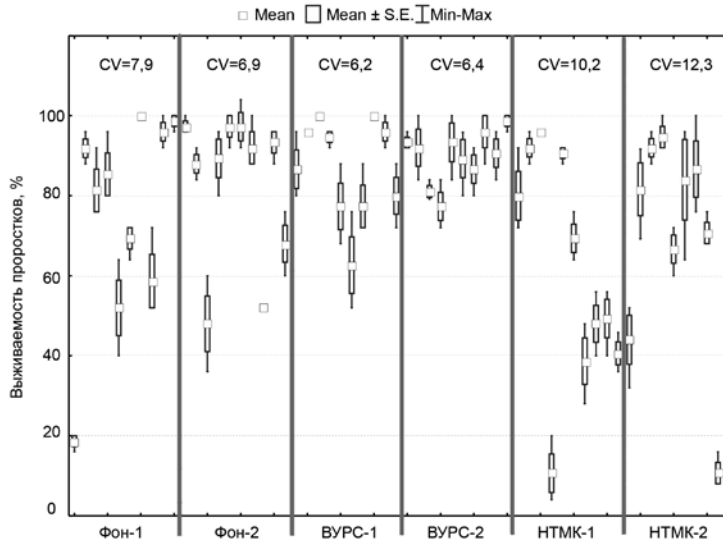

Рис. 2. Внутрипопуляционная изменчивость выживаемости проростков F-1 поколения P. major из разных зон. Точки внутри каждой зоны — индивидуальные растения.

пределах. Некоторые выборки из разных зон были ближе между собой, чем внутри зоны, при этом обе выборки из зоны НТМК отличались низкой жизнеспособностью по сравнению с другими выборками, самой жизнеспособной была выборка ВУРС-2 (Pozolotina et al., 2016).

Радиоустойчивость F-1 поколения подорожника

У F-1 поколения подорожника выживаемость проростков после облучения значимо не изменилась по отношению к собственному необлученному контролю ($H_{(1;60)}$=0.05–1.46; p=0.22–0.81). Доля проростков с настоящими листьями после облучения также не изменилась во всех выборках ($H_{(1;60)}$=0.01–3.66; p=0.06–0.93) за исключением Фон-1 ($H_{(1;60)}$=4.05; p=0.044). Во всех выборках после облучения (рис. 3) отмечено значимое снижение длины корня у проростков (p<<0.001).

Влияние фактора «генотип» при провокации облучением было значимо ($H_{(9;30)}$=17.15–26.79; p=0.002–0.046), исключение составили выборки НТМК-2 по признаку «длина корня» ($H_{(9;30)}$=16.76; p=0.053) и ВУРС-2 по показателю «выживаемость проростков»($H_{(9;30)}$=14.95; p=0.09).

Напомним, что у Р-поколения в выборках из зоны ВУРСа и фоновых после облучения отмечено полное подавление формирования

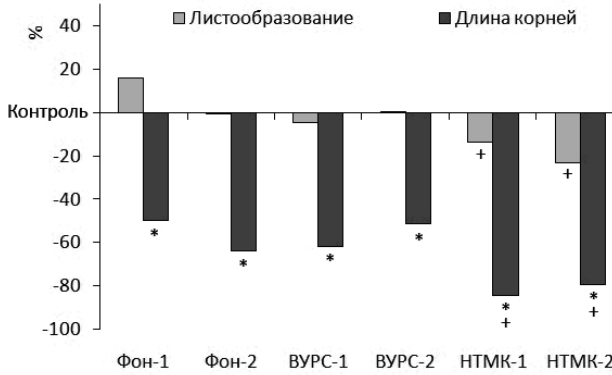

*Рис. 3. Радиоустойчивость F-1 поколения подорожника из разных зон: * — значимые различия с собственным необлученным контролем; (+) — значимые различия с выборками Фон-1, Фон-2, ВУРС-1 и ВУРС-2 (критерий множественных сравнений Шеффе, p<0.05).*

настоящих листьев. При этом в выборках из зоны НТМК снижение скорости листообразования было наименьшим по сравнению с остальными выборками. Таким образом, по ростовым характеристикам отмечена сходная реакция родительского и F-1 поколения на дополнительное облучение.

