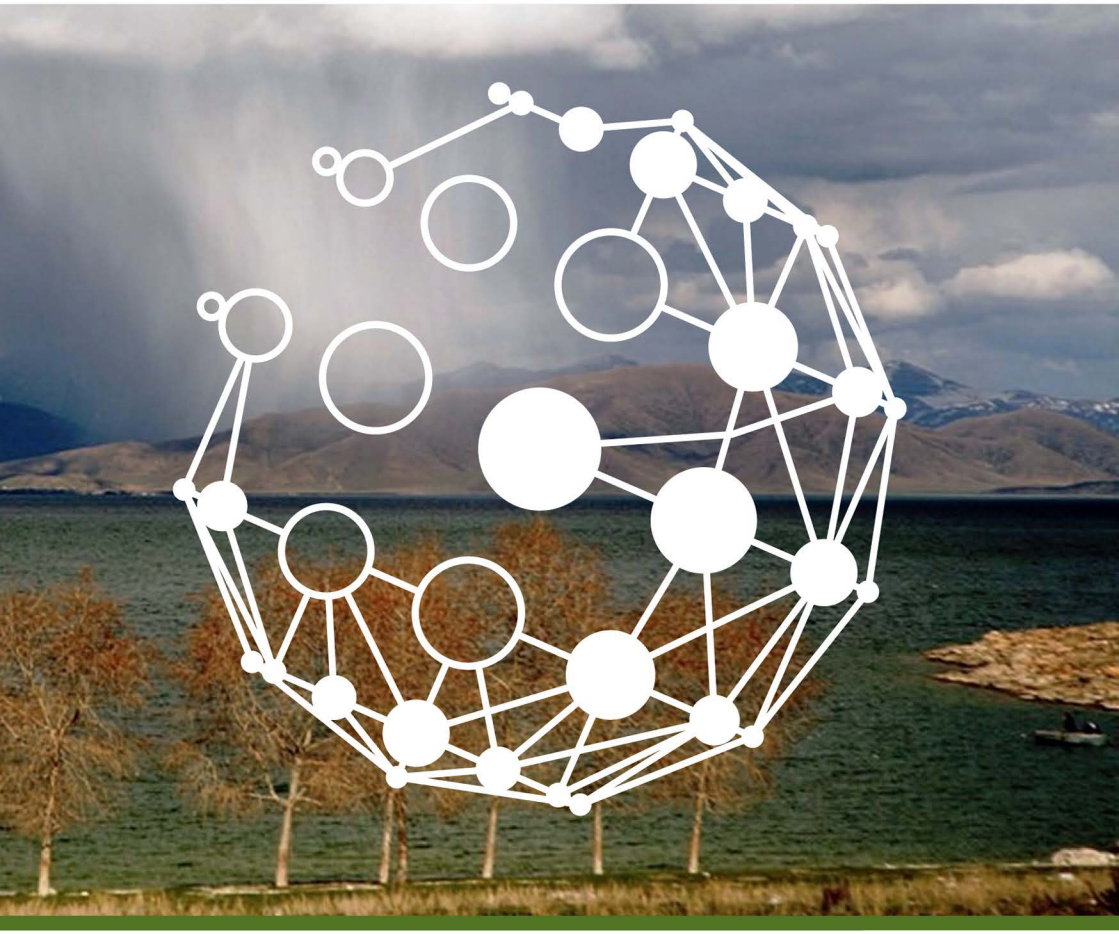
Институт экологии растений и животных УрО РАН



ЭКОЛОГИЯ: ФАКТЫ, ГИПОТЕЗЫ, МОДЕЛИ

Материалы Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 100-летию со дня рождения академика С.С. Шварца

Екатеринбург
2019

Институт экологии растений и животных УрО РАН

ЭКОЛОГИЯ: ФАКТЫ, ГИПОТЕЗЫ, МОДЕЛИ

Материалы конференции молодых ученых,
посвященной 100-летию со дня рождения
академика С.С. Шварца
01–05 апреля 2019 г.

Екатеринбург

2019

УДК 574 (061.3)
Э 40

ИЭРиЖ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ
РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

Совет молодых
учёных ИЭРиЖ

Экология: факты, гипотезы, модели. Материалы конф. молодых ученых, 1–5 апреля 2019 г. / ИЭРиЖ УрО РАН — Екатеринбург: «Реэкшен», 2019. — 123 с.

В сборнике опубликованы материалы Всероссийской конференции молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели», прошедшей в 2019 г. в рамках Международного симпозиума «Экология и эволюция: новые горизонты», посвященного 100-летию со дня рождения академика С.С. Шварца. Мероприятие было организовано Институтом экологии растений и животных УрО РАН, Уральским федеральным университетом им. первого президента России Б.Н. Ельцина и Ботаническим садом УрО РАН. Симпозиум проводился в г. Екатеринбург с 1 по 5 апреля 2019 г.

Работы участников конференции молодых ученых были представлены в форме устных докладов и oral-poster в рамках традиционного конкурса докладов. Исследования молодых ученых 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 Авалян Риммы Эдуардовны «оз. Севан».

ISBN 978-5-907080-99-7

ISBN 978-5-907080-99-7

© Авторы, 2019
© ИЭРиЖ УрО РАН, 2019

ПРЕДИСЛОВИЕ К ИЗДАНИЮ

На базе Института экологии растений и животных УрО РАН 1–5 апреля 2019 г. прошел Международный симпозиум «Экология и эволюция: новые горизонты», в рамках которого состоялась традиционная Всероссийская конференция молодых ученых, студентов и аспирантов «Экология: факты, гипотезы, модели». В этом году мероприятие посвящено значимой для института дате – 100-летию со дня рождения академика С.С. Шварца. В работе конференции приняли участие молодые ученые из 18 организаций, из них: 7 научно-исследовательских, входящих в структуру РАН и других ведомств РФ, 7 вузов России, 3 средних образовательных заведения, одна некоммерческая экологическая организация Казахстана. Профессиональный состав участников конференции: школьники, студенты и магистранты вузов (14 человек); аспиранты и соискатели (14); инженеры и лаборанты (6); научные сотрудники (6); не достигшие возраста 36 лет, без научной степени. За два рабочих дня конференции в рамках симпозиума состоялось 10 устных и 30 стендовых докладов молодых ученых. Молодые исследователи получили возможность представить свои работы широкому кругу специалистов в разных областях науки, получили ценные рекомендации от опытных коллег и были вовлечены в научные дискуссии по обсуждению докладов как начинающих, так и опытных ученых.

В четвертый раз состоялся фотоконкурс для всех участников симпозиума, на который было подано 115 работ от 28 авторов. Победителей определяли в трех номинациях: «Место исследования», «Метод исследования» и «Объект исследования». Традиционно в зале главного корпуса ИЭРиЖ была организована фотовыставка работ финалистов фотоконкурса.

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), а также динамики наземных экосистем и их компонентов в современных условиях и в исторические периоды. Обсуждаются механизмы устойчивости биоты, проблемы

факториальной и функциональной экологии, экологического прогнозирования и рационального природопользования, стереотипы поведения животных. С электронными версиями материалов молодежных конференций 1962–2018 гг. можно ознакомиться по ссылке https://ipae.uran.ru/library/publications_pdf/proceedings/youth_conference_in_ipae.

Редколлегия

Особенности микроструктуры эмали резцов представителей семейства беличьи (Mammalia, Rodentia, Sciuridae)

И.Ф. Арасланов

Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург

Ключевые слова: *эмаль, резцы, Rodentia, Sciuridae*

Прочность и износостойкость постоянно растущих резцов грызунов во многом определяется гистологическим строением и химическим составом их эмалевого слоя (Koenigswald, 2004; Koenigswald, Kalthoff, 2007). Ведущим укрепляющим эмаль элементом, повышающим механическую прочность и резистентность к различным химическим агентам, является железо (Dumont et al., 2014; Selvig, Halse, 1975; Moya-Costa, 2004). Как нами было выяснено ранее, в кроновых группах семейства беличьих по сравнению с базальными таксонами наблюдается снижение содержания этого элемента в эмали (Арасланов, 2018), и это заставляет предположить наличие альтернативных механизмов укрепления эмалевого слоя у данной группы.

Структурной единицей эмали является эмалевая призма, способная принимать разнообразную пространственную ориентацию. В зависимости от ориентации призм друг относительно друга в резцах грызунов выделяют два типа структур: радильная эмаль и унисериальная (слой полос Гюнтера-Шрегера с толщиной в одну призму), представленная находящими одни на другие под определённым углом призмами (Koenigswald, 2004a). По мере движения к наружной поверхности эмали призмы способны генерализованно менять ориентацию несколько раз. Поэтому на основании морфологических сходств эмаль принято делить на внутренние и внешние морфологические слои, каждый из которых имеет определённое функциональное значение (Koenigswald, Pfretzschner, 1991). Слой радиальной эмали приспособлен к сопротивлению давящим нагрузкам, в то время как функцией унисериального слоя является минимизация урона от появляющихся трещин.

В отличие от трабекул костной ткани призматическая структура эмали не способна перестраиваться в процессе онтогенеза соответственно направлению переносимого напряжения, по большей части

сохраняя генетически определенную форму (Koenigswald, Pfretzschner, 1991). Для ряда групп животных гистологическое строение эмали резцов было определено как таксоноспецифический признак (Koenigswald, 2004a; Koenigswald, Kalthoff, 2007), хотя нередки случаи параллельного и конвергентного возникновения сходных структур (Koenigswald, 2004b).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Мы изучили 8 нижних резцов взрослых особей 8 представителей трёх подсемейств беличьих: гигантских белок (Ratufinae) – *Ratufa bicolor* (Sparrman, 1778); прекрасных белок (Callosciurinae) – *Callosciurus pygerythrus* (Geoffroy Saint Hilaire, 1832); наземных беличьих (Xerinae) – *Tamias sibiricus* Laxmann, 1769, *Sciurotamias davidianus* (Milne-Edwards, 1867), *Urocitellus parryii* (Richardson, 1825), *Otospermophilus beecheyi* (Richardson, 1829), *Spermophilopsis leptodactylus* (Lichtenstein, 1823), *Spermophilus citellus* (Linnaeus, 1766), хранящихся в Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург) под номерами ZIN 1798, ZIN 98965, ZIN 4113, ZIN 69576, ZIN 81011, ZIN 63824, ZIN N, ZIN 16555.

Резцы обработали 75%-ным раствором этилового спирта, а затем заключили в эпоксидную смолу. После полимеризации полученные блоки разрезали сепаровочным диском в области средней части зуба с последующей шлифовкой торцевых поверхностей до получения ровного шлифа и протравливанием эмали соляной кислотой в течение 2 секунд для повышения визуального контраста микроструктуры. Экземпляры исследовали сканирующим электронным микроскопом Zeiss Auriga CrossBeam Центра коллективного пользования «Современные нанотехнологии» УрФУ.

Морфометрические измерения выполнили с помощью программы Adobe Photoshop CC 2019. Толщину зуба и его составляющих проводили по самой длинной линии сагиттального сечения шлифа, соединяющей переднюю и заднюю стенки резца.

Для установления связи между признаками использовали корреляционный анализ. Расчеты проводили в пакете программ MS Excel 2016. Для установления возможных тенденций в развитии признаков также применили корреляционный анализ с установлением связи с филогенетической шкалой, ранжированной в соответствии с предполагаемым временем дивергенции групп (рис. 1). При проведении корреляционного анализа для установления наличия филогенетического сигнала из задействованных выборок исключали высокоспециализированных (по исследуемому признаку) представителей базальных ветвей. При проведении корреляционного анализа относительной толщины эмали

с ранжированной филетической шкалой видов из выборки были изъяты *Spermophilopsis leptodactylus* и *Sciurotamias davidianus* по причине исключения возможных неточностей в связи с высокой степенью специализации их производного признака. Этот подход был применен в целях минимизации влияния производных признаков на результаты анализа.

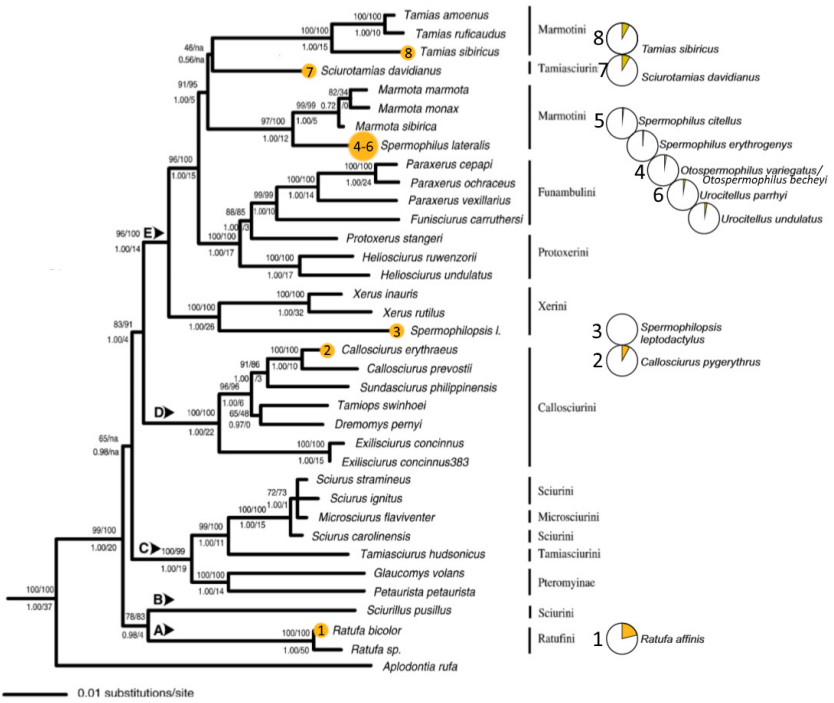


Рис. 1. Молекулярное дерево семейства (Steppan, 2004), соотнесённое с распределением содержания железа в резцах ряда представителей Sciuridae (Арасланов, 2018) с ранжированием видов по степени приближения времени их дивергенции к таковой в кроновой группе.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты измерений параметров эмали и эмалевого рисунка Приведены в табл. 1, 2. Относительная толщина эмали резцов исследуемых таксонов варьирует в пределах от 2.55 % (*Ratufa bicolor*) до 8.11 % (*Sciurotamias davidianus*). Вполне вероятно, у *Ratufa bicolor* данный признак демонстрирует плезиоморфное состояние. Это было подтверждено корреляционным анализом с ранжированной филогенетической шкалой видов, показавшим, что данный признак несёт филогенетический сигнал и напрямую умеренно связан с эво-

люционными процессами внутри семейства (r = 0.60, p < 0.2). Несмотря на неудовлетворительный уровень статистической значимости, тенденция совместных изменений наблюдается. В дальнейшем следует увеличить объём выборки для получения более значимого результата.

Таблица 1. Общая характеристика эмали резцов различных представителей семейства Беличьи

Характеристики	*Ratufa bicolor*	*Callosciurus pygerthrus*	*Spermophilopsis leptodactylus*	*Otospermophilus becheyi*	*Spermophilus citellus*	*Urocitellus parryi*	*Sciurotamias davidianus*	*Tamias sibiricus*
Эмаль, мм	0.07	0.08	0.11	0.08	0.11	0.12	0.20	0.06
Дентин, мм	2.75	2.45	2.76	2.44	2.09	2.28	2.33	1.79
Толщина зуба, мм	2.82	2.53	2.87	2.52	2.20	2.40	2.53	1.85
Относительная толщина эмали, %	2.6	3.2	3.8	3.2	5.0	5.0	7.9	3.2
Ранжированная шкала видов	1	2	3	4	5	6	7	8

Для эмали большинства исследованных видов характерны внутренний слой из унисериальной эмали и наружный из радиальной, однако у некоторых (*Tamias sibiricus*, *Urocitellus parryi*) наблюдался также находящийся у дентин-эмалевой границы слой радиальной эмали, предстоящий слою с полосами Гюнтера-Шрегера, равный 13 % от общей толщины эмали у обоих резцов. Радиальная эмаль способна возникать на участках бывшей унисериальной как структура вторичной модификации (Koenigswald, 2004a), что может быть связано с возникновением специфических нагрузок в области дентин-эмалевой границы. По-видимому, это явление происходит независимо в двух разных родовых группах, что может указывать на его конвергентный характер в пределах трибы.

Толщина радиальной эмали во внешнем слое варьирует от 7 % (*Sciurotamias davidianus*) от толщины всего слоя до 60 % (*Spermophilopsis leptodactylus*). Как отмечалось выше, радиальная эмаль эффективно выдерживает большие нагрузки, в то время как унисериальная эмаль приспособлена для предотвращения проникновения трещин в глубину зуба и действия сил типа скользящего трения. В своей совокупности структура эмалевого рисунка, а именно соотношение его функци-

ональных слоёв, указывает на приспособление к тому или иному типу нагрузки (Koenigswald, Pfretzschner, 1991). Необходимо также отметить, что эмаль резца у *Spermophilopsis leptodactylus* характеризуется полным отсутствием железа, тогда как в эмали *Sciurotamias davidianus* наблюдалась одна из наибольших его концентраций (Арасланов, 2018). Корреляционный анализ данных об относительной толщине внешнего слоя радиальной эмали и содержании железа в эмали резцов изученных представителей показал сильную, но незначимую обратную связь ($r = -0.71$; $p < 0.05$) между этими параметрами. При проведении корреляционного анализа с ранжированной филетической шкалой видов было установлено, что данный признак несёт чёткий филогенетический сигнал ($r = 0.9$; $p < 0.05$).

Таблица 2. Характеристика эмалевого рисунка

Вид		*Ratufa bicolor*	*Callosciurus pygerthrus*	*Spermophilopsis leptodactylus*	*Otospermophilus beecheyi*	*Spermophilus citellus*	*Urocitellus parryi*	*Sciurotamias davidianus*	*Tamias sibiricus*
Передняя стенка,	Rad (внеш.)	21	33	60	33	45	50	7	45
	Uni	79	67	40	67	55	37	93	42
	Rad (внутр.)	–	–	–	–	–	13	–	13
Угол между перекрещивающимися призмами в передней стенке, °		90	100	82	98	73	80	85	98
Лабиальная стенка,	Rad (внеш.)	–	23	40	7	40	34	13	29
	Uni	73	77	60	93	60	60	87	59
	Rad (внутр.)	27	–	–	–	–	6	–	12
Угол между перекрещивающимися призмами в лабиальной стенке		58	106	85	42	80	90	70	80
Коэффициент расширения, ° *		0.64	1.06	1.04	0.43	1.10	1.13	0.82	0.82
Коэфициент изменения содержания радиальной эмали во внешнем слое**		–	1.43	1.50	4.71	1.13	1.47	0.54	1.55

** — Показатель изменения угла наклона между призмами в унисериальном слое по мере движения от передней стенки к лабиальной;*

*** — показатель изменения содержания радиальной эмали во внешнем слое по мере движения от передней стенки к лабиальной.*

В микроструктурном плане от передней стенки эмали к лабиальной были зафиксированы изменения в соотношениях толщин функциональных слоёв, появление в них вторичных модификаций. У некоторых видов относительная толщина радиальной эмали уменьшается в 4.1 раза (*Otospermophilus becheyi*), а у других увеличивается в 1.86 раза (уменьшение в 0.54 раза) (*Sciurotamias davidianus*). У *Ratufa bicolor* наружный слой радиальной эмали на лабиальной стенке вообще редуцирован. Также были зафиксированы изменения по направлению от передней стенки эмали к лабиальной в относительной толщине слоя вторично-модифицированной радиальной эмали, находящейся у дентин-эмалевой границы: у *Urocitellus parryi* она уменьшилась в 2.17 раза, что может указывать на снижение специфических нагрузок в данной области, тогда как у *Tamias sibiricus* она находится в почти неизменённом состоянии (уменьшение в 1.08 раза). У *Ratufa bicolor* вторичная модификация эмали на передней стенке не наблюдается, однако она появляется на лабиальной, занимая 27 % от толщины всей эмали. В момент грызения на переднюю стенку эмали резца приходится большая часть нагрузки, нежели на лабиальную. Вполне вероятно, что в связи с неравномерным распределением нагрузок по всей ширине эмалевого слоя и их спецификой происходит функциональная дифференциация амелобластов и, как следствие, их продуктов (Koenigswald, Pfretzschner, 1991). Таким образом, уменьшение внешнего слоя радиальной эмали может указывать на приспособление к нагрузкам типа скользящего трения в данных областях.

Угол между перекрещивающимися призмами в эмали зубов беличьих находится в промежутке от 73° (*Spermophilus citellus*) до 100° (*Callosciurus pygerythrus*) (рис. 2). Предположительно, данный признак демонстрирует филогенетическую полярность. Примитивное состояние, соответствующее параллельно ориентированным призмам (угол 0°), присуще радиальной эмали, а наиболее продвинутое из наблюдаемых состояний (приближенные к 180° значения) – перекрещивающимся под максимальным углом полосам Гюнтера-Шрегера. Следовательно, чем больше угол между пересекающимися призмами приближен к 180°, тем более в нём выражен функциональный характер полос Гюнтера-Шрегера. В данном случае унисериальная эмаль *Callosciurus pygerithrus* наиболее приспособлена к предотвращению проникновения трещин в эмалевый слой.

Для эмали резцов некоторых видов характерно уменьшение угла наклона между призмами в унисериальном слое (выпрямление) призм по мере движения от передней стенки к лабиальной (*Tamias sibiricus*, *Sciurotamias davidianus*, *Ratufa bicolor* и *Otospermophilus becheyi*) а для других видов – приобретение призмами большего угла наклона

(*Spermophilopsis leptodactylus*, *Callosciurus pygerythrus*, *Spermophilus citellus* и *Urocitellus parryi*). Как упоминалось ранее, подобная морфологическая дифференциация может указывать на неравномерное распределением нагрузок на эмали резца в момент грызения (Koenigswald, Pfretzschner, 1991).

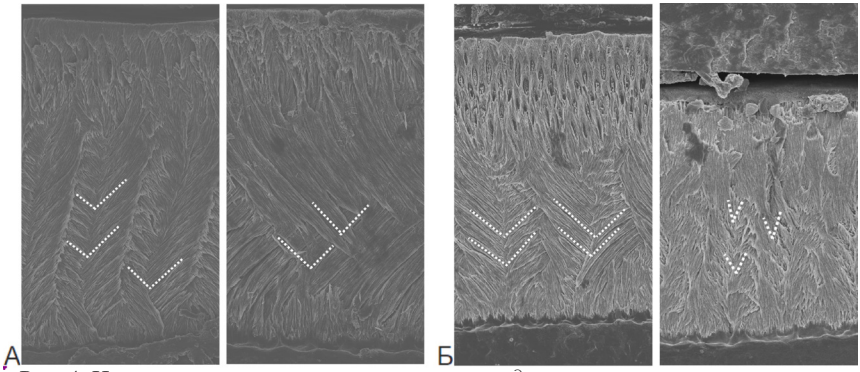


Рис. 1. Изменение величины углов наклона между пересекающимися призмами по мере движения от передней стенки к лабиальной (слева направо: передняя и лабиальная стенка); А – Callosciurus pygerythrus; Б – Otospermophilus becheyi.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Относительная толщина эмали резцов беличьих варьирует в пределах от 2.55 % (*Ratufa bicolor*) до 8.11 % (*Sciurotamias davidianus*). Отмечена тенденция к увеличению значений этого признака в филогенезе группы, вследствие чего могло увеличиваться количество доступной для истирания эмали. В кроновой группе Sciuridae, подсемействе Xerinae, наблюдаются наибольшие значения данного признака.