Металлоустойчивость F-1 поколения подорожника

У подорожника F-1 поколения при провокации тяжелыми металлами реакция оказалось однотипной во всех выборках: отмечено значимое снижение длины корней у проростков (рис. 4). Число проростков с настоящими листьями в выборках ВУРСа и у фоновых растений снизилось незначительно, при этом выборки из зоны НТМК были самыми чувствительными.

Отметим, что в случае Р-поколения при провокации ТМ наблюдалось разнообразие реакций, при этом выборки из зоны НТМК были устойчивыми, в то время как для выборок из зоны ВУРСа и фоновых растений была характерна чувствительность к дополнительному воздействию тяжелыми металлами (Pozolotina et al., 2016).

Частота морфологических аномалий у F-1 поколения подорожника

Во всех выборках подорожника Р-поколения проростки с некрозами корней встречались редко — не более 2.5% от числа выживших. После облучения во всех выборках отмечено увеличение частоты встречаемости данной аномалии, при этом наименьшее число проростков с некрозами корней обнаружено в выборках из зоны НТМК

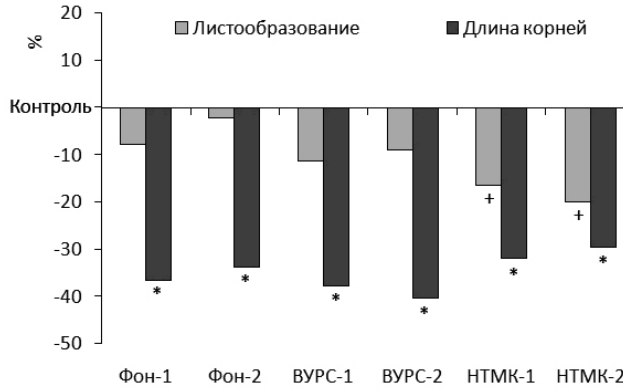

*Рис. 4. Металлоустойчивость F-1 поколения подорожника из разных зон: * — значимые различия с собственным необлученным контролем; (+) — значимые различия с выборками Фон-2, ВУРС-1 и ВУРС-2 (критерий множественных сравнений Шеффе, p<0.05).*

(Pozolotina et al., 2016). У F-1 поколения без провокации частота встречаемости проростков с некрозами корня составила 2.2–9.9%. После облучения наибольшее число проростков с некрозами корней, в отличие от P-поколения, отмечено в выборках из зоны химического загрязнения (рис. 5). В случае провокации тяжелыми металлами частота встречаемости некрозов корней за редким исключением не возрастала.

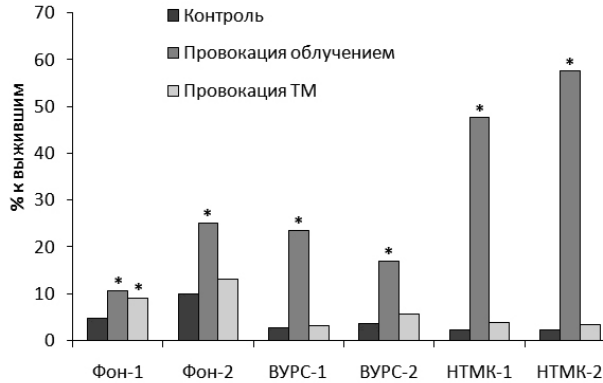

*Рис. 5. Частота встречаемости проростков подорожника F-1 поколения с некрозом корня из разных выборок: * — значимые различия с собственным контролем, сравнение 95% доверительных интервалов CI (Newcombe, 1998).*

Механизмы формирования морфозов различны: мутации генов, соматические мутации, апоптоз и т.д. (Моргун, Якимчук, 2011; Игонина и др., 2012). Так, на примере арабидопсиса было показано, что некрозы корней являются результатом рецессивной мутации, вызванной инсерцией Т-вектора pLD3 в область 32 экзона гена *YUP8H12R.44* (Tomilov et al., 2001).

В выборках F-1 поколения из зон техногенного загрязнения проростки с изменением формы листьев встречались чаще, чем в фоновых ценопопуляциях. Провокация тяжелыми металлами не вызвала значимого увеличения частоты аномалии. Однако в ответ на острое облучение в выборке ВУРС-2 отмечено значимое увеличение числа проростков с измененной формой листа.

Таким образом, аномалии в развитии проростков подорожника большого встречались чаще в выборках из зон техногенного загрязнения; реакция на провокационное облучение родительского и F-1 поколения была сходной, за исключением выборок из зоны НТМК по показателю «некроз корня».

Стрессовые факторы окружающей среды способны оказывать влияние не только на организмы, развивающиеся в данных условиях, но и на их потомков после снятия стресса. В частности, наследование может быть обусловлено материнским эффектом (Donohue, Schmitt, 1998). Формирование трансгенерационных эффектов может быть обусловлено различными механизмами: накопление разного количества питательных веществ в семенах (Donohue, Schmitt, 1998),

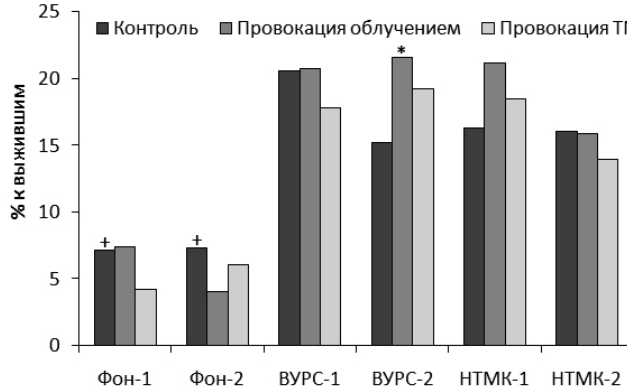

*Рис. 6. Частота встречаемости проростков подорожника F-1 поколения с измененной формой настоящего листа: * — значимые различия с собственным необлученным контролем, (+) — значимые различия с остальными выборками ВУРСа и НТМК, сравнение 95% доверительных интервалов CI (Newcombe, 1998).*

гормональная регуляция (Jha et al., 2010), эпигенетические модификации, такие как метилирование ДНК, которые могут сохраняться в нескольких поколениях (Herman, Sultan, 2011; Vanyushin, Ashapkin, 2011; Bilichak, Kovalchuk, 2016). Облучение родителей формирует эффекты генетической нестабильности в соматических и половых клетках потомков, передаваемые посредством нерепарированных разрывов ДНК, свободных радикалов, мутационных или эпигенетических изменений активности генов, отвечающих за поддержание стабильности генома (Москалев, Шапошников, 2009).

В исследовании, проведенном на подорожнике большом, было показано, что факторы окружающей среды, действующие на материнское растение, могут влиять на фенотипические характеристики потомства как минимум в трех поколениях (Miao et al., 1991). При экспериментальном изучении в череде поколений одуванчика лекарственного было показано, что индуцированные однократным острым γ-излучением изменения могут проявляться вплоть до пятого поколения, при этом ключевым моментом является нестабильность проявления эффектов (Позолотина, 2003). У одуванчика из природных популяций, испытывающих хроническое действие радиации и тяжелых металлов, также был выявлен трансгенерационный эффект: F-1 поколение этого вида из зоны ВУРСа обладало высокой жизнеспособностью, но при этом было чувствительно к дополнительной провокации облучением и тяжелыми металлами (Pozolotina et al., 2012). F1-поколение растений из зоны НТМК характеризовалось высокой жизнеспособностью и повышенной устойчивостью к этим факторам.