Для эмали большинства исследованных видов характерны внутренний слой из унисериальной эмали и наружный из радиальной, однако у некоторых (*Tamias sibiricus*, *Urocitellus parryi*) наблюдается появившаяся независимо в отдалённых линиях вторично модифицированная структура – внутренний слой радиальной эмали, лежащий у дентин-эмалевой границы, равный 13 % от общей толщины эмали у обоих резцов.

Толщина радиальной эмали во внешнем слое варьирует в пределах от 7 % от толщины всего слоя у базальных форм до 60 % у представителей кроновых групп, тем самым демонстрируя четкий филогенетический сигнал в пределах семейства. Возрастание относительной толщины внешнего слоя радиальной эмали в эволюции Sciurdae могло компенсировать уменьшение содержания железа, поддерживая механическую прочность структуры.

Угол между перекрещивающимися призмами в эмали резцов беличьих принимает значения от 73° (*Spermophilus citellus*) до 100° (*Callosciurus pygerythrus*). Унисериальная эмаль *Callosciurus pygerythrus* является наиболее приспособленной к предотвращению проникновения трещин в эмалевый слой и сопротивлению скользящему трению.

В связи с неравномерным распределением нагрузок на эмаль резца в момент грызения происходит морфологическая дифференциация микроструктур по мере движения от передней стенки к лабиальной. Так, у некоторых видов отмечено уменьшение до 4.1 раза (*Otospermophilus becheyi*), а у других – увеличение до 1.86 раза (*Sciurotamias davidianus*). У *Ratufa bicolor* наружный слой радиальной эмали на лабиальной стенке и вовсе редуцирован. Также наблюдается уменьшение толщины слоя вторично-модифицированной радиальной эмали, находящейся у дентин-эмалевой границы у *Urocitellus parryi*, что может указывать на снижение специфических нагрузок в данной области. У *Ratufa bicolor* вторичная модификация эмали появляется на лабиальной стенке, занимая 27 % от толщины всей эмали на данном участке, хотя на передней стенке подобные структуры. У *Tamias sibiricus*, *Sciurotamias davidianus*, *Ratufa bicolor* и *Otospermophilus becheyi* отмечено уменьшение угла наклона между призмами в унисериальном слое; а для *Spermophilopsis leptodactylus*, *Callosciurus pygerythrus*, *Spermophilus citellus* и *Urocitellus parryi* – увеличение данного параметра (см. рис. 2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арасланов И.Ф. Содержание железа в эмали зубов представителей семейства беличьи (Rodentia, Sciuridae): систематический и филогенетический аспекты // Экология: факты, гипотезы, модели: материалы конференции молодых учёных, посвящённой памяти Н.В. Глотова. Екатеринбург. 2018. С. 5–9.

Dumont M., Tütken T., Kostka A., Duarte M.J., Borodin S. Structural and functional characterization of enamel pigmentation in shrews // Journal of Structural Biology. 2014. V. 186. № 1. P. 38–48.

Koenigswald W.V. The three basic types of schmelzmuster in fossil and extant rodent molars and their distribution among rodent clades // Palaeontographica Abteilung. Stuttgart. 2004a. V. 270. № 4. P. 95–132.

Koenigswald W.V. Enamel Microstructure of Rodent Molars, Classification, and Parallelisms, with a Note on the Systematic Affiliation of the Enigmatic Eocene Rodent Protoptychus // Journal of Mammalian Evolution. 2004b. V. 11. № 2. P. 127–142.

Koenigswald W.V., Kalthoff D. The enamel microstructure of molars and incisors of Paleogene and early Neogene rodents from Mongolia // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 2007. V. 108. P. 291–312.

Koenigswald W.V., Pfretzschner H.U. Biomechanics in the Enamel of Mammalian Teeth // Constructional Morphology and Evolution. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 1991. P. 113–125.

Moya-Costa R., Cuenca-Bescos. G., Bauluz. B., Rofes J. Structure and composition of tooth enamel in quaternary soricines (Mammalia) // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2018. V. 481. P. 52–60.

Steppan SJ. Nuclear DNA phylogeny of the squirrels (Mammalia: Rodentia) and the evolution of arboreality from c-myc and RAG1 // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2004. V. 30. P. 703–719.

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

Влияние характеристик местообитания на формирование напочвенного покрова в северотаёжных скальных лесных сообществах (гора Волда, Архангельская обл.)

А.А. Валекжанин[1], В.Н. Тарасова[2], Р. П. Обабко[2,3]

[1]Северный (Арктический) федеральный университет, г. Архангельск
[2]Петрозаводский государственный университет, г. Петрозаводск
[3]Институт леса Карельского научного центра РАН, г. Петрозаводск

Ключевые слова: напочвенный покров, характеристики местообитания, лишайники, мохообразные

Скальные лесные сообщества типичны для Фенноскандии, но довольно редко встречаются в пределах Восточно-Европейской равнины. Одним из примеров выходов на поверхность скальных обнажений в Архангельской области является кряж Ветреный Пояс.

Ветреный Пояс — открытая морским ветрам возвышенность (максимальная высота 344 м, гора Оловгора) вдоль южного побережья Онежской губы Белого моря протяженностью около 200 км и шириной 10–15 км. Кряж является частью Балтийского кристаллического щита, имеет крутой северный и пологий южный склоны и состоит из нескольких гряд высотой 200–300 м, вытянутых на юго-восток (36–39° в. д.). Склоны кряжа покрыты скальными лесными сообществами, как правило, имеющими большую давность нарушения.

Изучение формирования напочвенного покрова в местообитаниях с различными характеристиками является основой для решения различных задач, связанных как с теоретическими, так и практическими вопросами экологии. Актуальность исследований прежде всего связана со слабой изученностью данных взаимосвязей, а также уязвимостью скальных типов леса к различным видам антропогенного воздействия (пожарам, промышленной эксплуатации, рекреации).

Исследования выполнили в 2018 г. в рамках комплексной экспедиции по изучению скальных лесных сообществ горы Волда (63°30’51.1’’N 36°37’28.2’’E) – единственной вершины Ветреного Пояса, находящейся в пределах НП «Водлозерский». Гора Волда имеет высоту 330 м н.у.м. и представляет собой выход (размером 0.3×1.8 км) на поверхность твердых протерозойских кристаллических пород в виде обломочных глыб разного размера. Растительность горы представляет собой разрежен-

ные ельники скальные лишайниково-зеленомошные, с преобладанием ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и березы (*Betula* sp.); значительно реже встречаются отдельные деревья рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.), ивы козьей (*Salix caprea* L.), осины (*Populus tremula* L.) и сосны (*Pinus sylvestris* L.). Большая часть растительных сообществ горы является мало нарушенными лесами без признаков рубок и заметных следов пожаров. Возраст отдельных деревьев ели достигает 300 лет.

Исследования выполнили на юго-западном склоне горы, где вдоль геоботанического профиля сверху вниз заложили 5 постоянных пробных площадей (ПП) размером 25×25 м. На ПП были выполнены полные геоботанические описания, включающие определение общих характеристик сообществ, характеристик деревьев и напочвенного покрова. Описание напочвенного покрова выполнено на площадках размером 1×1 м, заложенных в регулярном порядке, на которых отмечали видовое разнообразие и проективное покрытие видов мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов. На каждой площадке измеряли относительную освещенность (люксметром), сквозистость (сквозистомером Ипатова); в качестве характеристик почвенного покрова учитывали глубину залегания камней (мерным щупом в 5 точках площадки), тип почвы, дифференциацию, расположение и мощность почвенных горизонтов (на основе одной прикопки, выполненной в центре площадки). Определение трудно идентифицируемых в полевых условиях видов выполнили в лабораторных условиях на кафедре ботаники и физиологии растений ПетрГУ, в гербарии Хельсинского университета, а также в Институте леса КарНЦ РАН.

В работе проанализировали данные, собранные на основе описания 75 учетных площадок. Для статистической обработки данных использовали однофакторный регрессионный анализ (РА), выполненный в программе IBM SPSS Statistics 22. Проверка гипотезы о наличии взаимосвязей осуществлялась при помощи моделей линейной и криволинейной (уравнения затухающей экспоненты и логистической кривой) регрессии попарно: 1) между характеристиками условий местообитания (4 изученных характеристики) и 2) между отдельными характристиками местообитания и напочвенного покрова (8 изученных характеристик). На основе полученных зависимостей проведен комплексный анализ, в результате которого выявлены: 1) ведущие характеристики местообитания, оказывающие влияние на напочвенный покров (на основе максимальных значений числа выявленных зависимостей и коэффициентов регрессии); 2) диапазоны значений ведущей характеристики среды, характеризующие принципиально различные местообитания напочвенного покрова (за пределами этих величин значения характеристик напочвенного покрова меняются скачкообразно).

В результате исследований было установлено, что в формировании напочвенного покрова принимают участие 78 видов растений и лишайников, среди них: сосудистых растений – 14, мохообразных – 14, лишайников – 50.Толщина подстилки положительно связана с глубиной залегания кристаллической породы ($R^2 = 0.23$; $p = 0.005$) и отрицательно – со сквозистостью ($R^2 = 0.18$; $p = 0.005$); между сквозистостью и освещенностью взаимосвязей не наблюдается (табл. 1).

Таблица 1. Взаимосвязь между изученными характеристиками местообитания

Характеристики	**Относительная освещенность, %**	**Сквозистость, %**	**Толщина подстилки, см**
Глубина залегания кристаллической породы, см	$R^2 = 0.02$ $p = 1.00$	$R^2 = 0.04$ $p = 0.539$	$R^2 = 0.23$ $p = 0.005$
Относительная освещенность, %		$R^2 = 0.02$ $p = 1.00$	$R^2 = 0.01$ $p = 1.00$
Сквозистость, %			$R^2 = 0.18$; $p = 0.005$

Примечания: R^2 – коэффициент детерминации, p – уровень значимости с поправкой Беньямини-Йекутили.

Не обнаружено взаимосвязи относительной освещенности ни с одним показателем напочвенного покрова, что, вероятно, вызвано особенностью методики её измерения в лесных сообществах, где приток солнечной радиации в конкретном местообитании существенно зависит от расположения крон и стволов деревьев и непрерывно изменяется в течение коротких интервалов времени.

Установлено, что наибольшее влияние на напочвенный покров оказывает глубина залегания кристаллической породы и толщина лесной подстилки. На основе анализа полученных зависимостей с данными характеристиками было выделено 5 типов местообитаний (табл. 2):

1. скальные обнажения, покрытые тонким (2 см) слоем подстилки (маломощные петроземы), с доминированием бокаловидных и шиловидных видов лишайников рода *Cladonia*;
2. скальные обнажения, покрытые средним (5 см) слоем подстилки (маломощные петроземы), с доминированием кустистых сильноразветвленных видов *Cladonia*;
3. местообитания на петроземах с глубиной залегания кристаллической породы от 6 до 10 см, со средним значением толщины лесной подстилки 7 см и с доминированием мхов *Vaccinium vitis-idaea* и кустистых сильноразветвленных видов рода *Cladonia*;

4. местообитания на петроземах или перегнойных литоземах с глубиной залегания кристаллической породы от 11 до 20 см, со средним значением толщины подстилки 9 см и с доминированием зеленых мхов, *Empetrum nigrum* и *Vaccinium myrtillus*;
5. местообитания на мощных петроземах или условно подзолистых почвах с глубиной залегания кристаллической породы от 21 до 60 см и с доминированием *Pleurozium schreberi* и *Vaccinium myrtillus*.

Таблица 2. Типы местообитаний и их характеристика

Тип МО	**ГЗ, м**	**ТП, м**	**ПП, лишайников,%**	**ПП, мохообразных,%**	**ПП,тр.-куст. яруса, %**	**Доминирующие виды**
1	0–3	1.87 ±0.34	51.47 ±7.96	31.20 ±6.87	7.73 ±2.59	Бокаловидные и шиловидные лишайники рода *Cladonia, Pleurozium schreberi*
2	4–5	5.63 ±0.71	53.42 ±7.75	38.74 ±7.31	12.13 ±2.03	Разветвленно-кустистые виды рода *Cladonia, Dicranum scoparium*
3	6–10	7.35 ±0.72	24.16 ±6.07	62.55 ±5.53	28.12 ±4.38	*Pleurozium schreberi*, разветвленно-кустистые виды рода *Cladonia, Vaccinium vitis-idaea*
4	11–20	9.07 ±1.19	30.04 ±7.46	48.64 ±6.24	45.79 ±6.29	*Pleurozium schreberi, Empetrum nigrum, Vaccinium myrtillus*
5	21–60	9.9 ±1.35	2 ±1.89	50.10 ±13.71	58.20 ±7.25	*Pleurozium schreberi, Vaccinium myrtillus*

Примечания: Тип МО – тип местообитания; ГЗ – глубина залегания кристаллической породы, см; ТП – толщина подстилки; ПП – среднее проективное покрытие

Выражаем благодарность научному сотруднику лаборатории лесного почвоведения Института леса КарНЦ РАН, к.б.н. Г. В. Ахметовой за помощь в определении типов почвы и дифференциации почвенных горизонтов. Работа выполнена в рамках государственного задания кафедры ботаники и физиологии растений ПетрГУ (проект № 5.8740.2017/k, Министерство образования Российской Федерации).

Carina gallinae, или исследование степени и причин асимметрии килей молодых куриц *Gallus gallus* Linnaeus, 1758

А.А. Воробьёв

МАОУ Лицей №109, г. Екатеринбург

Ключевые слова: асимметрия, грудина, отклонение киля, цыплята-бройлеры, Gallus

При изучении купленных в магазине тушек цыплят-бройлеров (*Gallus gallus* Linnaeus, 1758) было обнаружено, что кили многих грудин (carinae sternōrum) асимметричны – отклоняются от вертикали (сагиттальной плоскости). В имеющейся литературе были упомянуты лишь смещение в каудальном направлении грудины и особенно киля у куриных (Сыч, 1990, 1992) и изменчивость формы вырезок на заднем крае грудины куриных и некоторых других птиц (Штегман, 1958). Отклонение киля от вертикали не рассматривалось.

Было решено изучить обнаруженное явление более детально. Цель работы – исследовать степень и причины асимметрии килей грудин молодых кур, проявляющейся в отклонении килей от сагиттальной плоскости. Для достижения этой цели необходимо было решить следующие задачи:

1. разработать методику оценки степени отклонения киля от вертикальной оси;
2. на многочисленном материале определить зависимость искривления киля от разных факторов: вес, возраст, географическое происхождение курицы;
3. на основании полученных данных сделать выводы о возможных причинах искривления киля.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследовали 39 тушек цыплят-бройлеров, купленных весной-летом 2017 г. Птицы были выращены в агрохолдингах «Приосколье» (12 экз.) и «Чебаркульская птица» (2 экз.), а также произведены под маркой торговой сети «Мегамарт» (АО «ДИКСИ Юг», 25 экз.). Цыплята

умышленно были куплены разного веса, чтобы установить зависимость формы киля от веса и возраста.

Отработанная на опытных образцах оригинальная методика обработки материала включала извлечение грудины из тушки неповрежденной, недолгую (около 5 мин.) варку и очистку от мягких тканей и последующую немедленную фотофиксацию в полусыром виде. Во избежание деформации костей сушка была непродолжительной – на пробных образцах было выяснено, что после высыхания угол наклона киля изменяется на 9–12 % по сравнению с исходным, причем как в сторону увеличения, так и в сторону уменьшения.

Каждая грудина проходила фотофиксацию на фотоаппарате Kodak M753 без использования штатива в нескольких ракурсах (в перевернутом виде для удобства расположения): общий вид с пронумерованной этикеткой; вид сбоку; вид спереди. Несмотря на то, что почти все исследованные птицы являлись молодыми, были найдены морфологические различия грудины, связанные с индивидуальным возрастом. По изображению сбоку каждый экземпляр был отнесен к одной из двух условных возрастных категорий на основании морфологии грудины и формы киля, зависящей от степени его окостенения. Если высота киля превышала длину его вентрального окостеневшего края, то такая грудина относилась к группе 1 (младшая), в противоположном случае – к группе 2 (старшая). По изображению спереди с точностью до десятых долей градуса был определен угол отклонения киля грудины от вертикали с помощью специальной функции графического редактора GIMP. Отклонение киля грудины вправо от сагиттальной плоскости может быть записано с положительным знаком, влево – с отрицательным.

Имевшийся на этикетках вес был указан по отношению к выпотрошенным и обезглавленным тушкам кур, однако для установления закономерностей и направления динамики изменений это значения не имеет. Все использованные в работе материалы оформлены и переданы на хранение в УНУ Музей ИЭРиЖ УрО РАН (ИЭРЖ 773801–773841). Базовая информация о них доступна в электронном каталоге палеонтологических и зоологических фондов Музея: https://museum.ipae.uran.ru/

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Вариационный ряд углов отклонения килей грудин от сагиттальной плоскости (рис. 1) показывает, что мы имеем дело со статистической совокупностью, которая может быть охарактеризована математически. Примечательно, что только один киль симметричен, а большинство (97 %) наклонены вправо. Закономерность в направлении угла наклона очевидна. Среднее значение угла составляет чуть более 5 градусов

(M = 5.1°), а стандартное отклонение σ = 3.31. Таким образом, отклонение киля грудины вправо от сагиттальной плоскости является нормой, тогда как полностью симметричный киль – скорее исключение.

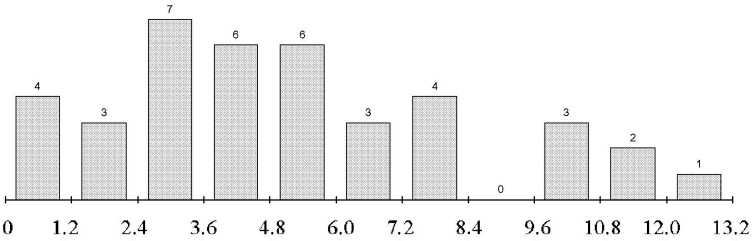


Рис. 1. Вариационный ряд, показывающий количество (ось Y) углов отклонения килей грудин (в градусах, ось X) от сагиттальной плоскости

Средние значения степени отклонения киля от сагиттальной плоскости в возрастных группах, выделенных по морфологии грудины, мало отличаются: группа 1 (младшая) – 4.6°; группа 2 (старшая) – 5.6°. Различие в один градус при σ = 3.31 для выборки n = 39 является статистически незначимым. Можно утверждать, что нет зависимости между возрастом цыпленка и степенью отклонения киля (рис. 2).

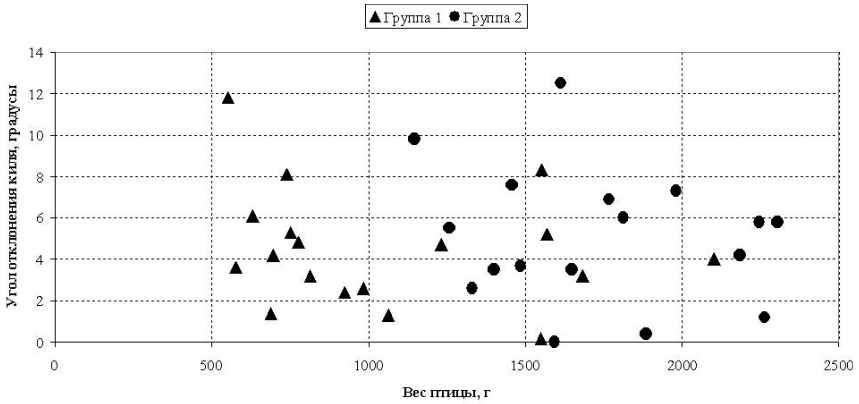


Рис. 2. Зависимость угла отклонения киля грудины от веса и условной возрастной группы птицы

Интересно, что некоторые младшие (по морфологии грудины) цыплята обладают очень большим весом, тогда как цыплята постарше образуют более компактную группу, и их вес не опускается ниже определенного порога. Это связано либо с проявлением полового диморфизма, либо с махинациями товаром со стороны производителя.

В любом случае этот вопрос выходит за рамки настоящей работы. Кроме того, следует отметить, что размах изменчивости степени отклонения киля одинаков для разных возрастных групп.

После установления отсутствия связи угла отклонения киля с возрастом и весом цыпленка мы рассмотрели происхождение птиц (рис. 3).

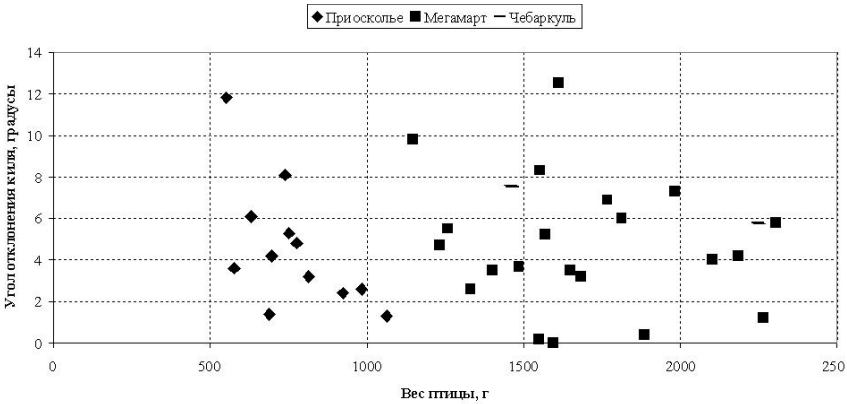


Рис. 3. Зависимость угла отклонения киля грудины от места производства

Наиболее легкие (до 1 кг в потрошеном виде) цыплята младшей возрастной группы были выращены в Приосколье, и размах изменчивости степени отклонения их килей сопоставим с таковым всей выборки: от 1.3° до 11.8° при среднем значении 4,6°. Степень вариации этого признака у более тяжелых цыплят из Мегамарта, включающих разные возраста, чуть выше за счет более многочисленной выборки, однако среднее значение практически идентично: M = 4.7°. И хотя две птицы из Чебаркуля демонстрируют угол отклонения киля немного больше среднего, это отличие является незначимым. Очевидно, что связи между исследуемым признаком и производителем нет.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование показало, что грудины молодых кур-бройлеров асимметричны – почти у всех имеется более или менее выраженное отклонение киля от сагиттальной плоскости. В изученной выборке средний угол наклона составил 5.1°, причем исключительно в правую сторону. Это отклонение не связано с возрастом, весом или местом происхождения куриц. Для установления причин, биологического значения и степени проявления выявленной асимметрии в отношении других видов птиц необходимо дополнительное исследование.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность к.б.н. Д.О. Гимранову за научное руководство, а также другим сотрудникам лаборатории палеоэкологии ИЭРиЖ УрО РАН за обсуждение работы в процессе ее подготовки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Сыч В.Ф. Морфоэкологические особенности локомоторного аппарата куриных // Орнитология. 1990. Вып. 24. С. 58–66.

Сыч В.Ф. О роли морфофункциональных корреляций в становлении аберрантных типов строения локомоторного аппарата у курообразных // Вестник зоологии. 1992. № 4. С. 64–68.

Штегман Б.К. О некоторых особенностях строения скелета голубей и рябков // Ученые записки. Орнитология. 1958. Вып. 197. С. 189–206.

Acer platanoides L. (Aceraceae): разработка формулы для расчета площади проекции листовой пластинки

С.И. Габдылвалиева[1], С.В. Федорова[1,2]

[1]Гимназия №12, г. Казань
[2]Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань

Ключевые слова: *алгоритм, лист, метод, морфология, педагогика*

Работа выполнена на стыке разных наук: ботаника, экология, геометрия, педагогика и имеет несколько целей: 1. Познание геометрии распространенной в природе плоской геометрической фигуры – 5-ти лопастной, на примере листьев *Acer platanoides* L. (Aceraceae); 2. Выработка навыков проведения исследовательской работы у одаренных детей старшего школьного возраста; 3. Разработка технологии для определения площади проекции поврежденной листовой пластинки растения; 4. Разработка экспресс-метода для определения площади проекции листовой пластинки растения.

Работа выполнена в концепции «Модель определения площади проекции листовой пластинки по метрическим замерам» (Федорова, 2013, 2018). Алгоритм разработки формул расчета площади плоских геометрических фигур включает: 1) случайный отбор листьев растения; 2) расчет фактической площади листовой пластинки традиционными способами; 3) подбор визуально наблюдаемых на листовой пластинки отрезков, которые могут выступить в качестве большого и малого диаметров эллипса, описывающего проекцию пластинки; 4) расчет площади овала, ограниченного данным эллипсом; 5) расчет отношения фактической площади листовой пластинки к площади овала, т.е. расчет коэффициента коррекции формы листовой пластинки (coefficient of correction form (Ccf); 6) проверка достоверности сходства между выборками листьев из разных местообитаний по предполагаемой величине Ccf (с использованием статистических параметров), и подтверждение статуса коэффициента; 7) определение среднего арифметического (или моды, если это более целесообразно) по всем выборкам и принятие этой величины за коэффициент; 8) поэтапное преобразование базовой формулы площади овала в формулу для определения площади геометрической фигуры, описывающей проекцию листовой пластинки ($S = Ccf \times \pi ab/4$, где «a»и «b» диаметры эллипса); 9) представление чет-

кого ключа для определения величин «a» и «b» и его подтверждение на фото реальной проекции листовой пластинки.

В октябре 2018 г. был сделан сбор опавших 5–лопастных листьев *A. platanoides* в парковой зоне и в роще (г. Казань). Как дополнение к этим материалам были отобраны образцы листьев, собранные в 2002 г. в лесном массиве в соседнем с г. Казань районе (Зеленодольский район, Республика Татарстан). Объем каждой выборки был по 33 листа. Данные были статистически обработаны в редакторе Microsoft Excel (пакет анализа: «Описательная статистика», «Корреляции», «Парный двухвыборочный F–тест для дисперсий»). Этапы разработки формулы для расчета площади проекции листовой пластинки *A. platanoides*:

1. Статистические параметры Ccf в опыте: n = 9; M±Δ = 0.69±0.01; CV(%) = 9; Lim = 0.58–0.83

2. Этапы преобразования базовой формулы: S = 0.69×0.78 αf (αb+αe+αd+αc)/2 = 0.53αf (αb+αe+αd+αc)/2 = 0.27αf (αb+αe+αd+αc), где«a» = αf; «b» = (αb+αe+αd+αc)/2 (по обстоятельствам, возможно наличие только одной составляющей из набора боковых отрезков верхней и нижней пары).

3. S = Ccf×πab/4, где«a»и «b»диаметры эллипса, описывающего пластинку. Ключ для определения величин «a» и «b» с подтверждением на фото реальной проекции листовой пластинки (см. рис.)

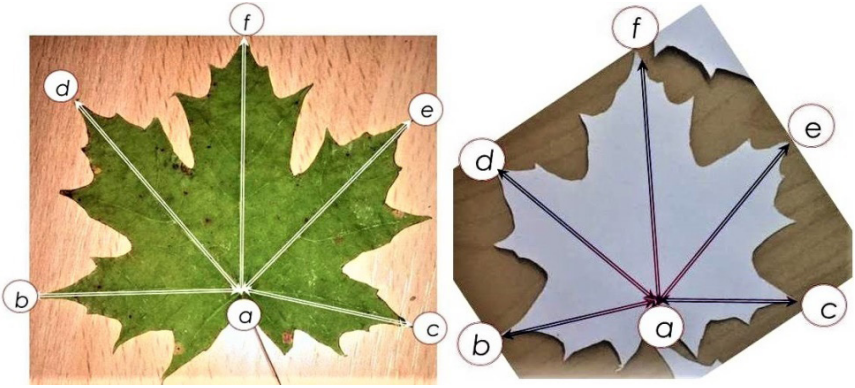


Рис. Фото листовых пластинок с ключами для определения коэффициентов.

Таким образом, на примере исследовательской работы ученицы 10 класса, была апробирована методика расчета площади проекции листовой пластинки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Федорова С. Популяционная организация травянистых растений в лесных фитоценозах: *Asarum europaeum* L. (Aristolochiaceae)

и *Convallaria majalis* L. (Convallariaceae). Рига: LAMBERT Academic Pablishing, 2013. 116 с.

Федорова С.В. Методологические основы популяционного исследования травянистых растений в лесных фитоценозах // Ботанические исследования в Сибири / Красноярское отделение Русского ботанического общества РАН; Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН. Красноярск. 2018. Вып. 26. С. 98–111.

Реконструкция растительных биомов Урала в голоцене по данным спорово-пыльцевого анализа

А.Т. Галимов[1,2,3]

[1]Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург
[2]Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург
[3]Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: *голоцен, разрезы торфяников, растительные биомы, спорово-пыльцевые спектры (СПС)*

Реконструкция динамики растительного покрова отдельных регионов в голоцене является актуальной проблемой для специалистов разных областей исследования: палеоэкологов, палеогеографов, археологов и др.

Одним из информативных методов, дающих представление об историческом развитии растительных сообществ на определенной территории, представляется спорово-пыльцевой анализ (СПА) осадочных пород. Спорово-пыльцевой дождь, осаждаясь на поверхности Земли в сезоны вегетации, послойно консервируется в органогенных отложениях. Один из основных объектов для СПА — торфяные болота. Благодаря последовательному осадконакоплению и кислой анаэробной среде, торфяники представляют собой своеобразную летопись истории растительности на прилегающих к торфомассиву территориях.

Представление о фитоценозах прошлых эпох дает использование метода биомов, построенных по результатам спорово-пыльцевого анализа. Данная работа посвящена реконструкции растительных биомов и их динамики на территории Урала на протяжении 11000 лет.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для построения биомов использованы результаты СПА 22 разрезов торфяников на территории Среднего, Северного, Приполярного, Полярного Урала и Южного Ямала (Рис.). Данные опубликованы (Панова и др., 2003, 2010; Антипна и др., 2014; Антипина, Панова, 2016; Panova, Antipina, 2016 и др.). Для расчетов использовались исходные

таблицы СПС: процентного соотношения пыльцы и спор каждого образца, где за 100% принималась сумма пыльцы деревьев и кустарников.

Рис. Карта-схема расположения разрезов

Все рассмотренные разрезы датированы по ^{14}C, что позволило для каждого разреза построить глубинно-возрастные модели в программе Clam 2.0 (Blaauw et al., 2007). В этой же программе откалиброваны даты (Reimer et al., 2013).

Реконструкции проводили по временным срезам голоцена с интервалом в 1000 лет соответственно для времени 11 000 лет назад, 10 000, 9 000 ... 0 лет назад. По глубинно-возрастным графикам в каждом разрезе выделялись образцы с глубины, соответствующей определенному возрасту. На их основе были рассчитаны биомы по методике, описанной в работе I.C. Prentice и T. Webb (1998).

Для территории Урала возможно использование следующих биомов: тундра, лесотундра, северная тайга, средняя тайга, южная тайга. Разработанная матрица биомов и таксонов, их составляющих (Таблица). Также расчет был проведен для биомов широколиственных лесов, степей, пустынь, но ожидаемо голоценовые образцы с Урала имеют очень низкое сродство к этим биомам, которые были исключены из последующего анализа.

В сводную таблицу выносился биом, имеющий максимальное сродство с СПС образца, соответствующего данному временному срезу. По координатам разрезов реконструированные биомы наносились на карту соответствующего временного среза в виде условных точек, окрашенных в определенный для каждого биома цвет. Современные биомы, реконструированные поповерхностным СПС, сопоставлены с картой «Биомы России» (2018).

Таблица. Матрица (Биомы х Таксоны)

Биомы	**Таксоны**	
Тундра	*Betula* sect. Nanae, *Alnus fruticosa* Rupr., *Salix* sp.	Ericaceae, *Dryas* sp., *Rubus chamaemorus* L.
Лесотундра	*Picea sp.*, *Betula* sect. Albae, *Betula* sect. Nanae	*Alnus fruticosa* Rupr., Ericaceae, *Larix* sp.
Северная тайга	*Picea* sp., *Larix* sp., *Pinus sylvestris* L.,	*Pinus sibirica* DuTour., *Betula* sect. Albae, Ericaceae
Средняя тайга	*Picea* sp., *Pinus sylvestris* L. *Pinus sibirica* DuTour.,	*Betula* sect. Albae, Ericaceae, *Abies sp.*,
Южная тайга	*Picea* sp., *Abies* sp., *Pinus sylvestris* L. *Pinus sibirica* DuTour.,	*Betula* sect. Albae, *Alnus incana* (L.) Moench, *Quercetum* mix.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Полученная серия карт биомов по временным срезам голоцена позволяет проследить динамику развития растительности на территории Урала в послеледниковый период. Карты наглядно демонстрируют, как с потеплением в голоцене происходило поэтапное распространение древесной растительности с юга на север, в зоны лесотундры и тундры. Попытки разделить биом тайги на суббиомы северной, средней и южной тайги нельзя назвать достаточно успешными. По причине незначительных различий СПС для данной градации метод, предназначенный для выделения крупных формаций – биомов, не позволяет четко увидеть разницу между суббиомами. Тем не менее удается выделение биома более «теплой тайги», когда в СПС присутствует пыльца пихты, широколиственных пород (дуб, вяз, липа), исчезает лиственница, и более холодной, северной. Хотя такое разделение биома тайги требует дальнейшей проработки, оно вполне возможно по аналогии с выделением coldmixedforests и coolmixedforests в зарубежных исследованиях (Prentice et al., 1996).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В представленной работе на базе методик, разработанных для Западной Европы, впервые предпринята попытка создания биомов, отражающих специфику таежной зоны и соответствующих территории Урала.

Для реконструкции биомов голоцена были объединены данные СПА большого количества датированных голоценовых разрезов на обширной территории восточного макросклона Урала, что позволило проследить динамику изменений растительности по широтному профилю на протяжении всего голоцена. Проведенное исследование показало перспективность использования метода биомов, который позволяет представить информацию о динамике растительности в наглядном и удобном для восприятия виде.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипина Т.Г., Панова Н. К., Корона О.М. Динамика растительности и природных условий на восточном склоне Северного Урала в голоцене // Экология. 2014. № 5. С. 353–361.

Антипина Т.Г., Панова Н.К. Голоценовая динамика растительности климатических условий на восточном склоне Приполярного Урала // Фауны и флоры северной Евразии в позднем кайнозое: сборник научных работ. Челябинск: ООО «ЦИКР «Рифей». 2016. С. 251–258.

Карта «Биомы России». Москва: Изд-во МГУ им. М. В. Ломоносова, РГО, WWF, 2018. URL: https://wwf.ru/resources/publications/booklets/karta-biomy-rossii-/

Панова Н.К., Янковска В., Корона О.М., Зиновьев Е.В. Динамика растительности и экологических условий на Полярном Урале в голоцене // Экология. 2003. № 4. С. 248–260.

Панова Н.К., Трофимова С.С., Антипина Т.Г. и др. Динамика растительности и экологических условий в голоцене на Южном Ямале (по данным комплексного анализа реликтового торфяника) // Экология. 2010. № 1. С. 22–30.

Blaauw M., Christen J., Mauquoy D. et al. Testing the timing of radiocarbon-dated events between proxy archives // The Holocene. 2007. V. 17. № 2. P. 283–288.

Panova N.K., Antipina T.G. Late Glacial and Holocene environmental history on the eastern slope of the Middle Ural Mountains, Russia // Quaternary International. 2016. V. 420. P. 76–89.

Prentice C., Guiot J., Huntley B. et al. Reconstructing biomes from palaeoecological data: a general method and its application to European pollen data at 0 and 6 ka // Climate Dynamics. 1996. V. 12. № 3. P. 185–194.

Prentice I.C., Webb T. BIOME 6000: reconstructing global midHolocene vegetation patterns from palaeoecological records // Journal of Biogeography. 1998. V. 25. № 6. P. 997–1005.

Reimer P.J., Bard E., Bayliss A. et al. IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0–50,000 years cal BP // Radiocarbon. 2013. V. 55. № 4. P. 1869–1887.

Запас и структура надземной фитомассы южных субарктических тундр в районе нижнего течения р. Еркатаяха

А.М. Горбунова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: *мониторинг, тундра, надземная фитомасса*

Актуальность работы связана с необходимостью мониторинга ресурсного значения растительности южных субарктических тундр. Оценка растительности Арктики с помощью ГИС проводится за рубежом (Forbes et al., 2010; Mengtian et al., 2017) и в России (Елсаков, Телятников, 2013). Основные результаты исследований динамики арктических экосистем сводятся к представлениям о «позеленении» Арктики (Белоновская и др., 2015) продвижении кустарников на север, увеличении проективного покрытия трав и росте значений вегетационных индексов для европейской части России, Западной и Центральной Сибири (Кренке, Тишков, 2015). Подобные выводы не согласуются с наблюдениями на Ямале на исследуемых нами территориях. Тундры Ямала испытывают колоссальную пастбищную нагрузку. Поголовье домашних северных оленей в ЯНАО в 2 раза превышает расчетную оленеёмкость, что приводит к истощению оленьих пастбищ (Зуев, 2015; Логинов и др., 2017). Маломощный почвенно-растительный покров на песчаных водоразделах при ежегодном проходе крупных стад оленей разрушается. Площади лишайниковых тундр с 1930-х гг. сократились в 3.5–4 раза; около 13 % превращены в песчаные обнажения (Морозова, Малыгина, 2013).

Цель работы: оценить запас и структуру надземной фитомассы южных субарктических тундр полуострова Ямал на участках с разной степенью деградации в окрестностях стационара «Еркута».

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на базе научно-исследовательского стационара «Еркута», в 2 км от станции «222 км» трассы Обская–Бованенково, на берегу р. Еркатаяха в подзоне южных субарктических (кустарниковых) тундр.

При выборе площадок использовали карту перпендикулярного вегетационного индекса PVI за 2010–2013 гг., предоставленную зав. лаб. компьютерных технологий и моделей Института биологии Коми научного центра УрО РАН В.В. Елсаковым. Мы предполагаем, что пиксели разного цвета на карте PVI обозначают различные типы растительных сообществ. Летом 2017 г. были исследованы контуры голубого цвета (предположительно сильно деградированные участки). Летом 2018 г. исследовали участки, которые на карте PVI обозначены красным, желтым, зеленым, оранжевым цветами.

В 2017 г. выполнено 15 геоботанических описаний (10 х 10 м). В 2018 г. описания организовали по трансекте в градиенте от уреза воды до плакора (5 описаний). Запас надземной фитомассы определен методом укосов с отбором образцов на учетных площадках 25х25 см в 3-кратной повторности. В 2017 г. выполнили 45 укосов; в 2018 г. – 15 укосов. Травянистые растения и кустарнички срезали на уровне границы зеленой и бурой частей мхов. Лишайниково-моховую дернину вырезали ножом (при её отсутствии остатки мхов и лишайников собирали в пакеты). Укосы разобраны по фракциям: разнотравье, осоки, злаки, лишайники, кустарники и кустарнички. Материал взвешен в воздушно-сухом состоянии.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На всех исследованных участках 2017 г. представлены сильно деградированные тундры. Хотя проективное покрытие на большинстве площадок было в среднем 80 %, растения на них были сильно угнетены. Основную часть проективного покрытия на площадках составляли отмершие растения. Живые особи были низкими. Лишайники чаще всего были в виде трухи.

Летом 2018 г.укосы были взяты с ненарушенных и малонарушенных участков. Проективное покрытие на площадках в среднем было 98 %. Участки 2018 г. значительно отличались от участков 2017 г. В 2018 г. были выше: видовое разнообразие, высота растений, толщина органогенного горизонта почвы, а проективное покрытие лишайников на площадках 2018 г. было ниже (в среднем 5 %), чем на площадках 2017 г. (в среднем 33 %).

Мы сравнили данные по запасам (рис. 1) и структуре (рис. 2) надземной фитомассы в 2017 г. и 2018 г.

Запасы фитомассы растительных сообществ, изученных в 2017 г. на деградированных участках, по сравнению с запасами растительных сообществ, изученных в 2018 г., значительно ниже: кустарников – в 5.7 раз; кустарничков – в 4.3 раза; лишайников – в 4.1 раза. В структуре фитомассы растительных сообществ, изученных в 2018 г. выше: доля

кустарников – в 1.3 раза, осок и злаков – в 1.2 раза. При этом в структуре растительных сообществ, изученных в 2017 г. группы разнотравья больше в 5.9 раза; это также может быть связано с тем, что в 2017 и 2018 гг. исследовались разные типы тундровых сообществ. Доли кустарничков и лишайников в структуре запасов фитомассы, полученных в 2017 и 2018 гг., примерно одинаковы.

Рис. 1. Результаты сравнения запасов фитомассы 2017 г. с запасами фитомассы 2018 г.

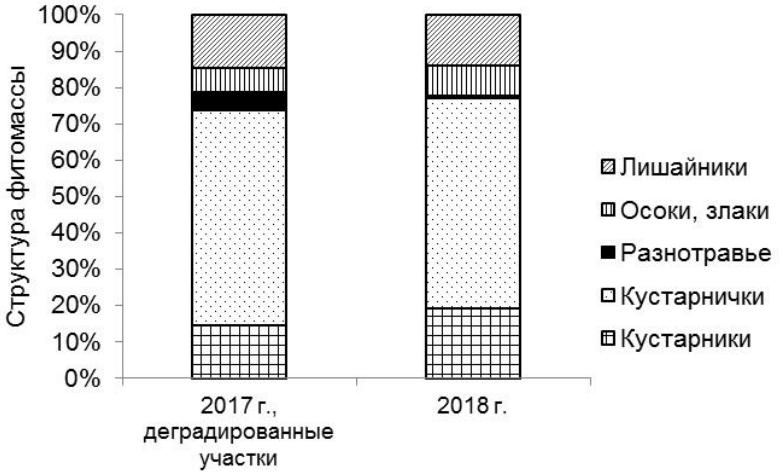


Рис. 2. Результаты сравнения структуры фитомассы 2017 г. со структурой фитомассы 2018 г.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Гипотеза, что на участках, обозначенных на карте PVI голубым цветом, находятся растительные сообщества в угнетенном состоянии подтвердилась. Несмотря на то, что в 2017 г. участки были деградированными, а в 2018 г. – малонарушенными, и запасы изученных сообществ, задокументированные в 2017 и 2018 гг. на них значительно различались, структура фитомассы в оба года была близкой. На исследуемой территории мы наблюдаем делихенизацию пастбищ; в структуре фитомассы 2017–2018 гг. преобладают плохо поедаемые и непоедаемые кустарнички.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность Л.С. Горбунову и к.б.н. С.Ю. Соковниной за помощь в сборе материала, а также к.б.н. Л.М. Морозовой за помощь при выделении типов тундровых сообществ и определении видов растений. Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН и частично поддержана Комплексной программой УрО РАН (проект №18-9-4-22).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Елсаков В.В., Телятников М.Ю. Межгодовые изменения индекса NDVI на территории Европейского Северо-Востока России и Западной Сибири в условиях климатических флуктуаций последних десятилетий // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2013. Т 10. № 3. С.260–271.

Зуев С.М. Оленеводство в Ямало-Ненецком автономном округе: перспективы и проблемы // Научный вестник. 2015. С. 103–107.

Кренке А.Н., Тишков А.А. «Позеленение» Арктики в XXI в. как эффект синергизма действия глобального потепления и хозяйственного освоения // Арктика: экология и экономика. 2015. № 4. С. 28–37.

Логинов В.Г., Игнатьева М.Н., Балашенко В.В. Вред, причиненный ресурсам традиционного природопользования, и его экономическая оценка // Экономика региона. 2017. Т. 13. Вып. 2. С. 396–409.

Морозова Л.М., Малыгина Н.В. Состояние растительного покрова тундровых пастбищ в районах многолетнего выпаса домашних и диких северных оленей // В мире научных открытий. 2013. № 7.3 (43). С. 49–79.

Forbes B.C., Fauria M.M., Zetterberg P. Russian arctic warming and 'greening' are closely tracked by tundra shrub willows // Global Change Biology. 2010. P. 1542–1554.

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

Сопровождается ли инвазия *Acer negundo* L. гомогенизацией растительных сообществ?

Д.И. Дубровин[1,2]

[1]Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург
[2]Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: *урбанизация, урбоэкология, инвазивная экология, нарушенные местообитания, β-разнообразие*

Инвазии растений – глобальная экологическая проблема. Многие случаи растительных инвазий сопровождаются снижением разнообразия растительных сообществ на разных уровнях (Stachowicz, Tilman, 2005; Hejda et al., 2009; Vila et al., 2011). Однако разнообразие в сообществах, подверженных инвазиям, может и увеличиваться, хотя это регистрируется реже (Davis et al., 2011). Расселение инвазивных видов может привести к увеличению сходства между биотами (флорами / описаниями) (Chen et al., 2013). Этот феномен получил название биотической гомогенизации, которую с другой стороны рассматривают как уменьшение мозаичности растительного покрова.