При сравнении экологических эффектов действия ионизирующего излучения и тяжелых металлов на модельных экосистемах (искусственно созданный микрокосм гидробионтов), установлено, что при действии γ-облучения дозы, вызывающие первые регистрируемые эффекты отличаются от доз, приводящих к полной деструкции системы в 15–20 раз, в то время как при действии тяжелых металлов для подобного изменения системы достаточно увеличения нагрузки в 2–10 раз (Fuma et al., 2003).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, после снятия техногенного стресса у F-1 поколения подорожника показатели жизнеспособности в выборках из зоны радиоактивного загрязнения и фоновых участков выровнялись. В то же время P-поколение выборки ВУРС-2 обладало лучшими характеристиками. У F-1 поколения из зоны химического загрязнения показатели жизнеспособности были ниже, чем в остальных зонах, как и у P-поколения.

При изучении радио- и металлоустойчивости реакция подорожника F-1 поколения из зоны химического загрязнения на «привычный» и на «новый» фактор изменилась: в родительском поколении эти выборки были устойчивы, а в F-1 поколении — наиболее чувствительны к провокационному воздействию. Выборки из зоны радиоактивного загрязнения и фоновые не различались по радио- и металлоустойчивости.

Автор выражает благодарность В.Н. Позолотиной и Е.В. Антоновой за помощь на всех этапах выполнения работы, а также Т.Е. Беляевой за участие в подготовке и проведении экспериментов. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 15–04–01023).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барсукова В.С. Физиолого-генетические аспекты устойчивости растений к тяжелым металлам. Новосибирск: ГПНТБ СО РАН, 1997. Вып. № 47. 63 с.

Безель В.С. Экологическая токсикология: популяционный и биоценотический аспекты. Екатеринбург: Гощицкий, 2006. 280 с.

Игонина Е.В., Федотов И.С., Короткевич А.Ю., Рубанович А.В. Морфологические аномалии у потомков облученных сосен (*Pinus sylvestris* L.) из чернобыльских популяций // Радиац. биология. Радиоэкология. 2012. Т. 52, № 1. С. 90–102.

Моргун В., Якимчук Р. Мутагенная активность радионуклидных загрязнений в зоне аварии на Чернобыльской АЭС // Физиология и биохимия культурных растений. 2011. Т. 43, № 4. С. 279–286.

Москалев А.А., Шапошников М.В. Генетические механизмы воздействия ионизирующих излучений в малых дозах. СПб.: Наука, 2009. 137 с.

Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: Марийский госуниверситет, 1997. С. 121–132.

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

Позолотина В.Н. Отдаленные последствия действия радиации в чреде поколений у растений-апомиктов // Радиац. биология. Радиоэкология. 2003. Т. 43, № 4. С. 462–470.

Хромосомные числа цветковых растений: справочник. Л.: Наука, 1969. 926 с.

Шималина Н.С., Антонова Е.В. Качество семенного потомства *Plantago major* L. из зон радиоактивного и химического загрязнения // Мат. Всерос. конф. молодых ученых «Экология: популяция, вид, среда». Екатеринбург: Гощицкий, 2014. С. 167–171.

Шималина Н.С. Характеристика подорожника большого из зон радиоактивного и химического загрязнения: результаты вегетационного эксперимента // Мат. Всерос. конф. молодых ученых, посвященной 115-летию Н.В. Тимофеева-Ресовского «Экология, генетика, эволюция». Екатеринбург: Гощицкий, 2015. С. 152–156.

Herman J.J., Sultan S.E. Adaptive transgenerational plasticity in plants: case studies, mechanisms, and implications for natural populations // Frontiers in Plant Science. 2011. V. 2. № 102. eCollection 2011; doi: 10.3389/fpls.2011.00102

Batool R., Hameed M., Ashraf M. et al. Physio-anatomical responses of plants to heavy metals / Phytoremediation for green energy. Eds M. Öztürk, M. Ashraf, A. Aksoy et al. Dordrecht: Springer Netherlands, 2015. P. 79–96.

Bilichak A., Kovalchuk I. Transgenerational response to stress in plants and its application for breeding // J. Exp. Bot. 2016. V. 67. № 7. P. 2081–2092.

Donohue K., Schmitt J. Maternal environmental effects in plants: adaptive plasticity / Maternal effects as adaptations. Eds T.A. Mousseau, C.W. Fox. Oxford University Press, 1998. P. 137–158.

Fuma S., Ishii N., Takeda H. et al. Ecological effects of various toxic agents on the aquatic microcosm in comparison with acute ionizing radiation // J. Environ. Radioact. 2003. V. 67. № 1. P. 1–14.

Jha P., Norsworthy J.K., Riley M.B., Jr W.B. Shade and plant location effects on germination and hormone content of palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) seed // Weed Science. 2010. V. 58. № 1. P. 16–21.

Miao S.L., Bazzaz F.A., Primack R.B. Persistence of maternal nutrient effects in *Plantago major*: the third generation // Ecology. 1991. V. 72. № 5. P. 1634–1642.

Newcombe R.G. Interval estimation for the difference between independent proportions: comparison of eleven methods // Statistics in medicine. 1998. V. 17. № 8. P. 873–890.

Pozolotina V., Antonova E., Shimalina N. Adaptation of greater plantain, *Plantago major* L., to long-term radiation and chemical exposure // Russ J Ecol. 2016. V. 47. № 1. P. 1–10.

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.

Tomilov A.A., Tomilova N.B., Ogarkova O.A., Tarasov V.A. Identification of a gene involved in the control of the root system development in *Arabidopsis thaliana* // Russ J. Gen. 2001. V. 37. № 1. P. 30–38.

Vanyushin B.F., Ashapkin V.V. DNA methylation in higher plants: past, present and future // Biochimica et Biophysica Acta (BBA) — Gene Regulatory Mechanisms. 2011. V. 1809. № 8. P. 360–368.

Wilson E.B. Probable inference, the law of succession, and statistical inference // J. Am. Stat. Assoc. 1927. V. 22. № 158. P. 209–212.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие к изданию.....3

Правило Бергмана — прошлое, настоящее и неопределенное будущее (к 170-летию опубликования)
М.В. Винарский.....5

Экотопическая, морфологическая и онтогенетическая дифференциация *Gymnadenia conopsea* var. *alpina* Rchb. f. ex Beck. (Orchidaceae)
О.Е. Валуйских, Л.В. Тетерюк.....13

Сравнительная характеристика суточной активности сапсана (*Falco peregrinus*) в разных природных зонах
Е.П. Выгузова, А.А. Соколов, В.А. Соколов, А.В. Хлопотова, Э. Диксон.....22

Влияние экологических условий на рацион двухцветного кожана
О.Р. Гизуллина.....25

Хронографическая изменчивость полового диморфизма черепа обыкновенной лисицы на Среднем Урале и прилегающей территории
А.М. Госьков.....29

Зимовка рукокрылых в штольнях у поселка Слюдорудник (Кыштымский городской округ, Челябинская область)
Е.В. Девятова.....33

Фитофильные макробеспозвоночные устьевых областей малых рек Удмуртской Республики (на примере рек Березовки и Пазелинки)
И.А. Каргапольцева.....41

Позднеплейстоценовые песцы (*Vulpes lagopus* L. 1758) южного Зауралья
А.В. Кисагулов.....48

Эколого-генетическая оценка состояния лесных генетических резерватов на территории Свердловской области
В.А. Лебедев.....54

Влияние Карабашского медеплавильного комбината на петрофитно-степные сообщества горы Золотой
А.Д. Логинова.....56

Видовое богатство кустарников и деревьев подлеска на границах Юго-Западного лесопарка города Екатеринбурга
А.А. Мельникова.....58

Структурно-функциональные аспекты экологической стратегии *Heracleum sosnowskyi* Manden.
М.А. Микрюкова, Е.В. Юшко.....63