Важный инвазивный вид в России и на Среднем Урале – занесенный в Чёрную книгу флоры Средней России (Виноградова и др., 2009) североамериканский клен *Acer negundo* L. Он был интродуцирован на Урале в XIX в. и повсеместно используется в озеленении городских территорий (Мамаев, Дорофеева, 2005), часто занимая нарушенные и антропогенно трансформированные местообитания. Несмотря на большое число исследований, посвященных инвазивному *A. negundo*, оценок разных компонентов и уровней разнообразия в сообществах с доминированием клена ясенелистного немного. На Среднем Урале внедрение этого вида клена в урбанизированные растительные сообщества сопровождается заметным снижением α- и γ-разнообразия (Дубровин, 2018).

Остается неизвестным, как инвазия *A. negundo* отражается на β-разнообразии растительных сообществ. В общем β-разнообразие при нарушениях растительных сообществ может и снижаться (Chen et al., 2013), и повышаться (Трубина, Воробейчик, 2012; Čepelová, Münzbergová, 2012). Цель данной работы – оценить β-разнообразие растительных сообществ с доминированием инвазивного *A. negundo*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробные площади. Исследование проводили в июле 2017 и июле-августе 2018 гг. В 2017 г. на территории городов Екатеринбург и Арамиль, а также поселка Кольцово были заложены 12 квадратных пробных площадей (ПП) по 400 м^2, с доминированием *A. negundo* в древостое. К каждой из них подбирали парную ПП, где доминантом древостоя выступал другой вид дерева. Доминирующим древесным видом считался вид с максимальным числом стволов на ПП. Критериями выбора парных ПП были: а) нахождение ПП на расстоянии не более 400 м друг от друга; б) доминирование в древостое инвазивного *A. negundo* на одной ПП и доминирование другого вида дерева – на другой. В 2018 г. одна из пар ПП была заменена новой парой по причине уничтожения растительности.

На ПП, которые были парными к ПП с доминированием *A. negundo,* доминировали следующие виды: *Ulmus laevis* Pall. (3 ПП); *Malus baccata* (L.) Borkh. (2 ПП); *Pinus sylvestris* L. (3 ПП); *Padus avium* Mill. (1 ПП); *Salix fragilis* L. (1 ПП); *Tilia cordata* Mill. (1 ПП); *Sorbus aucuparia* L. (1 ПП); *Salix alba* L. (1 ПП).

Описания. Оценивали видовое богатство, обилие видов (для деревьев – число стволов, диаметр которых на высоте 1.3 м превышает 4 см, для трав и кустарников – проективное покрытие в процентах). Всего выполнено 48 описаний – по 24 описания в зарослях инвазивного *A. negundo* и в зарослях других видов деревьев.

Анализ данных производили для трех групп растений: для видов всех ярусов, для видов травяно-кустарничкового яруса и для древесно-кустарниковой растительности, объединенной в группу «древесные виды».

Анализ β- и γ-разнообразия выполнен в EstimateS WiN 910 (12.3.97.96, 4D SAS, 2013). Рассчитывали характеристики сходства для древесных и травянистых видов растений, а также для сообществ в целом с помощью нескольких индексов: Уиттекера (α/γ); Чекановского-Съеренсена (CS); Брея-Кёртиса (BC); Мориситы-Хорна (MH). Анализ α-разнообразия произведен в STATISTICA (10.0.228.2, Statsoft inc., 2010). Для оценки значимости различий использовали ANOVA.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Альфа-разнообразие. Средняя плотность видов трав и деревьев ниже в зарослях *A. negundo*, по сравнению с зарослями других деревьев (рис. 1). Среднее число всех видов растений на ПП в равной степени (на 37%) снижается и для древесных, и для травянистых растений. Таким образом, α-разнообразие в зарослях инвазивного *A. negundo* на треть ниже, чем в зарослях других деревьев. Известно, что многие ин-

вазивные виды отрицательно влияют на α-разнообразие аборигенных сообществ, поэтому этот результат ожидаем.

Гамма-разнообразие. Всего в 48 описаниях зафиксировано 224 вида растений (рис. 1). В сообществах с доминированием *A. negundo* оценки γ-разнообразия всех ярусов ниже, чем в сообществах других деревьев. На ПП с доминированием *A. negundo* отмечено 99 видов трав и 29 древесных, на участках без доминирования клена – 160 и 44 вида соответственно. Снижение составляет 34–38%. Таким образом, парциальная флора зарослей *A. negundo* примерно на треть беднее, чем в сообществах с доминированием других видов деревьев. Это также ожидаемый результат.

Бета-разнообразие. **Индексы, учитывающие только присутствие / отсутствие видов** (рис. 2). По индексу Уиттекера (α/γ) между сообществами с зарослями *A. negundo* и зарослями других деревьев различий не выявлено. Это объясняется, по-видимому, одинаковой амплитудой снижения α- и γ-разнообразия под кронами *A. negundo*. С помощью индекса CS установлено, что в зарослях *A. negundo* состав древесных растений более сходный, чем в контрольных вариантах.

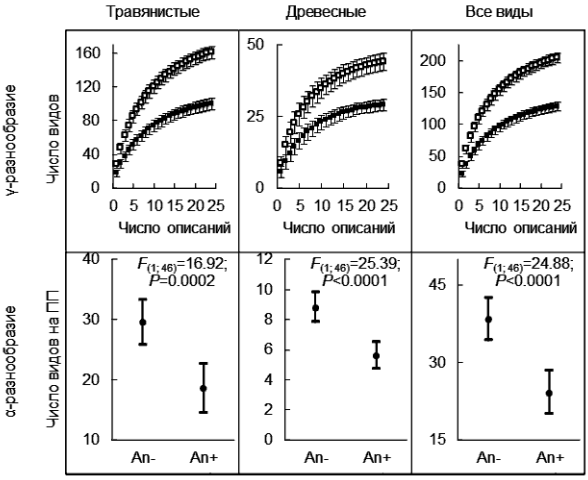


Рис. 1. γ- и α-разнообразие описанных ПП (для γ-разнообразия – mean±SD, для α-разнообразия – среднее, минимум, максимум). F – индекс Фишера; P – значимость различий; Подписи слева – компонент разнообразия, сверху – группа растений. An+ и закрашенные маркеры – заросли A. negundo; An– и пустые маркеры – заросли других деревьев.

Это объясняется критериями подбора ПП. Составы сообществ трав и полных описаний по индексу CS в зависимости от древесного доминанта не отличались. Таким образом, на уровне состава (присутствия / отсутствия) видов инвазия *A. negundo* не сопровождается гомогенизацией (т. е. увеличением сходства) растительных сообществ.

Бета-разнообразие. Индексы, учитывающие обилие видов (рис. 3). При оценке индексом BC установлено повышение сходства сообществ при доминировании *A. negundo*. Сходство сообществ древесных в зарослях *A. negundo* примерно на 50 % выше.

По индексу MH среднее сходство сообществ также выше в зарослях *A. negundo*: для сообществ в целом на – 73 %; для древесных – на 81 %, для трав – на 22 %. Таким образом, при учете обилия видов сходство состава сообществ под кронами *A. negundo* оказывается более высоким, чем сходство между сообществами, формирующимися под другими деревьями.

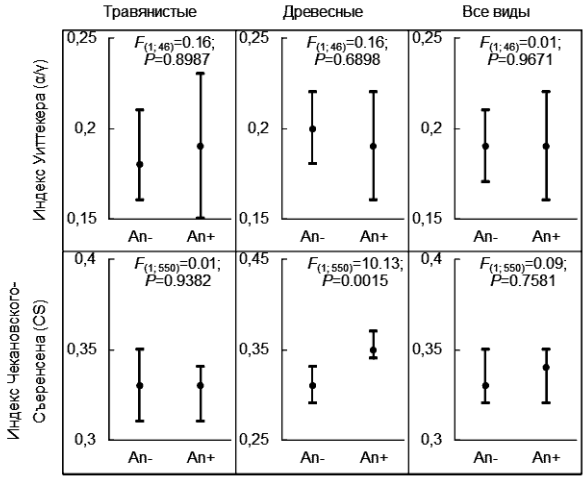


Рис. 2. β-разнообразие описанных ПП без учета обилия видов (среднее, минимум, максимум). F – индекс Фишера; P – значимость различий. Слева подписаны названия индексов, сверху – группа растений. An+ – заросли A. negundo; An– – заросли других деревьев.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На участках, занятых *A. negundo*, α- и γ-разнообразие растений ниже, чем на других урбанизированных участках с древесной растительностью, что согласуется с ранее опубликованными данными (Дубровин, 2018). Снижение богатства парциальной флоры и общего флористического богатства также зарегистрировано при исследованиях других инвазивных видов (Akatov et al., 2012; Eskina et al., 2012; Kiełtyk,

Delimat, 2018). Возможно, что подобные феномены – непосредственное следствие средопреобразующего или конкурентного влияния инвазивного *A. negundo*.

Свидетельства, что инвазия *A. negundo* сопровождается изменением β-разнообразия, менее убедительны. Флористический состав травянистых растений в урбанизированных сообществах, по-видимому, формируется с одинаковой степенью случайности независимо от доминирования *A. negundo* или других видов деревьев. Это может объясняться тем, что при постоянных нарушениях городских местообитаний в них широко распространены представители рудеральной флоры. Одновременно с ростом числа рудеральных видов уменьшается число индигенных видов. Другими словами, возможно, что ведущим фактором формирования состава сообществ выступает урбанизация, а не инвазия *A. negundo*.

Мы предполагаем, что наблюдаемое сильное снижение β-разнообразия древесных растений в зарослях *A. negundo* обусловлено особенностями методики подбора ПП. Неудивительно, что подбирая ПП с учетом доминирования единственного древесного – *A. negundo*, мы получим высокие значения индексов сходства. В контрольных сообществах, где однородность древесных доминантов не наблюдается и не была критерием выбора, значения этих индексов ниже.

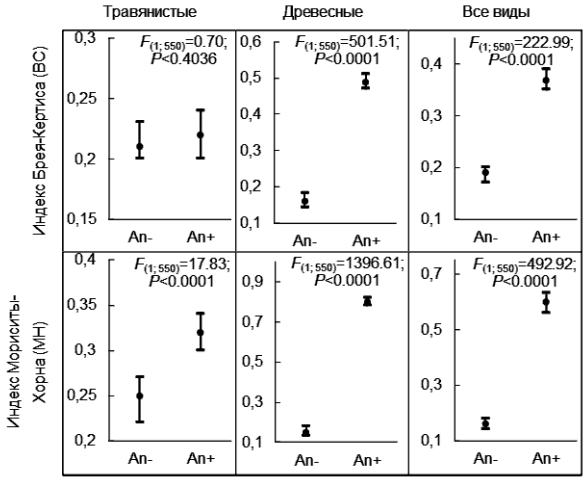


Рис. 3. β-разнообразие описанных ПП с учетом обилия видов (среднее, минимум, максимум). F – индекс Фишера; P – значимость различий; An+ – заросли *A. negundo*; An– – заросли других деревьев.

Не исключена вероятность, что инвазия *A. negundo* сопровождается какими-то устойчивыми эффектами для состава доминантов травяного яруса, но это предположение требует специального анализа. Самые значимые различия β-разнообразия между сообществами An+ и An– выявлены с помощью индекса Мориситы-Хорна. Это может объясняться тем, что индекс MH в отличие от индексов CS и BC чувствителен к обилию массовых видов и не чувствителен к малому размеру выборки. Другими словами, возможно, что слабые различия уровней β-разнообразия по большинству индексов обусловлены малыми выборками. В целом, снижение β-разнообразия вследствие инвазии *A. negundo* установлено менее надежно, чем снижение α- и γ-разнообразия.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен канд. биол. наук Н.В. Золотаревой и А.А. Коржиневской (Институт экологии растений и животных УрО РАН) за помощь в определении растений; Д. П. Крупиной – за помощь в выполнении полевых работ. Работа выполнена в рамках государственного задания ИЭРиЖ УрО РАН и при поддержке Программы фундаментальных исследований УрО РАН (проект № 18-4-4-24).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России). М.: ГЕОС, 2009. С. 4.

Дубровин Д.И. Разнообразие урбанизированных растительных сообществ с доминированием инвазивного *Acer negundo* L. // Экология: факты, гипотезы, модели : материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург: «Реэкшен», 2018. С. 30–33.

Мамаев С.А., Дорофеева Л.М. Интродукция клена на Урале. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2005. С. 51–68.

Трубина М.Р., Воробейчик Е.Л. Сильное промышленное загрязнение увеличивает *β*-разнообразие растительных сообществ // Доклады РАН. 2012. Т. 442. № 1. С. 139–141.

Akatov V.V., Akatova T.V., Shadzhe A.E. Species richness of tree and shrub layers in riparian forests of the Western Caucasus dominated by alien species // Russian Journal of Ecology. 2012. V. 43. № 4. P. 294–301.

Čepelová B., Münzbergová Z. Factors determining the plant species diversity and species composition in a suburban landscape // Landscape and Urban Planning. 2012. V. 106. № 4. P. 336–346.

Chen G., Zhang C., Ma L. et al. Biotic Homogenization Caused by the Invasion of Solidago canadensis in China // Journal of Integrative Agriculture. 2013. V. 12. № 5. P. 835–845.

Davis M.A., Chew M.K, Hobbs R.J. et al. Don't judge species on their origins // Nature. 2011. V. 474. № 7350. P. 153–154.

Eskina T.G., Akatov V.V., Akatova T.V. Composition and species richness of fallow plant communities with predominance of adventive species (Belaya River basin, Western Caucasus) // Russian Journal of Biological Invasions. 2012. V. 3 № 3. P. 180–187.

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

Kiełtyk P. Delimat A. Impact of the alien plant Impatiens glandulifera on species diversity of invaded vegetation in the northern foothills of the Tatra Mountains, Central Europe // Plant Ecology. 2018. V. 220. № 1. P. 1–12

Stachowicz J.J., Tilman D. Species invasions and the relationships between species diversity, community saturation, and ecosystem functioning // Species Invasions: Insights into Ecology, Evolution, and Biogeography. Sunderland, MA: Sinauer, 2005. P. 41–64.

Vilà M., Espinar J.L., Hejda M. et al. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems // Ecol. Lett. 2011. № 14. P. 702–708.

Сообщества эктопаразитов (Anoplura) мелких млекопитающих Среднего Приобья

В.Н. Кравченко, В.А. Петухов

Сургутский государственный университет, г. Сургут

Ключевые слова: *вши, мелкие млекопитающие, Среднее Приобье*

В настоящее время сведений о видовом составе и экологических особенностях эктопаразитов мелких млекопитающих обширной территории Западной Сибири, в том числе Среднего Приобья, недостаточно, особенно это касается вшей (Anoplura). Известно лишь несколько работ с краткими сведениями. По Тюменской области приводятся данные о трех видах вшей (Попов, 1977), по Ямало-Ненецкому автономному округу – 6 видов (Ельшин, 1987), по Томской и Курганской областям – 5 видов (Иголкин, 1978; Стариков и др., 1988). В природных условиях из вшей, паразитирующих на грызунах, неоднократно выделялись культуры возбудителя чумы (Емельянова, Жовтый, 1959). Будучи постоянными паразитами в течение круглого года, находящимися на хозяине, вши при частом кровососании могут обеспечивать длительную циркуляцию возбудителя в популяциях мелких млекопитающих. Установлено также, что вши диких млекопитающих участвуют в распространении туляремии в природных очагах (Олсуфьев, Дунаева, 1960), что, несомненно, особенно большое значение имеет для Ханты-Мансийского автономного округа – Югры. Таким образом, вши, паразитирующие на диких млекопитающих, заслуживают пристального изучения.

Цель данной работы – выявить видовой состав и аспекты экологии вшей Среднего Приобья.

Задачи:
1. изучить видовой состав вшей – мелких млекопитающих;
2. определить основных прокормителей Anoplura;
3. установить специфичность выявленных видов вшей;
4. выявить сопаразитирование разных видов;

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для данной работы послужили сборы эктопаразитов 2016 и 2017 гг. (окрестности городов Нижневартовска и Сургута). Обследован 21 биотоп: разные типы лесов, болот, пойма р. Оби, садово-дачные участки в г. Сургуте. Мелких млекопитающих добывали методом ловчих канавок (Наумов, 1955), направляющих заборчиков из полиэтиленовой пленки (Охотина, Костенко, 1974) и ловушко-линий (Кучерук, 1963). Отработано 8641 конусо-суток и 24 599 давилко-суток. Всего за время исследований было учтено 1388 особей мелких млекопитающих 19 видов. У пойманных зверьков регистрировали массу тела, производили стандартные промеры, при вскрытии определяли пол и возраст (Тупикова,1964).

При сборе вшей со зверьков следовали рекомендациям В.Н. Зарубиной (1976). Для определения видовой принадлежности паразитов использовали определители Ж. К. Бокурню (Beaucournu, 1968) и В.Н. Зарубиной (1986). Латинские названия вшей приведены по Лансу Дердену и Гай Грэму Муссеру (Durdan, Musser, 1994). Всего учтено 427 экз. вшей (421 имаго и 6 личинок) четырех видов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Выявленный видовой состав мелких млекопитающих является типичным для Среднего Приобья. Наиболее часто встречались бурозубки (обыкновенная, средняя и малая). Переувлажненность территории учётов в Нижневартовском районе способствовала увеличению количества влаголюбивых видов и обеспечило распространение полёвки-экономки и тёмной полёвки. В окрестностях г. Сургута преобладали биотопы материковых лесов и трансформированных территорий, доминирующие виды грызунов – красная и восточноевропейская полёвки. Количество пойменных биотопов невелико. Возможно, поэтому на территории окрестностей г. Нижневартовска отмечено 2 вида вшей (*H. acanthopus* (доминант) и *H. edentula*); на садово-дачных участках окрестностей и г. Сургута зарегистрировано 4 вида, доминировали *H. edentula* и *H. acanthopus* (табл. 1).

Распределение вшей в популяции хозяина неравномерно: часть особей не заражена, на некоторых эктопаразиты малочисленны, у большинства интенсивность заражения средняя, но на некоторых особях могут быть встречены сотни и тысячи вшей. Скорее всего, такие сильно инвазивные особи способствуют сохранению и распространению паразитов в популяциях хозяина. В Нижневартовском районе максимальная инвазия у полёвки-экономки (20 особей эктопаразитов), в Сургутском зараженность вшами выше; на крас-

ной полёвке отмечалось 24, 36 и 44 экз. вшей. Данные значения не являются пределами. Е.Ф. Соснина с соавторами (1981) в Саралах для рыжей полёвки отмечала максимальную инвазию 798 экз., а в Раифе для рыжей полёвки 1500 (учтено также 112, 233, 256, 318, 515 экз.).

Таблица 1. Индексы доминирования вшей мелких млекопитающих, %

Вид	**Город Нижневартовск и окрестности**	**Город Сургут и окрестности**
Hoplopleura acanthopus	77.5	35.7
H. edentula	22.5	52.6
H. longula	—	1.4
Polyplax hannswrangeli	—	10.3

Благодаря высокой пластичности, *H. acanthopus* встречен на большинстве отловленных мелких млекопитающих, преобладал на тёмной полёвке. Очень низкая зараженность свойственна насекомоядным, как и в сборах Е.Ф. Сосниной (1981) вшей в волжско-камском бассейне. Единичная находка широко распространенной вши на ласке может свидетельствовать о поедании этим хищником мелкого млекопитающего, на котором эта особь паразитировала. *H. edentula* – специфичный паразит рода *Clethrionomys* (*Myodes, Craseomys*), учтен лишь на красной полевке. Численность *P. hannswrangeli* по сравнению с предыдущими двумя видами незначительная. Основные прокормители: темная и водяная полевки. *H. longula* встречена лишь на мыши-малютке.

Наличие вшей на не характерных для них видах зверьков может свидетельствовать о тесных межвидовых контактах. В популяциях грызунов отмечалось паразитирование нескольких видов вшей. Так, на темной и восточноевропейской полевках учтены *H. acanthopus* и *P. hannswrangeli*, при этом инвазия первым видом выше; на красной полевке – *H. edentula*, *H. acanthopus* и *P. hannswrangeli*, зараженность последними двумя ничтожно мала (табл. 2). Отдельные особи хозяина чаще заражены одним видом вшей, при совместном нахождении двух видов один из них доминировал. Возможно, таким образом снижается межвидовая конкуренция вшей. Так, в нашем материале сопаразитирование в популяциях грызунов отмечалось редко и встречалась такая комбинация, как *H. acanthopus* и *P. hannswrangeli* на темной и красной полевках, причем преобладали вши рода *Hoplopleura*.

Таблица 2. Распределение вшей на мелких млекопитающих Среднего Приобья

Вид хозяина	Вид вши											
	г. Сургут и окрестности								г. Нижневартовск и окрестности			
	H. acanthopus		*H. edentula*		*H. longula*		*P. hannsørangeli*		*H. acanthopus*		*H. edentula*	
	ИВ	ИО	ИВ	ИО	ИВ	ИО	ИВ	ИО	ИВ	ИО	ИВ	ИО
Sorex araneus	–	–	–	–	–	–	–	–	5.0	0.10	–	–
Sorex minutus	2.3	0.02	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Myodes rutilus	1.3	0.01	15.1	1.00	–	–	0.7	0.01	–	–	7.0	0.10
Arvicola amphibious	–	–	–	–	–	–	11.8	0.12	–	–	–	–
Alexandromys oeconomus	–	–	–	–	–	–	–	–	13.0	0.60	–	–
Microtus rossiaemeridionalis	23.5	0.80	–	–	–	–	15.1	1.00	–	–	–	–
M. agrestis	28.0	0.46	–	–	–	–	14.00	0.26	13.0	0.70	–	–
M. minutus	–	–	–	–	25.0	0.88	–	–	–	–	–	–

ВЫВОДЫ

1. На территории Среднего Приобья зарегистрировано 4 вида вшей: *Hoplopleura acanthopus, H. edentula, Hoplopleura longula* и *Polyplax hannswrangeli*.

2. В качестве прокормителей вшей установлено 8 видов мелких млекопитающих. Наибольшее значение имеют тёмная, восточноевропейская и красная полёвки. Очень низкая зараженность свойственна насекомоядным.

3. *Hoplopleura acanthopus* и *Polyplax hannswrangeli* характеризуются широким спектром хозяев, а *Hoplopleura edentula* и *H. longula* отмечены как специфичные паразиты представителей родов *Myodes*, *Craseomys* и *Mycromys*.

4. Сопаразитирование вшей зарегистрировано в популяциях тёмной и красной полёвок: встречается комбинация *Hoplopleura acanthopus* и *Polyplax hannswrangeli*, преобладают вши рода *Hoplopleura*.

5. Впервые для Среднего Приобья установлены вши *Hoplopleura edentula*, *H. longula* и *Polyplax hannswrangeli*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ельшин С.В. Фауна и экология вшей мелких млекопитающих севера Западной Сибири // Экология и география членистоногих Сибири: сб. ст. Новосибирск: Наука, 1987. С. 227–229.

Емельянова Н.Д., Жовтый И.Ф. Краткий обзор эктопаразитов млекопитающих Монголо-Забайкальского чумного очага в связи с их эпизоотологическим значением // Изв. Иркутского гос. н.-и. противочумного ин-та Сибири и ДВ. Иркутск, 1957. Т. 15. С. 259–289.

Зарубина В.Н. Отряд Anoplura – Вши // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР / под ред. П. А. Лера. Л.: Наука, 1986. Т. 1. С. 370–377.

Иголкин Н.И. Комплексы эктопаразитов мелких млекопитающих юго-восточной части Западной Сибири. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1978. 240 с.

Кучерук В.В. Новое в методике количественного учета вредных грызунов и землероек // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 159–184.

Наумов Н.П. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. М., 1955. Т. 9. С. 179–202.

Олсуфьев Н.Г., Дунаева Т.Н. Эпизоотология (природная очаговость) туляремии // Туляремия. М.: Медгиз, 1960. С. 136–206.

Охотина М.В., Костенко В.А. Полиэтиленовая плёнка – перспективный материал для подготовки ловчих заборчиков // Фауна и экология позвоночных животных юга Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974. С. 193–196.

Попов В.В. Некоторые сведения о фауне вшей (Siphunculata) мелких млекопитающих Тюменской области // Бюл. МОИП, Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 4. С. 41–45.

Соснина Е.Ф., Назарова И.В., Садекова Л.Х. Вши мелких млекопитающих Волжско-Камского заповедника (Anoplura) // Паразитология. 1981. Т. 15. Вып. 2. С. 157–162.

Стариков В. П., Зарубина В.Н., Вершинин Е.А. К фауне вшей (Anoplura) грызунов Южного Зауралья // Вопросы динамики популяций млекопитающих: Информационные материалы. Свердловск: УрО АН СССР, 1988. С. 58–59.

Тупикова Н.В. Изучение размножения и возрастного состава популяций мелких млекопитающих // Методы изучения природных очагов болезней человека. М.: Медицина, 1964. С. 154–191.

Beaucournu J.C. Les anoploures de lagomorphes, rongeurs et insectivores dans la region Palearctique Occidentale et en particulier en France // Annales de Parasitologie Humaine et Compare. Paris. 1968. T. 43. № 2. P. 201–271.

Durden L.A., Musser G.G. The sucking lice (Insecta, Anoplura) of the world: a taxonomic checklist with records of mammalian hosts and geographical distributions // Bull. of the American museum of Natural History. 1994. № 218. P. 1–90.

Оптимизация условий ПЦР контрольного региона мтДНК налима (*Lota lota* L., 1758)

М.А. Крохалева

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: *ПЦР, контрольный регион, митохондриальный геном, налим*

Полимеразная цепная реакция (ПЦР) — метод молекулярной биологии, позволяющий создать копии определенного фрагмента ДНК из исходного образца, значительно повысив его содержание в пробе. В настоящее время ПЦР является неотъемлемой частью большинства генетических исследований. Для многих видов, особенно широко распространенных, в литературе уже существуют описания сконструированных праймеров и протоколов ПЦР. Для налима (*Lota lota* L., 1758) – единственного пресноводного представителя семейства Gadidae, имеющего циркумполярный ареал, большая часть генетических исследований проводится по данным контрольного региона (CR) митохондриальной ДНК (мтДНК) (Хрунык и др., 2017; Van Houdt et al., 2005; Barluenga et al., 2006; Elmer et al., 2008; Fang et al., 2013) с использованием единого протокола ПЦР (Van Houdt et al., 2005). Исследования генетической структуры налима охватывают речные системы Евразии и Северной Америки, но в них отсутствуют данные по одному из крупнейших речных бассейнов Европы – Волжско-Камскому бассейну и бассейну реки Печоры, данные по которым могут значительно дополнить представления о генетической дифференциации вида. При нашей попытке провести ПЦР CR налима данных речных систем, строго следуя ранее предложенному протоколу (Van Houdt et al., 2005), при визуализации ПЦР-продукта не наблюдалось положительных результатов.

В связи с этим цель lfyyjq работы – оптимизировать условия проведения ПЦР контрольного региона мтДНК налима.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для выполнения данной работы послужили препараты тотальной ДНК налима, выделенной методом водно-солевой экстракции с последующим осаждением этанолом (Aljanabi, Martinez, 1997)

и методом CTAB (Mirimin, Roodt-Wilding, 2015) из образцов мышечной ткани, фиксированных в 96%-ном этаноле (табл. 1).

Оптимизация проведена для образцов из рек Усы, Печоры и Волги. Образцы из рек Собь и Таз использованы в качестве положительного контроля, так как ранее для них была проведена ПЦР с последующим успешным секвенированием ПЦР-продукта.

Амплификацию участка мтДНК, содержащего полный CR длиной 853 п.н. проводили с парой праймеров L19ProGm (5'-CCACTAGCTCCCAAAGCTAGA-3') и H17Phe (5'-ACTTTCTAGGGTCCATCCTA-3') (Van Houdt et al., 2005), которые являются модификациями праймеров L19 и H17 (Bernatchez et al., 1992). Для амплификации фрагмента CR длиной 409 п.н., содержащего около 90% полиморфных сайтов, использовали пару праймеров L19ProGm и HDL400Ll (5'- GATTTAGGATTTATGTACTCC-3') (Van Houdt et al., 2005).

Одна из задач заключалась в оптимизации температуры отжига праймеров с помощью градиентной ПЦР в диапазоне температур от 56 до 60°C (табл. 2), другая – в определении оптимального метода выделения ДНК для проведения данной ПЦР. Детекцию ПЦР-продуктов проводили методом электрофореза в 1%-ном агарозном геле.

Объем ПЦР-смеси составил 30 мкл, ее состав и использованный температурно-временной профиль представлены в табл. 2.

Таблица 1. Материал, использованный на всех этапах работы

№	Локалитет	Количество образцов	Метод выделения ДНК
1	р. Уса	6	CTAB
2	р. Печора	2	CTAB
3	р. Волга	1	CTAB
4	р. Собь	1	CTAB
5	р. Собь	1	Водно-солевой
6	р. Таз	1	CTAB
7	р. Таз	1	Водно-солевой

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На электрофореграмме амплификации ДНК налима видно (рис. 1), что при температуре выше и ниже 57 °C специфические бэнды отсутствуют или плохо видны, что свидетельствует о снижении накопления продукта ПЦР. При температуре 57 °C специфические бэнды видны хорошо, что говорит о повышенном синтезе специфического амплико-

на. Таким образом, температура отжига 57 °С является оптимальной для данных праймеров и реакционной смеси. На рисунке 1 также видно, что накопление большего количества специфического продукта происходит у образцов ДНК, выделенных СТАВ-методом, что делает его наиболее предпочтительным.

Таблица 2. Условия проведения ПЦР.

Компоненты реакционной смеси	**Объем, мкл**	**Температурный протокол**		
H_2O	11.6	95°С: 3 мин	Начальная денатурация	x1
dNTP's 10 mM each	0.5			
TaqBuffer with KCl 10x	2.5	95°С: 15 сек	Денатурация	x34
MgCl2 25mM	3	56–60°С: 20 сек	Отжиг праймеров	
Соответствующие праймеры	1	72°С: 50 сек	Полимеризация	
Taq 5U/mkL	0.4	72°С: 10 мин	Окончательная полимеризация	x1
DNA 50 ng/mkl	5			

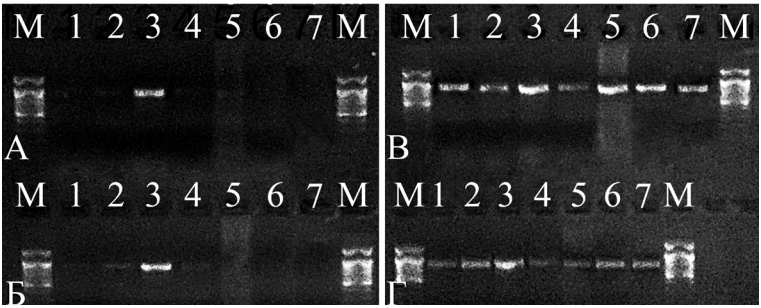


Рис. 1. Электрофореграмма амплификации ДНК налима при разных температурах отжига праймеров: А – 60°С, Б – 59°С, В – 57°С; Г – 56°С. М – маркер, 1 – Собь (СТАВ), 2– Собь (Водно-солевой), 3 – Таз (СТАВ), 4 – Таз (Водно-солевой), 5 – Уса (СТАВ), 6 – Печора (СТАВ), 7 – Волга (СТАВ).

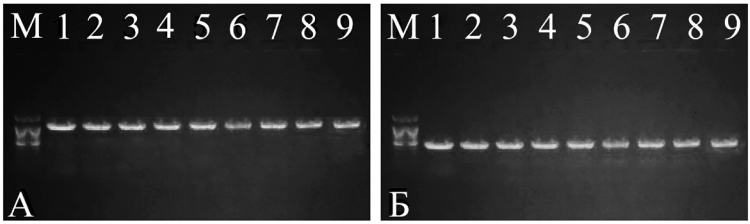


Рис. 2. Электрофореграмма амплификации ДНК налима, выделенной СТАВ- методом, при температуре отжига праймеров 57°С; А – ПЦР продукты длиной 853 п.н., Б – 409 п.н. М – маркер, 1 – 6 – Уса, 7 – 8 – Печора, 9 – Волга.

С учетом результатов оптимизации проведена ПЦР полного CR и его фрагмента для 9 образцов. Для всех образцов наблюдалось оптимальное накопление ПЦР-продуктов (рис. 2). В результате дальнейшего секвенирования для 7 образцов были получены последовательности фрагмента CR мтДНК налима длиной 409 п.н. Полученные нами данные можно использовать для дальнейшего анализа филогенетической структуры вида, поскольку большинство последовательностей CR налима, представленных в GenBank, имеют такую же длину.

Кроме того, для 7 образцов были получены сиквенсы прямых и обратных последовательностей полного CR, однако они имеют незначительный участок перекрывания, что препятствует созданию их консенсусной последовательности. При необходимости получения полного CR, одним из путей оптимизации может быть использование не только модифицированных (Van Houdt et al., 2005), но и исходных праймеров (Bernatchez et al., 1992).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате работы было показано, что оптимизация ПЦР CR налима для данной реакционной смеси в первую очередь связана с подбором температуры отжига праймеров, а количество получаемого продукта может зависеть от метода выделения ДНК.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при частичной поддержке Комплексной программы УрО РАН №18-4-4-43.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Хруныk Ю.Я., Богданов В.Д., Ялковская Л.Э. и др. Генетическое разнообразие налима (*Lota lota* L., 1758) Западной Сибири по результатам анализа полиморфизма мтДНК // Генетика. 2017. Т. 53. № 2. С. 214–222.

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

Barluenga M., Sanetra M., Meyer A. Genetic admixture of burbot in Lake Constance from two European glacial refugia // Mol. Ecol. 2006. V. 15. № 12. P. 3583–3600.

Bernatchez L., Guyomard R., Bonhomme F. DNA sequence variation of the mitochondrial control region among geographically and morphologically remote European brown trout *Saltno trutta* populations // Mol. Ecol. 1992. T. 1. № 3. P. 16–173.

Elmer K.R., Van Houdt J.K. J., Meyer A. et al. Population genetic structure of North American burbot (*L. l. maculosa*) across the Nearctic and at its contact zone with Eurasian burbot (*L. l. lota*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2008. V. 65. № 11. P. 2412–2426.

Fang H., Zhang J., Song N. et al. Population genetic structure and geographical differentiation of burbot (*Lota lota*) in China // Rus. Jour. Gen. 2013. V. 49. № 10. P. 1047–1056.

Mirimin L., Roodt-Wilding R. Testing and validating a modified CTAB DNA extraction method to enable molecular parentage analysis of fertilized eggs and larvae of an emerging South African aquaculture species, the dusky kob *Argyrosomus japonicus* //J. F. Biol. 2015. V. 86. № 3. P. 1218–1223.

Van Houdt J.K.J., De Cleyn L., Perretti A. et al. A mitogenic view on the evolutionary history of the Holarctic freshwater gadoid, burbot (*Lota lota*) // Mol. Ecol. 2005. V. 14. № 8. P. 2445–2457.

Реконструкция изменения природных условий голоцена по определению флористического состава торфа южной тундры Западной Сибири

А.О. Кузнецова[1], Я.В. Тихонравова[1], А.С. Афонин[2]

[1]Институт криосферы Земли ТюмНЦ СО РАН, г. Тюмень
[2]Институт проблем освоения Севера СО РАН, г. Тюмень

Ключевые слова: *растительные остатки, степень разложения торфа, тундра*

Торфяные болота выполняют важную роль в биосфере – запасают углерод и являются источником знаний о прошлом. Известно, что рассвет торфообразования на территории Западной Сибири пришелся на голоцен. Анализ растительных остатков в торфе позволяет оценить динамику видового состава растительных сообществ и уточнить, как менялись локальные климатические и гидрологические условия заболоченной тундры при формировании торфяной залежи в голоцене.

Степень разложения торфа – процентное содержание в торфе продуктов разложения исходной растительной массы и мельчайших, утративших клеточную структуру обрывков тканей. При одинаковом флористическом составе растительных остатков торфа такие его свойства, как плотность, влагоемкость и влагопроницаемость зависят от степени разложения. С другой стороны, при различном флористическом составе и одинаковой степени разложения торф может значительно отличаться по физико-механическим свойствам. Характер распределения степени разложения торфа по глубине и ее средние величины зависят от исходного состава растительности и видов торфа, слагающих залежь. Слои торфа с разной степенью разложения могут указывать на изменение природных условий в процессе формирования торфяного горизонта (Смирнов, 2007).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

На территории южной тундры Пур-Тазовского междуречья (пос. Газ-Сале) в августе 2017 г. был изучен полигональный торфяник. Рельеф торфяника хасырея (осушенная озерная котловина) образован крупными полигонами с полигональными ваннами и выпуклыми валиками. Полигоны разделены широкими плоскими межполигональными понижениями над ледяными жилами. Современная растительность

представлена: в пределах полигональных ванн – пушицево-осоково-сфагновыми ассоциациями; на выпуклых валиках – лишайниковыми; в межполигональных понижениях – морошково-багульниково-сфагновыми, характерными для увлажненных условий. В разрезе изучен торф видимой мощностью 2.3 м (см. рис.).

Из слоистого торфа в верхней части горизонта в сезонно-талом слое отобрали 6 проб, внизу (в мерзлом торфе) – 4 пробы. Определение флористического состава растительных остатков в торфе выполнили микроскопическим методом. Видовую принадлежность остатков определили при помощи атласов-определителей (Домбровская и др., 1959; Егорова, 1999; Игнатов, Игнатова, 2003, 2004) и собственной коллекции микропрепаратов современных растений Севера. Степень разложения торфяных проб установили методом центрифугирования.

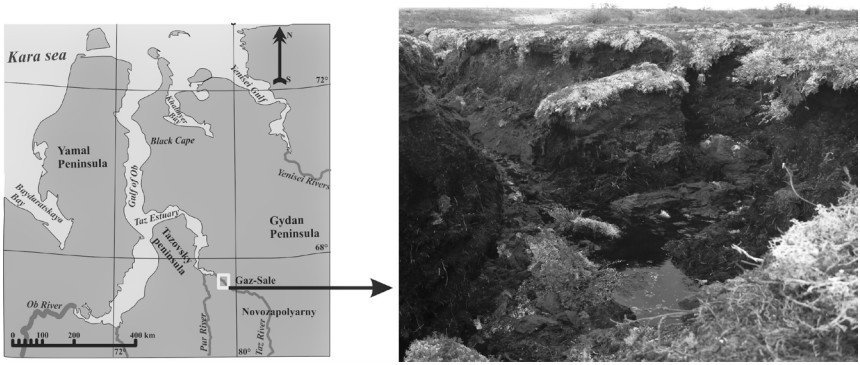


Рисунок. Расположение и вид полигонального торфа в районе пос. Газ-Сале

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В торфе выделены 2 горизонта: многолетнемерзлый льдистый торф (с глубины 2.3–0.5 м) и сезонно-талый верхний слой (0–0.5 м). В нижнем слое мерзлого торфа на глубине 2.2–2.3 м обнаружены ветки и древесные остатки видов рода *Salix*. В интервале глубин 2.3–0.8 м снизу вверх выявлены колебания содержаний сфагнума, кустарничков, осок и пушицы, уменьшение остатков хвоща и увеличение сфагновых мхов (см. табл.). Максимальной степенью разложения отличается нижний слой торфа с древесными остатками.

В слое сезонно-талого торфа выявлены резкие и частые колебания флористического состава растительных остатков, отражающие смену растительных ассоциаций от сфагновых мхов (в интервалах глубин 0.4–0.5 и 0.2–0.0 м) до пушицево-осоковых (0.26–0.34 м) и пушицевых (0.34–0.4 м). Сезонно-талый слой в целом отличается колебаниями содержания растительных остатков и высокой степенью разложения, а в

интервалах 0.4–0.5, 0.34–0.26 и 0.7–0.12 м имеет величины степени разложения близкие к максимальной в многолетнемерзлом торфе.

Видовой состав и количественное содержание растений-торфообразователей в разрезе характеризует смену условий. В конце бореального периода голоцена происходило обводнение и захоронение древесной растительности; в атлантический – зарастание водоема, в суббореальный и субатлантический периоды – накопление торфа и замедление торфонакопления на фоне осушения поверхности хасырея (Волкова и др., 1989; Слагода и др., 2019). Присутствие остатков рода *Salix*, древесной жизненной формы, в настоящее время характерной для более южных территорий, указывает на наиболее теплые условия в начале накопления залежи. Захоронение древесных остатков предположительно было вызвано затоплением, а увеличение доли осок, пушицы и мхов в перекрывающих слоях торфа связано с высоким и застойным увлажнением болота. Последующее доминирование сфагновых мхов, появление *Betula nana* L. и уменьшение остатков хвоща в торфе свидетельствует о постепенном изменении условий на более сухие и кислые.

Высокая степень разложения растительных остатков обусловлена длительным нахождением нижней части залежи в переувлажненном состоянии за счет увеличения глубины сезонного промерзания – протаивания в теплых и влажных условиях в начале атлантического периода (Слагода и др., 2019) по сравнению с современным деятельным слоем.

ВЫВОДЫ

1. Флористический состав растительных остатков в торфе, сформированного в оптимум голоцена и в конце суббореального периода, отличается от современной растительности, произрастающей в более сухих локальных условиях южной тундры.
2. Динамика состава и содержания растений-торфообразователей в разрезе характеризуют смену условий: обводнение и захоронение древесной растительности, зарастание водоема и постепенное осушение поверхности хасырея.
3. Многолетнемерзлый торф отличается слабой степенью разложения, за исключением нижней части с древесными остатками. Сезонно-талый слой торфа и нижний слой мерзлого имеют сходные высокие значения степени разложения, что, по-видимому, связано с более теплыми и влажными условиями их преобразования в деятельном слое. Водонепроницаемый разложенный торф мог служить водоупором и обеспечивал избыточное увлажнение болота при накоплении вышележащего слоя залежи.

Таблица. Послойное содержание растительных остатков и степень разложения торфа

Глубина слоя, м	**Флористический состав, %**	**Степень разложения, ‰**
0.0 – 0.07	*Sphagnum compactum* Lam. & DC. – 50, *Vaccinium vitis-idaea* L. – 25, *Dicranum elongatum* Schleich. ex Schwägr. – 10, *Polytrichum strictum* Brid. – 5, *Vaccinium uliginosum* L. – 5, *Andromeda polifolia* L. – 5, *Betula nana* – 5	25
0.07 – 0.12	*Sphagnum magellanicum* Brid. – 25, *Carex rotundata* Wahlenb.– 25, *V. vitis-idaea* – 25, *B. nana* – 10, *V. uliginosum* – 5, *Comarum palustre* L.– 5, *Sphagnum balticum* (Russ.) C.Jens. – 5	40
0.12 – 0.20	*Sph. magellanicum* – 75, *Carex globularis* L. – 10, *Sph. compactum* – 5, *V. vitis-idaea* – 5, *Warnstorfia fluitans* (Hedw.) Loeske – ед., *Sph. balticum* – ед.	19
0.20 – 0.26	*Sph. magellanicum* – 85, *W. fluitans* – 5, *C. rotundata* – 5, *V. vitis-idaea* – 5, *C. palustre* – ед.	22
0.26 – 0.34	*C. globularis* – 30, *Eriophorum medium* (Trin.) Anderss. – 20, *W. fluitans* – 20, *A. polifolia* – 15, *B. nana* – 5, *C. palustre* – 5, *Equisetum palustre* L. – ед., *Sphagnum fuscum* (Schimp.) H.Klinggr. – ед.	30
0.34 – 0.40	*E. medium* – 35, *W. fluitans* – 30, *Sph. fuscum* – 10, *C. globularis* – 10, *C. palustre* – 10, *Meesia triquetra* (Richter) Aongstr. – 5, *E. palustre* – 5, *Ledum palustre* L. – ед.	28
0.40 – 0.50	*Sph. magellanicum* – 25, *W. fluitans* – 15, *E. medium* – 15, *Sphagnum angustifolium* (C.Jens. ex Russ.) C.Jens. – 10, *C. rotundata* – 10, *M. triquetra* – 10, *V. vitis-idaea* – 10, *Sph. balticum* – 5, *B. nana* – ед., *V. uliginosum* – ед.	39
0.50 – 0.55	*Sph. balticum* – 70, *C. rotundata* – 15, *Sph. magellanicum* – 10, *V. vitis-idaea* – ед., *B. nana* – ед.;	10
0.80 – 0.90	*Sph. magellanicum* – 30, *Sph. balticum* – 15, *C. palustre* – 15, *Sph. angustifolium* – 10, *Sph. wanstorfii* – 5, *E. medium* – 5, *V. vitis-idaea* – 5, *E. palustre* – 5, Гипновые мхи – 5, *B. nana* – 5, *L. palustre* – ед.	9
1.40 – 1.50	*C. rotundata* – 20, *E. medium* – 20, *C. globularis* – 15, *B. nana* – 10, *E. palustre* – 10, *Sph. balticum* – 5, *Sph. angustifolium* – 5, Гипновые мхи – 5, *Sph. magellanicum* – 5, *Sph. wanstorfii* – 5	19
2.20 – 2.30	*Salix sp.* – 45, *E. palustre* – 35, *C. rotundata* – 15, *V. uliginosum* – 5	45

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке РФФИ (№ 18-55-11005 АФ_т, №18-35-00031 мол_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Волкова В.С., Бахарева В.А., Левина Т.П. Растительность и климат голоцена Западной Сибири // Палеоклиматы позднеледниковья и голоцена. М.: Наука, 1989. С.90–95.