Мицетобионтные водоросли, населяющие базидиокарпы ксилотрофных базидиомицетов рода *Stereum* S.F. Gray и *Trichaptum* Murrill.
Н.В. Неустроева, И.В. Новаковская.....67

Распространение белки-летяги (*Pteromys volans* L.) в прошлом и формирование ее современного ареала
Е.С. Паластрова.....70

Изменчивость краниального скелета сеголетков *Lissotriton vulgaris* Linnaeus, 1758 в градиенте урбанизации
Е.В. Перехрест, А.Г. Трофимов.....72

Видовой состав и распространение лошадей (род *Equus*) Западной Сибири в позднем плейстоцене
Н.А. Пластеева.....76

Адвентивная флора Якшур-Бодьинского района Удмуртской Республики
Н.А. Прозорова.....84

Зависимость термических свойств криогенных почв Ямальской лесотундры от их физико-химических и морфологических характеристик
А.Э. Прокопенко, В.В. Валдайских.....88

Структура листа инвазивного *Acer negundo* и адвентивного *A. platanoides*

С.В. Пьянков, В.А. Кицман 91

Структура базовых элементов поведения гнездящейся пары и птенца сапсана (*Falco peregrinus* Tunstall, 1771)

А.Д. Рудацкая, А.В. Хлопотова, М.Ю. Шершнев.....95

Шалфей австрийский на Среднем Урале: биологические особенности и возможности использования

А.К. Савва, О.А. Киселева.....97

Листостебельные мхи каменистых субстратов дендрологического парка «Южные культуры»

Э.С. Сайлер.....99

Митохондриальная ДНК и история сосны обыкновенной в Крыму и на Кавказе

Н.В. Семериков.....102

Оценка качества сохранности ДНК в музейных образцах тканей животных

П.А. Сибиряков, Л.И. Амерханова.....108

Соотношение пространственной и временной вариабельности дыхания почвы

И.А. Сморкалов.....120

Межгодовой и сезонный аспекты проявления нарушений жилкования крыльев боярышницы *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera, Pieridae) в природной популяции из Свердловской области

И.А. Солонкин, А.О. Шкурихин, Т.С. Ослина, Е.Ю. Захарова.....124

Позднеплиоценовый представитель рода *Mustela* L., 1758 из местонахождения Шамар в Северной Монголии

М.В. Сотникова, Д.О. Гимранов.....132

Жизненные формы пауков-кругопрядов (Aranei: Araneidae) Северной Палеарктики

А.В. Тиунов.....134

Изучение структурных особенностей полупаразитического растения *Euphrasia parviflora* Schag.

Л.П. Трофимова, О.А. Киселева.....138

Пространственные закономерности изменения ценотических фаун пауков подзоны южной тайги Западно-Сибирской равнины

А.С. Тураева.....140

О населении герпетобионтных пауков дубрав заповедника «Нургуш»

А.В. Ускова, А.Н. Созонтов, Л.Г. Целищева.....142

Особенности F-1 поколения подорожника большого из зон радиоактивного и химического загрязнения

Н.С.Шималина.....146

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

ЭКОЛОГИЯ: ФАКТЫ, ГИПОТЕЗЫ, МОДЕЛИ

Материалы конференции молодых ученых

Редакторы:
Е.В. Антонова,
И.А. Сморкалов,
Н.О. Садыкова
С.Ю. Соковнина

Оформление обложки
М.О. Садыкова

Вёрстка
С.С. Трофимовой

Подписано в печать 10.11.2016 г.
Формат 60 × 90; $^{1}/_{16}$
Гарнитура PeterburgC
Печать офсетная
Печатных листов 10

Тираж 200 экз.
Заказ №

Вёрстка и PS-файлы издательства ГОЩИЦКИЙ

Отпечатано в ООО «ИД «ЛИСИЦА»
Екатеринбург, ул. Новостроя, 1а, офис 1-3