Домбровская А.В., Коренева М.М., Тюремнов С.Н. Атлас растительных остатков, встречаемых в торфе. Л.: Госэнергоиздат, 1959. 228 с.

Егорова Т.В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: С.-Петерб. гос. хим.-фармацевт. акад. ; Сент-Луис: Миссур. ботан. сад, 1999. 772 с.

Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 1, Sphagnaceae-Hedwigiaceae. М.: КМК, 2003. 608 с.

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

Слагода Е.А., Кузнецова А.О., Тихонравова Я.В. Автохтонный голоценовый торфяник и причины нарушения стратиграфической последовательности датировок в криолитозоне на севере Западной Сибири // Геохронология четвертичного периода: инструментальные методы датирования новейших отложений: тезисы докл. Всерос. науч. конф. М., 2019. С. 88.

Смирнов В.И. Практическое руководство по организации добычи фрезерного торфа. Тверь: Тверской гос. технический ун-т, 2007. 392 с.

Структурно-функциональныео себенности корней рудеральных и петрофитных видов семейства Brassicaceae

А.В. Малахеева, М.В. Малыгин, О.С. Синенко

Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург

Ключевые слова: *корневые системы, петрофитные растения, рудеральные растения, интенсивность дыхания корней*

Идея о разной структурной организации корней растений богатых и бедных элементами питания местообитаний появилась во 2-й половине XX в. Принято считать, что для быстрорастущих растений характерны корни с малым диаметром и высокой удельной длиной (specific root length, SRL = длина корней/ масса корней). В то же время толстые корни с низким SRL характерны для медленнорастущих видов (Picon-Cochard et al., 2012), обитающих в условиях низкой доступности ресурсов. С другой стороны показано, что у растений, обитающих в условиях низкой доступности фосфора и воды, наблюдаются высокие удельная длина тонких корней (SRL) (Zhu, Lynch, 2004; Craine, 2006), соотношение биомассы корень / побег (Hermansetal., 2006), длинные корневые волоски (Bayuelo-Jiménez et al., 2011), большая площадь аэренхимных полостей в коре корня (Postma, Lynch, 2011). Отмечено также, что растения разных функциональных типов характеризуются разной фенотипической пластичностью в ответ на условия произрастания (Pritchard et al., 1999). Вероятно, механизмы адаптации корневой системы к условиям произрастания также различаются у видов разных функциональных типов. В связи с этим целью нашего исследования было изучить структурно-функциональные признаки корневых систем и поглощающих корней у четырех видов семейства крестоцветных, различающихся по приуроченности к разным типам субстрата.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для эксперимента были выбраны 4 вида семейства крестоцветных: *Alyssum obovatum* (C.A. Mey.) Turcz. и *Schivereckia podolica* (Besser) Andrz. ex DC. – многолетние петрофитные виды, обитающие в условиях дефицита влаги и макроэлементов на выходах горных пород;

Capsella bursa-pastoris (L.) Medikus и *Thlaspi arvense* L. – однолетние рудеральные виды, обитающие на умеренно плодородных и хорошо увлажненных почвах.

Семена всех видов были собраны в природных местообитаниях и высеяны в лаборатории. Растения выращивали в смеси перлита и вермикулита (1:1) (экспериментальный субстрат, V). Для изучения характеристик корневой системы в естественной среде *A. obovatum* и *S. podolica* (ксерофиты) были пересажены через 70 и 90 дней на серпентинитовый субстрат (контроль, S), а *C. bursa-pastoris* и *T. arvense* (мезофиты) были взяты непосредственно из разнотравной группировки у грунтовой дороги (поле, S). Далее были отобраны экземпляры в одной фазе развития (вегетативной), на которых были изучены стандартные параметры подземной сферы растений (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты измерения признаков корней представлены на рис. У петрофитных видов и *T. arvense*, выращенных на различных субстратах, значимых отличий в индексе корней не обнаружено, тогда как у *C. bursa-pastoris* отмечена большая доля биомассы в корневой системе при выращивании на вермикулите (неопубликованные данные).

Удельная длина корней (SRL) значимо не различалась у петрофитных и рудеральных видов, хотя более высокие значения оказались в контрольных условиях у всех исследованных видов, кроме *T. arvense* (Рисунок).

У *A. obovatum* наблюдалось меньшая плотность заложения боковых корней в сравнении с *S. podolica*. Рудеральные виды не отличались по данной характеристике, а на вермикулите обладали значительно меньшей плотностью заложения боковых корней в отличие от рудеральных видов (Рисунок).

Длина корневых волосков не различалась у двух групп видов. У рудеральных видов длина корневых волосков увеличивалась в контрольных условиях, при этом, значимо только у *C. bursa-pastoris* (Рисунок).

У петрофитных видов в контрольных условиях интенсивность дыхания была сравнима с рудеральными видами, а при выращивании на вермикулите, наоборот, у рудеральных видов этот показатель вырос более чем в 10 раз (Рисунок).

Диаметр поглощающих корней не отличался у петрофитных и рудеральных видов, однако на вермикулите этот показатель был выше у рудеральных растений за счет толщины паренхимы коры (Рисунок).

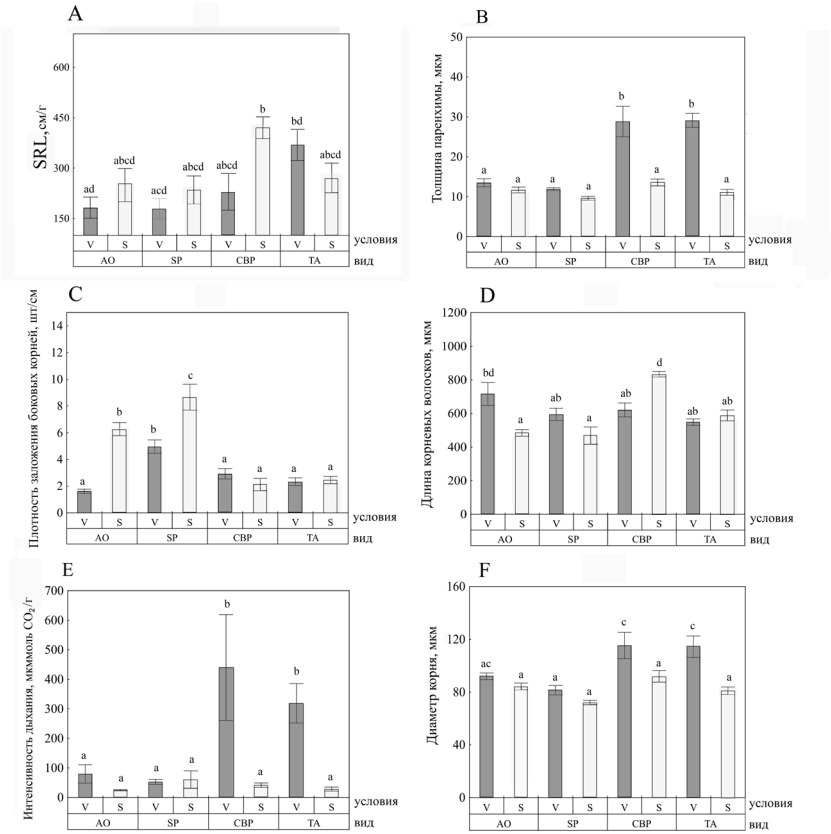


Рисунок. Морфологические, анатомические и физиологические признаки корней. A – Удельная длина корней (SRL); B – Толщина паренхимы; C – Плотность ветвления боковых корней; D – Длина корневых волосков; E – Интенсивность дыхания корней; F – Диаметркорня. По оси Y: Варианты субстратов: V – перлит-вермикулитовый субстрат (вермикулит); S – естественный субстрат (серпентенит/поле). Модельныевиды: AO – Allysum obovatum; SP – Schiverekia podolica; CBP – Capsella bursa-pastoris; TA – Thlaspi arvense. Разными буквами над столбцами обозначены значимые различия согласно критерию Тьюки при p<0.05

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследования показали, что по большинству исследуемых параметров корневые системы петрофитных и рудеральных видов не различались, однако высокие значения у рудеральных видов интенсивности дыхания, диаметра корня, SRL, диаметра стелы, длины корневых волосков и толщины паренхимы были описаны нами в опыте

на вермикулите, что ранее указывалось для быстрорастущих растений (Grime, 1973).

Для тонких корней засухоустойчивых растений также часто указывают высокую SRL (Tjoelkeretal., 2005), длинные корневые волоски (White, Kirkegaard, 2010) и большую долю стелы в площади поперечного сечения (Wahl, Ryser, 2000), что не согласуется с нашими результатами. Для петрофитных растений отмечено увеличение плотности заложения боковых корней в сравнении с рудеральными видами при произрастании на вермикулите, что характерно для видов бедных почв (Malamy, 2005). Возможно, *A. obovatum* и *S. podolica* используют большую плотность заложения боковых корней для создания большей поглощающей площади корней в поисках воды, макро- и микроэлементов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Bayuelo-Jiménez J.S., Gallardo-Valdéz M., Pérez-Decelis V.A. et al. Genotypic variation for root traits of maize (*Zea mays* L.) from the Purhepecha Plateau under contrasting phosphorus availability // Field Crops Research. 2011. V. 121. № 3. P. 350–362.

Craine J.M. Competition for nutrients and optimal root allocation // Plant and Soil. 2006. V. 285. № 1. P. 171–185.

Grime J.P. Competitive exclusion in herbaceous vegetation // Nature. 1973. V. 242. № 5396. P. 344–347.

Hermans C., Hammond J.P., White P.J., Verbruggen N. How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation? // Trends in Plant Science. 2006. V. 11. № 12. P. 610–617.

Malamy J.E. Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture // Plant, Cell & Environment. 2005. V. 28. № 1. P. 67–77.

Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E. et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide // Australian Journal of Botany. 2013. V. 61. № 3. P. 167–234.

Picon-Cochard C., Pilon R., Tarroux E. et al. Effect of species, root branching order and season on the root traits of 13 perennial grass species // Plant and Soil. 2012. V. 353. № 1. P. 47–57.

Postma J.A., Lynch J.P. Root Cortical Aerenchyma Enhances the Growth of Maize on Soils with Suboptimal Availability of Nitrogen, Phosphorus, and Potassium // Plant Physiology. 2011. V. 156. № 3. P. 1190.

Pritchard S.G., Rogers H.H., Prior S.A., Peterson C.M. Elevated CO_2 and plant structure: a review // Global Change Biology. 1999. V. 5. № 7. P. 807–837.

Tjoelker M.G., Craine J.M., Wedin D. et al. Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species // New Phytologist. 2005. V. 167. № 2. P. 493–508.

Wahl S., Ryser P. Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses // New Phytologist. 2000. V. 148. № 3. P. 459–471.

White R.G., Kirkegaard J.A. The distribution and abundance of wheat roots in a dense, structured subsoil – implications for water uptake // Plant, Cell & Environment. 2010. V. 33. № 2. P. 133–148.

Zhu J., Lynch J.P. The contribution of lateral rooting to phosphorus acquisition efficiency in maize (*Zea mays*) seedlings // Functional Plant Biology. 2004. V. 31. № 10. P. 949–958.

Поврежденность листьев инвазивного *Acer negundo* на Южном Урале

Д.А. Молчанова[1], А.Г. Мумбер[2]

[1]Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург
[2]Ильменский государственный заповедник ЮУ ФНЦ МиГ УрО РАН, г. Миасс

Ключевые слова: *инвазивный вид, фитофаги, Южный Урал, Acer negundo*

Считается, что одной из причин быстрого распространения инвазивных видов растений может быть отсутствие у них во вторичных ареалах естественных врагов – фитофагов (Elton, 1958). Однако это правило выполняется не всегда (Najberek et al., 2017). Вероятно, для каждого инвазивного вида факторы, благодаря которым он получает преимущества на определенной территории, специфичны. Их знание может помочь контролировать и управлять распространением чужеродных видов растений.

Растительноядные насекомые имеют большое значение в наземных экосистемах. Они являются промежуточным звеном, через которое поток вещества и энергии поступает на следующие трофические уровни. Показатели освоения листвы, или экстенсивности (доля листьев, несущих повреждения), у местных растений значительно колеблются, но, как правило, остаются выше 60 % (Богачева, 1990; Kozlov et al., 2015). На Урале в зависимости от условий года и местообитания у березы (*Betula pubescens* Ehrh.) экстенсивность повреждения составляет 68–77 % (Бельская, Воробейчик, 2015), а в годы вспышек численности насекомых-филлофагов – еще выше; у осины (*Populus tremula* L.) – 58–77 % (Бельская, Воробейчик, 2013).

Уровень поврежденности интродуцированных растений фитофагами зависит от: 1) наличия местных близкородственных видов растений; 2) наличия специализированных видов-фитофагов; 3) времени нахождения вида на новой территории; 4) расстояния между ареалом обитания и регионом интродукции (географическая изоляция) (Kirichenko, Kenis, 2016).

Для нашего исследования был выбран инвазивный вид *Acer negundo* L. Цель работы: оценить встречаемость повреждений листьев у *A. negundo* на Южном Урале с учетом степени урбанизации местообитаний.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район и пробные площади. Исследование проведено на Южном Урале, в г. Миассе (Челябинская область). Были заложены четыре пробные площади (ПП): две — на окраине города, на территории Ильменского государственного заповедника; две — на территории города. ПП подбирали так, чтобы на каждой присутствовало не менее 10 взрослых особей *A. negundo*.

Туры учета. Материал собран летом 2018 г. в ходе трех туров учета: 1 тур – 25 и 28 июня; 2 тур – 30 июля–1 августа; 3 тур – 29–30 августа и 3 сентября. Условно: июнь, июль и август. В июне и июле листья собирали на четырех ПП, в августе – на двух.

Сбор и регистрация повреждений листьев. На каждой ПП анализировали по одной ветке (30–40 листьев) от 10 особей *A. negundo*. У каждого листа регистрировали присутствие / отсутствие повреждений четырех типов: 1) галлы; 2) мины; 3) краевые и внутренние повреждения с полным изъятием тканей листа (объедание, выедание и скелетирование); 4) грибные, бактериальные повреждения и повреждения неясного происхождения (пятна, некрозы и т.п.); последний тип повреждения обозначен как «другие». Одним листом считали простой (однолисточковый) или сложный (3- или 5- листочковый) лист. Всего проанализировано 3200 листьев.

Статистический анализ. Закономерности поврежденности листьев деревьев в ходе трех туров анализировали с помощью однофакторного и двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA). Учетной единицей при этом была встречаемость того или иного типа повреждений у одного дерева (N = 100). Признаки, выраженные в долях, анализировали после предварительного арксинус-преобразования.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У *A. negundo* установлена низкая встречаемость листьев с повреждениями филлофагами, но при этом повреждения неясного происхождения в конце сезона были обильны: они были зафиксированы почти на каждом листе. В то же время доля повреждений специализированными фитофагами (минерами и галлообразователями) мала. В целом насекомыми повреждены меньше 40 % листьев (рис. 1). Доля листьев с «другими» повреждениями значимо различалась между турами учета ($F_{тур(2;97)} = 31.44$; $P < 0.01$) в отличие от доли листьев с выгрызаниями ($F_{тур(2;97)} = 1.59$; $P = 0.21$).

Мы проанализировали встречаемость листьев с любыми повреждениями, нанесенными насекомыми, на протяжении трех туров учета на окраине города и в его черте. Встречаемость повреждений различалась в зависимости от степени урбанизации ($F_{окраина/город(1;94)} = 54.48$; $P < 0.01$),

но не между турами учета ($F_{тур(2;94)}$ = 2.29; P = 0.11). На окраине города, вблизи ненарушенных лесов, встречаемость листьев с повреждениями фитофагами была выше, чем в городских насаждениях (рис. 2). В городе этот показатель за вегетационный сезон почти не изменялся, а на пригородных участках установлено возрастание числа повреждений насекомыми от июня к августу. Возможно, что разный уровень и разная сезонная динамика поврежденности листьев в городе и на окраине могут быть связаны с различающимися уровнями разнообразия и обилия беспозвоночных-филлофагов.

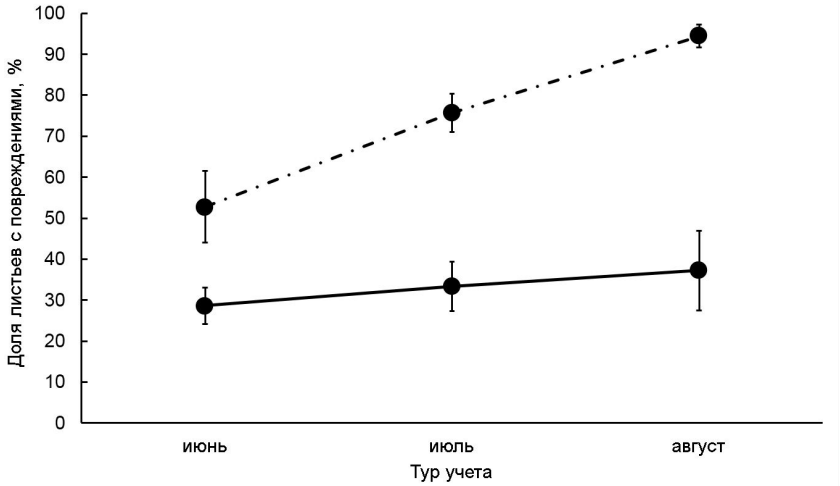


Рис. 1. Встречаемость листьев с разными типами повреждений на протяжении трех туров учета (сплошная линия — объедание, выедание и скелетирование; штрихпунктирная линия — "другие" повреждения; вертикальные отрезки – стандартное отклонение (±SD))

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, у *A. negundo* на Южном Урале зафиксирована невысокая встречаемость повреждений листьев беспозвоночными филлофагами. Возможно, что у клена ясенелистного на Южном Урале нет (или мало) специализированных фитофагов, и большинство повреждений листьев случайны. Вместе с тем заслуживает дополнительного специального анализа установленное различие поврежденности листьев в связи с уровнем урбанизации местообитаний. Было бы интересно исследовать, существует ли связь между преимущественным расселением *A. negundo* по антропогенно нарушенным местообитаниям и пониженной повреждаемостью его листьев в этих местообитаниях.

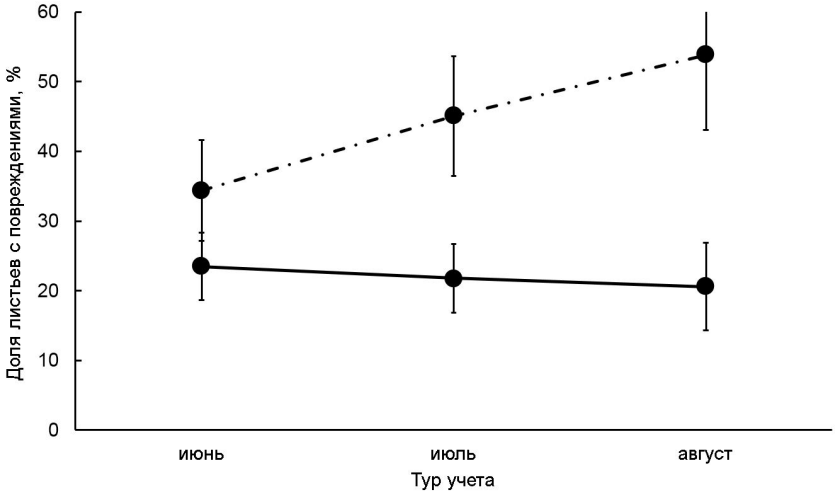


Рис. 2. Встречаемость листьев с любыми повреждениями, нанесенными насекомыми на протяжении трех туров учета на ПП на окраине города (штрихпунктирная линия) и в городе (сплошная линия). Вертикальные отрезки — стандартное отклонение (±SD).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бельская Е.А., Воробейчик Е.Л. Реакция филлофагов осины на выбросы Среднеуральского медеплавильного завода // Экология. 2013. № 2. С. 99–109.

Бельская Е.А., Воробейчик Е.Л. Изменение трофической активности филлофагов березы в районе воздействия Среднеуральского медеплавильного завода // Сибирский экологический журнал. 2015. № 3. С. 486–495.

Богачева И.А. Взаимоотношения насекомых-фитофагов и растений в экосистемах Субарктики. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 137 с.

Elton C.S. The ecology of invasions by animals and plants. London: Methuen, 1958. 181 pp.

Kozlov M., Fillipov B., Zubrij N., Zverev V. Abrupt changes in invertebrate herbivory on woody plants at the forest-tundra ecotone // Polar Biology. 2015. V. 38. № 7. P. 967–974.

Kirichenko N., Kenis M. Using a botanical garden to assess factors influencing the colonization of exotic woody plants by phyllophagous insects // Oecologia. 2016. V. 182. № 1. P. 243–252.

Najberek K., Solarz W., Chmura D. Do local enemies attack alien and native Impatiens alike? // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 2017. V. 86. № 4. P. 1–15.

Индивидуальная изменчивость факультативного охотничьего поведения у общественных видов грызунов

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

[1]Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск
[2]Новосибирский государственный университет, г. Новосибирск

Ключевые слова: *жирнохвостая песчанка, когтистая песчанка, охотничье поведение, поведенческие стереотипы, скальные полевки*

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

Охотничье поведение грызунов может служить хорошей моделью для проверки этой гипотезы. Известно, что у специализированных хищных видов, таких как кузнечиковые хомячки рода *Onychomys*, охотничье поведение не требует предварительного опыта и проявляется у всех особей по принципу «все и сразу» (Langley, 1986). Среди всеядных, зерноядных и зеленоядных видов охотничье поведение проявляется факультативно, т.е. не у всех особей (Резникова и др., 2014; Левенец и др., 2016). Охотничье поведение у общественных видов нехищных грызунов исследовалось до сих пор лишь у когтистой песчанки (*Meriones unguiculatus*) и каирской мыши (*Acomys cahirinus*) (Timberlake, Washburne, 1989). Социальный образ жизни этих грызунов, позволяющий смягчить давление естественного отбора, может повышать индивидуальную изменчивость их поведения (Kapeller et al., 2013).

В данной работе мы исследовали индивидуальную изменчивость стереотипов охотничьего поведения у пяти видов грызунов, ведущих социальный образ жизни. Охотничье поведение ранее было отмечено лишь для когтистой песчанки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2015–2018 гг. в лаборатории на пяти видах общественных грызунов: когтистых песчанках (*Meriones unguiculatus* Milne-Edwards, 1867) (n=37), жирнохвостых песчанках (*Pachyuromys duprasi* Lataste, 1880) (n=28) и трех видах скальных полевок (*Alticola* Blanford, 1881): ольхонских полевках (*Alticola olchonensis* Litvinov, 1960) (n=41), плоскочерепных полевках (*Alticola strelzowi* Kastschenko, 1899) (n=31) и тувинских полевках (*Alticola tuvinicus* Ognev, 1950) (n=39). К началу экспериментов 4 когтистых песчанки, 14 жирнохвостых песчанок, 11 ольхонских полевок, 6 плоскочерепных полевок и 16 тувинских полевок были взрослыми, возраст остальных животных варьировал от 1 до 4 мес. Когтистые песчанки были приобретены в зоомагазинах, тувинские и плоскочерепные полевки являются потомками первого и второго поколения диких животных, отловленных в Кош-Агачском районе Республики Алтай в 2015 г. и в Ширинском районе Республики Хакасия в 2014 г.; ольхонские полевки — потомки первого поколения и дикие животные, отловленные на о-вах Ольхон и Хубын оз. Байкал в 2016–2017 гг.

Когтистые песчанки содержались семейными группами в прозрачных аренах 135x70x50 см. Жирнохвостые песчанки содержались парами или поодиночке в клетках 40x30x20 см. Ольхонские, плоскочерепные и тувинские полевки содержались парами или семейными группами в клетках 55x39x27 см. Животные имели неограниченный доступ к воде и корму: зерносмеси, овощам и фруктам, в летнее время – свежему разнотравью. Рожденные в лаборатории животные до начала экспериментов не контактировали с насекомыми.

Для тестирования животных по одному помещали в прозрачную пластиковую арену 45x45x50 см, передерживали на ней в течение 5 мин., после чего предъявляли добычу: имаго и нимф старших возрастов мраморного (*Nauphoeta cinerea* Olivier, 1789) или туркменского тараканов (*Blatta lateralis* Walker, 1868). Средний размер насекомых 2.5–3 см. Поведение зверьков на арене фиксировали с помощью видеокамеры Sony Handycam DCR-SR68 (25 кадров/с). Наблюдения длились до начала поедания добычи или, если животное не охотилось, прекращали спустя 10 ми. Животных тестировали один раз в сутки 10 дней подряд (с двухдневным перерывом после 5-го дня). Эксперименты проведены с соблюдением правил проведения научных исследова-

ний с использованием экспериментальных животных, утвержденных распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 12000-№ 496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 № 22.

Полученные видеозаписи обрабатывали в программе The Observer XT 12.5, позволяющей преобразовывать поведение в последовательность из символов. Для описания поведения в качестве элементарной единицы были выделены элементарные двигательные акты и позы («элементы поведения») (Tinbergen, 1951). Поведенческой последовательностью мы называем произвольный набор последовательно совершаемых элементов поведения. Внутри поведенческих последовательностей, полученных для каждого вида, мы выделяем поведенческий стереотип, состоящий из устойчиво повторяющихся «цепочек» элементов поведения (подробно см. Резникова и др., 2014). Было выделено 19 элементов поведения, которые разделили на три типа: 1) «ключевые» элементы, без которых совершение стереотипа невозможно: сближение с добычей спокойным шагом (S) или бегом (Q), укус (W), захват добычи передними лапами (E); 2) «дополнительные» элементы («приготовления» к охоте и поеданию добычи), встречались не во всех стереотипах: принюхивание (D), перенос добычи в зубах (G), перехват добычи (R), откусывание конечностей добычи (H); 3) «шумовые» элементы не влияют на успешность совершения стереотипа: замирание (C), вертикальная стойка (I), стойка с опорой на арену (Y), чистка (X), поворот корпуса на 90° (V), разворот корпуса на 180° (B), поворот головы (F), прыжок (J) и движение назад (U).

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

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Стереотипы, заканчивающиеся поимкой и повреждением добычи, мы считали «успешными», а потерей добычи – «неуспешными». По содержанию ключевых элементов поведения стереотипы были разделены на «полные» (содержали все ключевые элементы) и «неполные» (выпадали некоторые ключевые элементы). Соотношение полноты и успешности стереотипов рассмотрено ниже.

На основании успешности проявляемого стереотипа особи каждого вида были разделены на четыре группы. «Прирожденные охотники» в первом же предъявлении успешно ловили и повреждали добычу, не теряя ее в процессе. Некоторые особи в первом предъявлении начинали охоту, но не ловили или упускали пойманную добычу; часть из них в последующих предъявлениях ловила и повреждала добычу – это особи с «достроившимся стереотипом», а другая часть за все десять предъявлений ни разу не довела охоту до поимки и повреждения добычи – это особи с «недостроившимся стереотипом». «Не-охотники» за все десять предъявлений ни разу не приступили к охоте.

Доли «прирожденных охотников» и особей с «достроившимся стереотипом» достоверно различаются только у когтистых песчанок и тувинских полевок, доли особей с «недостроившимся стереотипом» у всех пяти видов одинаковы, а доля «не-охотников» у тувинских полевок ниже (5.1 %, $p < 0.01$), чем у жирнохвостых песчанок (36.8 %), когтистых песчанок (40.6 %) и ольхонских полевок (53.6 %).

На основании рассчитанных матриц вероятностей переходов между элементами поведения в поведенческих последовательностях были построены схемы охотничьего стереотипа (рис. 1–3). На схемах тонкой пунктирной линией обозначены некоторые неустойчивые, но важные для совершения стереотипа связи ($p < 0.2$), простой линией – устойчивые связи ($0.2 \leq p < 0.5$), жирной линией – высокоустойчивые связи ($p \geq 0.5$). В квадратных скобках указаны дополнительные элементы; шумовые элементы в схему стереотипа не вносили.

Среди скальных полевок успешный стереотип у «прирожденных охотников» (рис. 1а–в) по общей структуре сходен с таковым у ранее исследованных нами видов грызунов – серых крыс, полевых мышей, узкочерепных полевок (Левенец и др., 2016). Стереотип начинается с преследования добычи бегом (Q) или спокойным шагом (S). Затем могло следовать принюхивание (D). Далее следует укус (один или несколько подряд) (W), после чего животное либо сразу захватывает добычу обеими передними лапами (E) для поедания, либо переносит ее в зубах (G) и только после этого захватывает передними лапами (E), после чего может манипулировать с ней — перехватывать (R) или откусывать конечности добычи (H).

Успешный стереотип «прирожденных охотников» у когтистых и жирнохвостых песчанок (рис. 1г–д) отличается от стереотипа скальных полевок и сходен с таковым у исследованных ранее хомячков Кэмпбелла (Левенец и др., 2016, 2019): после сближения с добычей (Q или S) и принюхивания (D) с большей вероятностью следует захват добычи передними лапами (E). Такой способ захвата является чертой, более характерной для специализированных хищных

видов. На примере северного кузнечикового хомячка было показано, что начало атаки с захвата добычи лапами является одним из показателей хищнической специализации (Langley, 1994). Эти данные дают основание считать охотничий стереотип песчанок более эволюционно продвинутым по сравнению со стереотипом скальных полевок.

Успешный «достроившийся стереотип» у скальных полевок (рис. 2а–в) и жирнохвостых песчанок (рис. 2д) по составу и порядку совершения элементов существенно не отличается от стереотипа «прирожденных охотников» у каждого из этих видов. Можно предположить, что у этих животных в развитии охотничьего стереотипа большую роль играет не вклад индивидуального опыта, а созревание и развертывание врожденных программ поведения, что характерно также для сирийских хомяков (Polsky, 1977) и белоногих хомячков (Kreiter, Timberlake, 1988).

Успешный «достроившийся стереотип» у когтистых песчанок (рис. 2г) отличается от стереотипа «прирожденных охотников»: животные с равной вероятностью начинают атаку как с захвата лапами (E), так и с укуса (W), то есть наравне с «продвинутым» началом охоты с захвата добычи передними лапами, песчанки с «достроившимся стереотипом» также демонстрируют более «примитивный» тип атаки, начинающийся с захвата зубами (Eisenberg, Leyhausen, 1972, цит. по Левенец и др., 2016). Таким образом, среди когтистых песчанок животные, умевшие охотиться изначально, и животные, научившиеся охотиться в процессе тестирования, охотятся по-разному.

«Недостроившийся» стереотип скальных полевок (рис. 3а–в) по составу и порядку элементов практически не отличается от стереотипа «прирожденных охотников»: после сближения (Q или S) и возможного принюхивания (D) следует захват добычи зубами (W), после чего животное чаще всего не захватывает добычу передними лапами (E): таким образом оно не может перейти к ее поеданию, и стереотип обрывается.

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

Сравнение долей различных типов элементов поведения в полученных стереотипах (рис. 4) показало достоверные различия между успешными и неуспешными стереотипами у четырех из пяти изученных видов. Как видно из рисунка, у всех видов, исключая плоскоче-

репную полевку, в успешных стереотипах шумовых элементов меньше, а дополнительных больше, чем в неуспешных. Можно предположить, что дополнительные элементы – принюхивания, переносы добычи в зубах, перехваты и откусывание конечностей добычи – играют важную роль в успехе стереотипа, тогда как шумовые элементы, напротив, мешают его реализации.

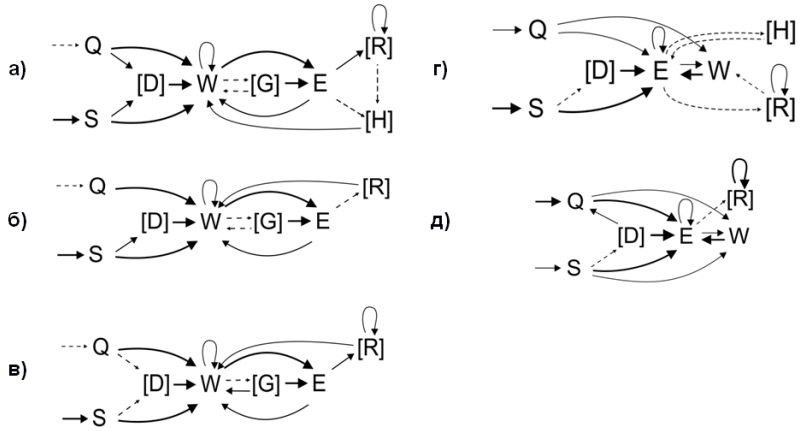


Рис. 1. Схемы успешного стереотипа «прирожденных охотников»: а) тувинских полевок, б) плоскочерепных полевок, в) ольхонских полевок, г) когтистых песчанок, д) жирнохвостых песчанок.

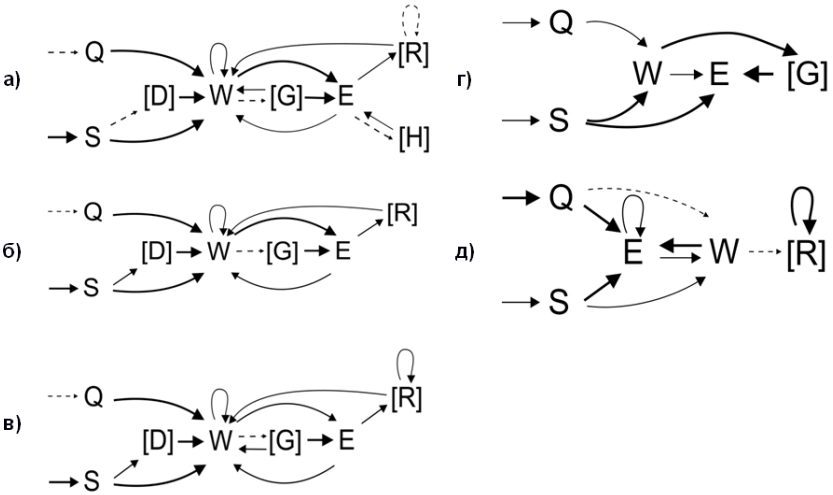


Рис. 2. Схемы успешного стереотипа особей с достроившимся стереотипом а) тувинских полевок, б) плоскочерепных полевок, в) ольхонских полевок, г) когтистых песчанок, д) жирнохвостых песчанок.

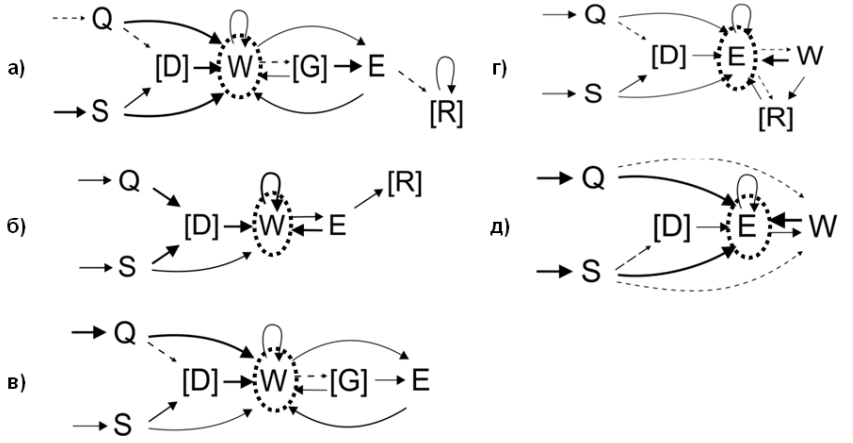


Рис. 3. Схема неуспешного стереотипа особей с недостроившимся стереотипом у а) тувинских полевок, б) плоскочерепных полевок, в) ольхонских полевок, г) когтистых песчанок, д) жирнохвостых песчанок. Жирной пунктирной линией выделен элемент, после которого чаще всего следует потеря добычи.

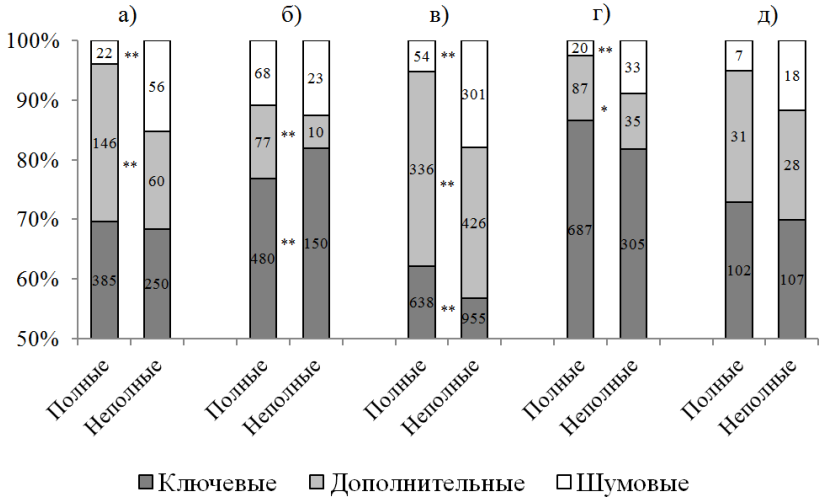


*Рис. 4. Доли элементов в успешных и неуспешных стереотипах а) когтистой песчанки, б) жирнохвостой песчанки, в) тувинской полевки, г) ольхонской полевки, д) плоскочерепной полевки. * — значимое отличие успешных и неуспешных стереотипов по точному критерию Фишера при p<0.05; ** – при p<0.01.*

У скальных полевок все успешные стереотипы являются полными, т.е. содержат все ключевые элементы: мы не зафиксировали ни одного неполного стереотипа полевок, который закончился бы поимкой и по-

вреждением добычи (рис. 5). У песчанок ситуация иная: 21 неполный стереотип когтистых песчанок и 13 неполных стереотипов жирнохвостых песчанок закончились поимкой и повреждением добычи. Это связано с особенностями охотничьего стереотипа песчанок: в отличие от скальных полевок: песчанки могут начать атаку на добычу с действия передними лапами, и при успешном захвате добычи могут перейти сразу к поеданию, не нанося жертве дополнительных укусов. Таким образом, «укус» – ключевой элемент для стереотипов скальных полевок – не является обязательным для песчанок. Как и структура стереотипа, это также свидетельствует об эволюционной продвинутости охотничьего поведения песчанок.

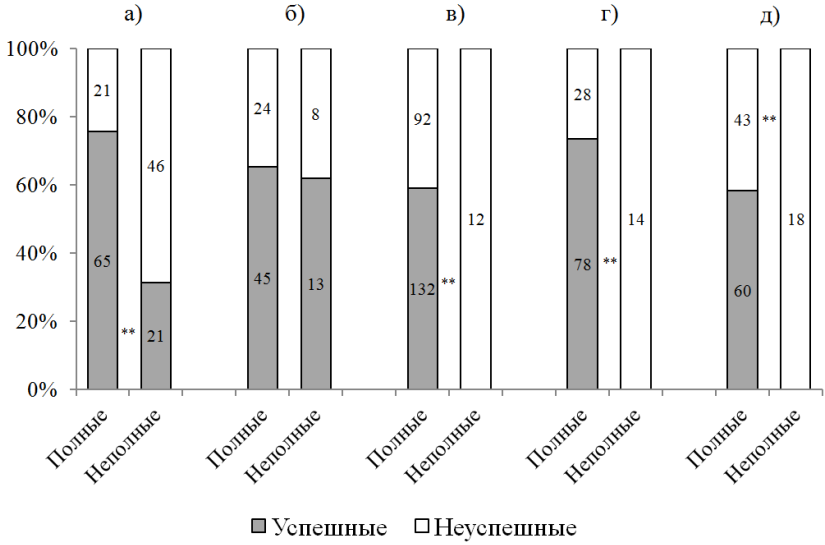


*Рис. 5. Доли полных и неполных среди успешных и неуспешных стереотипов а) когтистой песчанки, б) жирнохвостой песчанки, в) тувинской полевки, г) ольхонской полевки, д) плоскочерепной полевки. ** — значимое отличие полных и неполных стереотипов по точному критерию Фишера при p<0.01.*

ВЫВОДЫ

1. Стереотипы охотничьего поведения когтистой (*M. unguiculatus*) и жирнохвостой песчанок (*P. duprasi*), тувинской (*A. tuvinicus*), плоскочерепной (*A. strelzowi*) и ольхонской полевок (*A. olchonensis*) изменчивы: есть как полные стереотипы, содержащие все ключевые элементы, так и неполные, в которых какие-то ключевые элементы отсутствуют. На основании успешности проявляемых стереотипов были выделены «прирожденные охотники», особи с «достроившимся стереотипом», особи с «недостроившимся стереотипом» и «не-охотники». Все четыре

группы характерны для всех исследованных видов кроме жирнохвостых песчанок и ольхонских полевок, у которых не выявлены особи с «недостроившимся стереотипом».

2. По структуре охотничьи стереотипы скальных полевок близки к стереотипам ранее иследованных видов мышевидных грызунов, а стереотипы песчанок близки к стереотипам хомячка Кэмпбелла и хищных кузнечиковых хомячков, что свидетельствует об их эволюционной продвинутости.

3. У когтистой песчанки «прирожденные охотники» и особи с «достроившимся стереотипом» охотятся по-разному: их стереотипы различаются порядком ключевых элементов и вероятностями переходов между ними. У жирнохвостой песчанки и скальных полевок эти различия незначительны.

4. Сравнение долей различных типов элементов поведения в полученных стереотипах показало, что дополнительные элементы играют важную роль в успехе стереотипа, тогда как шумовые, напротив, мешают его реализации.

5. У скальных полевок все успешные стереотипы являются полными, т.е. содержащими все ключевые элементы. У песчанок, в связи с особенностями структуры стереотипа, даже стереотип без ключевого элемента «укус» может закончиться поимкой и повреждением добычи, т.е. ключевой элемент стереотипа скальных полевок не обязателен для песчанок.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность д.б.н. Ю.Н. Литвинову, к.б.н. Н.В. Лопатиной и коллективам лаборатории экологии сообществ позвоночных животных и лаборатории структуры и динамики популяций ИСиЭЖ СО РАН за предоставление скальных полёвок и научные консультации.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

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

Левенец Я.В., Пантелеева С.Н., Резникова Ж.И. и др. Экспериментальный сравнительный анализ охотничьего поведения четырех видов хомячков подсемейства Critecinae // Зоологический журнал. 2019. Т. 98. № 6. С. 673–683.

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

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

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

Kappeler P.M., Barrett L., Blumstein D.T., Clutton-Brock T.H. Constraints and flexibility in mammalian social behaviour: introduction and synthesis // Philosophical Transactions of The Royal Society B Biological Sciences. 2013. V. 368(1618). P. 1–10.

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

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

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

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

Polsky R.H. The ontogeny of predatory behaviour in the golden hamster (*Mesocricetus a. auratus*): I. The influence of age and experience // Behaviour. 1977. V. 61. P. 26–57.

Timberlake W., Washburne D.L. Feeding ecology and laboratory predatory behavior toward live and artificial moving prey in seven rodent species // Animal Learning & Behavior. 1989. V. 17. № 1. P. 2–11.

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

Всхожесть семян местных растений не подавляется в почвах из-под зарослей инвазивного *Acer negundo*

О.С. Рафикова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: *аллелопатия, инвазивные растения, всхожесть семян, индекс прорастания, Acer negundo*

Один из предполагаемых механизмов проникновения инвазивных растений в аборигенные сообщества – эффекты обратной связи растение–почва (plant–soil feedback) (Bever, 1994; Bever et al., 1997). Аллелопатия, в частности видоспецифичная экссудация токсичных химических соединений из корней, является одним из механизмов обратной связи растение–почва (Inderjit et al., 2011). Считается, что некоторые инвазивные виды могут получить конкурентное преимущество благодаря высвобождению соединений, уникальных для подвергшегося инвазии сообщества (Weidenhamer, Callaway, 2010). Это свидетельствует о потенциально важной роли аллелопатических взаимодействий в механизмах растительных инвазий.

Влияние чужеродных видов на всхожесть семян аборигенных видов в основном изучалось в лабораторных условиях с использованием тканевых экссудатов. Остается непроверенным тот факт, трансформируется ли обнаруживаемая таким образом фитотоксичность в аллелопатические эффекты в реальных экологических условиях (Jandova et al., 2015). Поэтому актуальна экспериментальная проверка гипотезы об изменении всхожести семян в почвах из-под зарослей инвазивных растений.

Цель работы – проверить в вегетационном эксперименте гипотезу о подавлении всхожести семян аборигенных растений в почвах из-под зарослей инвазивного *Acer negundo* L.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Acer negundo L. – клен ясенелистный, листопадное дерево семейства Sapindaceae. Это дерево можно часто видеть в парках и вдоль дорог на улицах г. Екатеринбурга. Его первичный ареал находится в Северной Америке. Считается, что во вторичном ареале он представляет угрозу биологическому разнообразию вплоть до полного вытеснения мест-

ных видов из трансформированных сообществ. *Acer negundo* занесен в «Черную книгу флоры Средней России» (Виноградова и др., 2009). В качестве модельных видов выбраны типичные местные травянистые растения *Festuca rubra* L. и *Trifolium repens* L., местный древесный вид *Pinus sylvestris* L., и *Acer negundo*– для изучения влияния вида на всхожесть собственных семян.

Модельные растения выращивали на почве: 1) из густых зарослей инвазивного *A. negundo* («An+»); 2) отобранной вне зарослей *A. negundo* («An–»). Было три участка в г. Екатеринбурге, где почва отобрана в обоих вариантах – участок на ул. Селькоровская между автомобильной и железной дорогами; участок по адресу пер. Базовый, д. 54; участок в районе пос. Кольцово вдоль Арамильского тракта между автомобильной стоянкой и заброшенным садовым участком, заросшим кленом.

В качестве отрицательного контроля использовали загородный луг, загородный лес и лесопарк («Контроль»). Загородный разнотравно-злаковый луг в нижней части полого склона расположен вблизи южной границы агломерации г. Екатеринбурга в пос. Широкая Речка. Загородный лес расположен на возвышенности через дорогу от загородного луга; лесопарк – Юго-Западный лесопарк в г. Екатеринбурге.

Общая схема включала 9 вариантов: три участка по два варианта плюс три участка отрицательного контроля по одному варианту. На каждом участке в каждом варианте почву отбирали в двух повторностях. В почве каждой повторности выращивали каждый из четырех тестовых видов. Всего было 72 сосуда. В нестерилизованную почву высевали по 50 семян *A. negundo* и по 100 семян других видов в сосуд. Всхожесть фиксировали с 3 по 21 сутки. Продолжительность выращивания растений – 56 сут (13 июля – 7 сентября 2018 г.). Статистический анализ выполнен с использованием ANOVA, учетной единицей был вегетационный сосуд.

Для анализа процесса прорастания семян использован показатель «индекс прорастания» (GI), который рассчитывается по следующей формуле (Aosa, 1983; Ranal, Santana, 2006):

$$\mathrm{GI} = \sum(\mathrm{GT/Tt}) = \left[\frac{\text{No. of germinated seeds}}{\text{Days of first count}}\right] + \ldots + \left[\frac{\text{No. of germinated seeds}}{\text{Days of final or last count}}\right]$$

, где No. of germinated seeds – число проросших семян в выбранные сутки учета; Days of first count – номер суток первого учета (со дня посева); Days of final or last count – номер суток финального или последнего учета.

Индекс прорастания отражает не только число всходов к концу периода учета, но и позволяет сделать вывод о динамике прорастания. Если в последний срок учета у разных видов будет одинаковое число

проросших семян, это ничего не скажет о динамике прорастания. Но GI при этом будет различаться. Высокие значения GI соответствуют раннему и дружному прорастанию семян. При медленном прорастании в течение периода наблюдений значения GI будут низкими.

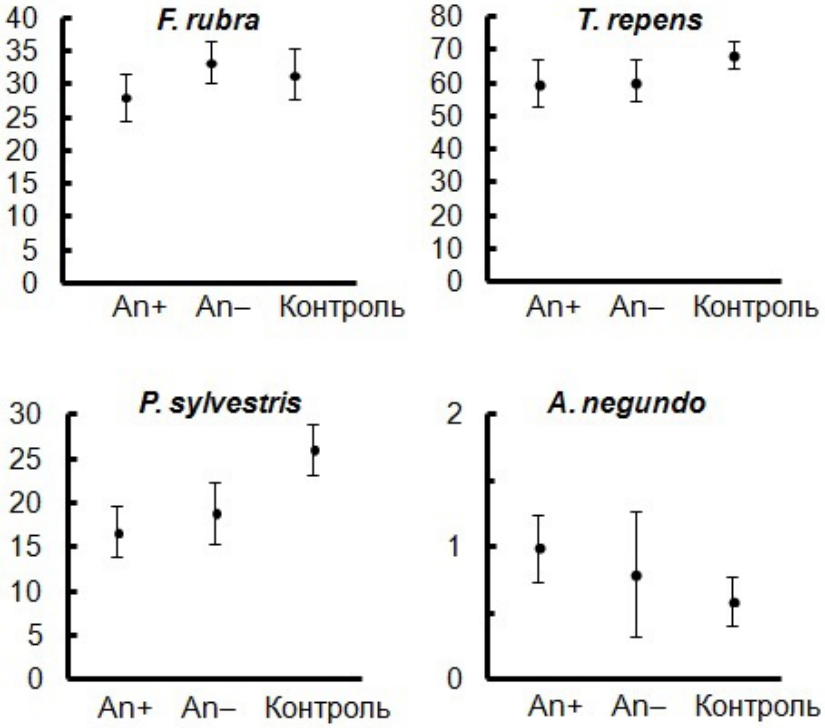


Рисунок. Индекс прорастания на 21-е сутки.«An+» и «An–» – варианты с Acer negundo и без него; точка – среднее, интервалы – SE.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Не выявлено статистически значимых различий GI в зависимости от варианта опыта (см. рис.). Значимость различий для фактора «вариант опыта» в двухфакторном ANOVA (факторы: вариант опыта; модельный вид) была $F_{(2, 60)} = 1.85$; $p = 0.1667$. Наименьшие значения GI были в вариантах с почвой из-под *A. negundo* (27±5), больше – при отсутствии *A. negundo* в городских местообитаниях (29±5) и самые высокие – в отрицательном контроле (32±5). Однако контрасты средних между вариантами опыта настолько малы, что нет оснований предполагать влияние *A. negundo* на изменчивость значений GI.

При анализе каждого вида по отдельности также не обнаружено значимых различий. В однофакторном ANOVA (фактор: вариант опыта) значимость различий была следующая: *F. rubra* – $F_{(2, 15)} = 0.57$; $p = 0.5747$; *T. repens* – $F_{(2, 15)} = 0.59$; $p = 0.5664$; *P. sylvestris* – $F_{(2, 15)} = 2.46$; $p = 0.1190$; *A. negundo* – $F_{(2, 15)} = 0.37$; $p = 0.6945$.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате вегетационного эксперимента гипотеза о подавлении всхожести аборигенных растений в почвах из зарослей инвазивного *Acer negundo* не подтверждена. Анализ индекса прорастания для всех модельных видов в целом и отдельно у каждого вида не выявил подавления всхожести в почвах из-под зарослей *A. negundo*. Не обнаружено аутоингибирования или аутостимулирования прорастания *A. negundo* в почвах из-под этого же вида. Эти данные согласуются с результатами вегетационного эксперимента 2016г., показавшего, что аллелопатическая активность почв из-под крон *A. negundo* не отличается от активности почв в местообитаниях без него и не подавляет всхожесть аборигенных видов (Рафикова, Екшибаров, 2016).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор, выражает благодарности д.б.н. Д.В. Веселкину (ИЭРиЖ УрО РАН), к.б.н. О.А. Киселевой (Ботанический сад УрО РАН), а также Е.Д. Екшибарову, С.О. Масловой и А. Ганему.

Проект выполнен в рамках государственного задания ИЭРиЖ УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

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

Aosa I. Seed vigor testing handbook // Association of Official Seed Analysts. Contribution.1983. № 32. P. 88.

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

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

Inderjit, Wardle, D.A., Karban, R., Callaway, R.M. The ecosystem and evolutionary contexts of allelopathy // Trends in Ecology & Evolution. 2011. Vol. 26. №. 12. P. 655–662.

Jandová K., Dostál P., Cajthaml T. Searching for *Heracleum mantegazzianum* allelopathy in vitro and in a garden experiment // Biological invasions. 2015. V. 17. № 4. P. 987–1003.

Ranal M.A., Santana D.G. How and why to measure the germination process?// Brazilian Journal of Botany. 2006. V. 29. № 1.P. 1–11.

Wardle D.A., Karban R., Callaway R.M. The ecosystem and evolutionary contexts of allelopathy // Trends in ecology & evolution. 2011. V. 26. № 12. P. 655–662.

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

Сопоставление NDVI и наземных данных по надземной фитомассе и содержанию хлорофиллов в районе Карабашского медеплавильного завода

П.О. Сёмин[1], И.А. Сморкалов[2]

[1]Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург
[2]Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: *дистанционное зондирование Земли, КМЗ, фитомасса, хлорофилл, NDVI*

Мониторинг фитомассы в районах промышленного загрязнения важен в экономическом и научном отношении: он позволяет определить изменение запасов природных ресурсов и оценить приходную часть углеродного цикла экосистем (Усольцев и др., 2012). Наземные методы определения фитомассы являются трудоёмкими и дорогостоящими, имеют небольшой пространственный охват, а также не позволяют изучать состояние растительности в прошлом. Дистанционные методы, использующие данные спутникового зондирования, считаются относительно дешёвыми и лёгкими. По одному снимку можно получить информацию о растительном покрове на тысячах квадратных километров, а долгосрочные временные серии снимков дают возможность проводить ретроспективный анализ (Kumar et al., 2015).

Ранее было установлено, что в районе Карабашского медеплавильного завода (КМЗ) фитомасса берёзы повислой (*Betula pendula* Roth) положительно коррелирует с NDVI (нормализованный разностный индекс растительности), однако предсказательная сила полученной модели была невелика ($R^2 = 0.33$) (Сморкалов, 2016). Мы предположили, что есть ещё неучтенный фактор, влияющий на NDVI, — это содержание хлорофиллов в листьях. Цель данного исследования — оценить связь фитомассы и NDVI в градиенте загрязнения, определить влияние учета содержания хлорофиллов на эту связь.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работы провели 6 августа 2018 г. в берёзовых лесах к югу от КМЗ на 15 пробных площадях размером 25×25 м (5 удалений от источника загрязнения: 4, 9, 12, 26 и 27 км, 3 площади на удаление).

Собирали по 3 смешанные пробы листвы с 5–6 деревьев на каждой пробной площади. Пробы собрали со всех сторон кроны с высоты 5–6 м. Содержание хлорофиллов определяли спектрофотометрически с экстракцией 95 %-ным этанолом. Результаты пересчитывали на сухой вес. Всего проанализировали 45 проб.

Использовали снимок со спутника Sentinel-2A от 6 августа 2018 г., атмосферную коррекцию проводили с помощью Sen2Cor 2.5.5. NDVI рассчитывали в QGIS 3.4 по формуле NDVI = (NIR – Red) / (NIR + Red), где NIR и Red — инфракрасный и красный каналы соответственно. Значения NDVI извлекали по координатам центра пробной площади.

Данные о фитомассе использованы из работы В.А. Усольцева с соавт. (2012), регрессионный анализ проводили в R 3.4.4, учётная единица — пробная площадь.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

NDVI положительно и статистически значимо коррелирует с общей фитомассой берёзы (рис. 1), однако коэффициент детерминации линейной модели небольшой, что согласуется с результатом, полученным ранее (Сморкалов, 2016). Также NDVI положительно и статистически значимо коррелирует с суммарным содержанием хлорофилла в листьях берёзы, но коэффициент детерминации линейной модели тоже небольшой (рис. 2). Качество линейной модели, в которой зависимая переменная — NDVI, а предикторы — общая фитомасса и суммарное содержание хлорофиллов, немного выше (скорректированный $R^2 = 0.44$), однако оба предиктора статистически не значимы. Линейная модель, предсказывающая NDVI по общей фитомассе и суммарному содержанию хлорофиллов и учитывающая взаимодействие этих предикторов, наиболее качественная из четырёх рассмотренных: скорректированный $R^2 = 0.63$, при этом все предикторы статистически значимы (рис. 3).

ВЫВОДЫ

1. Подтверждена положительная взаимосвязь между NDVI и фитомассой, обнаружена взаимосвязь NDVI с суммарной концентрацией хлорофиллов a и b в листве, однако предсказательная сила моделей невелика (скорректированный $R^2 = 0.37$ и 0.39 соответственно).
2. Модель, учитывающая величину фитомассы, концентрацию хлорофиллов и взаимодействие этих предикторов, объясняет 63% изменчивости NDVI. Таким образом, в значение NDVI вносят вклад как фитомасса, так и концентрация хлорофиллов.

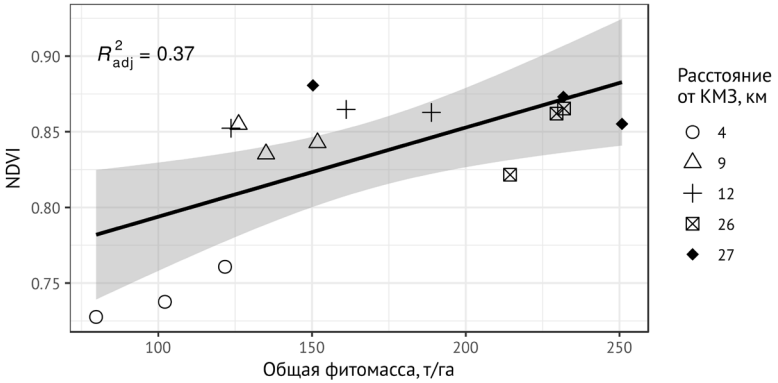


Рис. 1. Связь общей фитомассы и NDVI

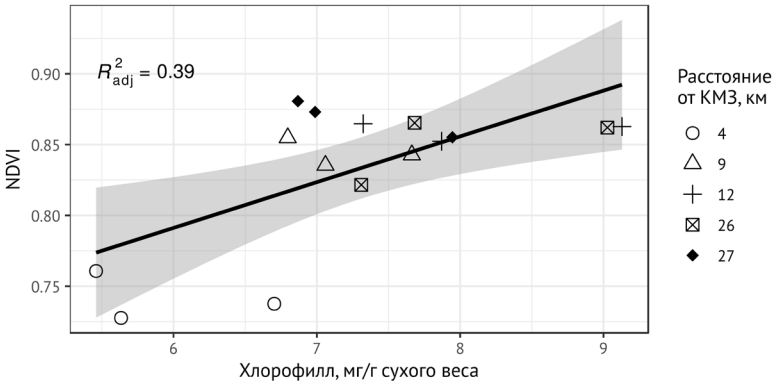


Рис. 2. Связь содержания хлорофиллов и NDVI

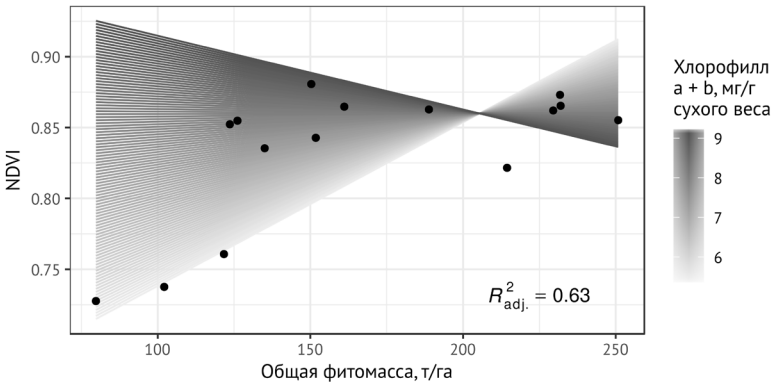


Рис. 3. Взаимосвязь общей фитомассы, содержания хлорофилла и NDVI

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Сморкалов И.А. Связь NDVI с надземной фитомассой и продуктивностью лесных экосистем в градиенте промышленного загрязнения // Аэрокосмические методы и геоинформационные технологии в лесоведении, лесном хозяйстве и экологии : доклады VI Всерос. конф. М.: ЦЭПЛ РАН, 2016. С. 143–147.

Усольцев В.А., Воробейчик Е.Л., Бергман И.Е. Биологическая продуктивность лесов Урала в условиях техногенного загрязнения: исследование системы связей и закономерностей. Екатеринбург: УГЛТУ, 2012. 366 с.

Kumar L., Priyakant S, Subhashni T. et al. Review of the use of remote sensing for biomass estimation to support renewable energy generation // Journal of Applied Remote Sensing. 2015. V. 9(1). P. 1–28.

Плейстоцен-голоценовые полевки (Rodentia, Arvicolinae) родов *Clethrionomys* и *Craseomys* Дальнего Востока (на примере пещеры Тетюхинская)

А.О. Усольцева[1,2], М.А. Фоминых[1]

[1]Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург
[2]Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург

Ключевые слова: лесные полевки, Дальний Восток, моляры, морфологические характеристики, тафономия

Основным источником информации по истории формирования биоты четвертичного периода Дальнего Востока являются рыхлые отложения пещер. Тетюхинская пещера расположена на восточном склоне Среднего Сихотэ-Алиня (44°35´N, 135°36´E). В материале, полученном в результате палеонтологических раскопок в 2015 году, был найден комплекс костных остатков позднего плейстоцена и голоцена (Косинцев и др., 2016). Наряду с крупными имеются остатки мелких млекопитающих, среди которых наиболее многочисленны остатки лесных полевок.

В современной материковой и островной фауне Дальнего Востока представлены три вида лесных полевок: красно-серая (*Craseomys rufocanus*), темная красно-серая (*Craseomys rex*) и красная (*Clethrionomys rutilus*), которые характеризуются экологической спецификой и выраженными биотопическими преференциями. В связи с этим данные, полученные по лесным полевкам из пещерных отложений, могут служить основой как для реконструкции природных условий, так и для решения тафономических задач (Бородин, 1992).

Основными источниками накопления остатков мелких млекопитающих в Тетюхинской пещере, по мнению автора раскопок д.б.н. М.П. Тиунова (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН), являлись погадки обыкновенного филина, жизнедеятельность мелких куньих и барсуков. Роющая деятельность барсуков привела к переотложению (перемешиванию) костных остатков разного возраста, что крайне осложнило тафономическую структуру и стратиграфию отложений в пещере. Цель данной работы: оценить влияние сложной стратиграфии и тафономической структуры пещерных отложений на гетерогенность исследуемого материла – ископаемых остатков лесных полевок родов *Craseomys* и *Clethrionomys*.

Изучен ископаемый материал из двух шурфов (С и 2) на глубинах от 0 до 170 см (в пределах условных горизонтов по 10 см). Всего изучено 842 первых нижних моляра (m1). Определение видовой принадлежности ископаемых остатков осуществляли по размерно-морфотипическим характеристикам моляров с учетом их онтогенетической стадии на основании критериев, разработанных в ходе анализа морфологических признаков современных видов лесных полевок (Бородин, 2012). Онтогенетические стадии определялись на основе степени сформированности или стертости жевательной поверхности и выраженности корней (согласно подходу М.А. Фоминых, 2011). Статистическая обработка данных выполнена в программе STATISTICA 8.0. Сравнение соотношения онтогенетических стадий в разных группах прокрашенности проведено с помощью критерия Краскела-Уоллиса. Критическим уровнем значимости приняли $p < 0.05$.

В ходе видовой диагностики обнаружено, что большинство моляров принадлежит *C. rufocanus* и *Cl. rutilus* (рис. 1). Выявлено, что моляры *C. rufocanus* (779 m1) существенно преобладают по сравнению с *Cl. rutilus* (45 m1) во всех группах прокрашенности и по всей глубине отложений. Среди моляров, которые было сложно идентифицировать, найдены уклоняющиеся морфотипы в пределах описанных видов – ex gr. *C. rufocanus* (11 m1) и ex gr. *Cl. rutilus* (6 m1). Обнаружены четыре m1, морфотипически сходные с *C. rex* – близкого вида красно-серой полевки (см. рис. 1), но в настоящий момент обитающего только на о. Сахалин, Малых Курильских и нескольких Японских островах (Kaneko et al., 1998; Shenbrot, Krasnov, 2005; Abramson et al., 2009). Проведенные морфотипический и морфометрический анализ (согласно схеме по: Бородин и др., 2012) подтвердили, что обнаруженные нами первые нижние моляры характеризуются признаками, более характерными для современных *C. rex*: наличие слияний дентиновых полей на уровне основания антероконида и основных треугольников, а также относительно простой по форме антероконид, не усложненный входящими лингвальным и/или буккальным углами, головка антероконида может быть скошена в заднебуккальном направлении, дентиновые тракты достигают жевательной поверхности на ранней (4-й) стадии онтогенеза зуба. Полученные данные требуют дальнейшего изучения с привлечением сравнительного материала по современным красно-серым полевкам, обитающим на материковой и островной частях Дальнего Востока, а также анализ других категорий моляров из ископаемых отложений пещеры Тетюхинская. Единственный m1 древней формы – поздний Mimomys обнаружен на глубине 80–90 см в шурфе С (см. рис. 1).

Изученные нами костные остатки из пещеры Тетюхинская имеют разную окраску по всей толще отложений: от очень светлых до практи-

чески черных. Считается (Струкова и др., 2006), что прокрашенность костей (зубов) зависит от условий захоронения и времени пребывания в толще. Мы выделили 4 группы по степени прокрашенности. Для оценки степени переотложенности был проведен анализ соотношения разных групп прокрашенности моляров лесных полевок в зависимости от глубины. Как в верхних, так и в более глубоких слоях встречены и белые, и черные моляры, что свидетельствует о значительной перемешанности исследуемого материала (рис. 2). При делении на две группы по прокрашенности (белые m1 и все остальные – светлые, темные и черные моляры) прослеживается динамика уменьшения белых моляров с глубиной, в более глубоких горизонтах количество светлых и темных моляров приблизительно равно. Однако мы считаем, что выделение естественных горизонтов в данном местонахождении бесперспективно по причине значительной гетерогенности материала.

Рис. 1. Жевательная поверхность m1 из Тетюхинской пещеры: 1 – Craseomys rufocanus; 2 – Craseomys rex; 3 – Clethrionomys rutilus; 4 – Mimomys sp.

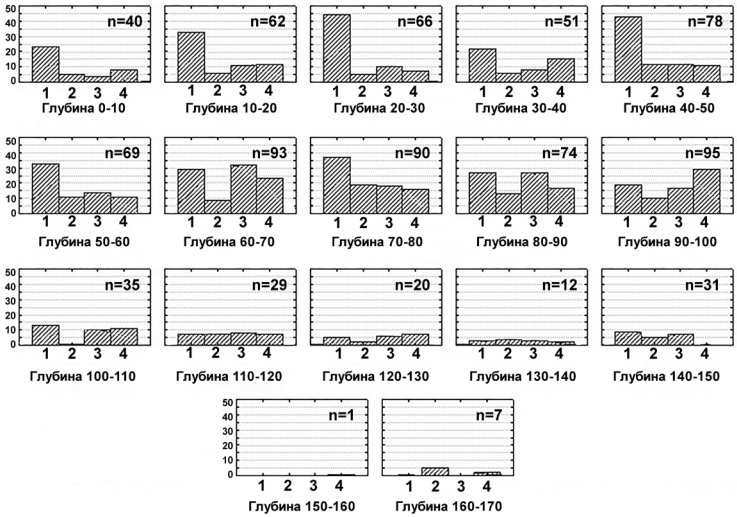


Рис. 2. Соотношение четырех групп прокрашенности m1 C. rufocanus на разных глубинах.

Проанализировано соотношение возрастных (онтогенетических) стадий m1 *C. rufocanus* в разных группах прокрашенности. Выявлено, что во всех цветовых группах онтогенетические стадии распределены одинаково: большинство приходится на 4-ю и 5-ю стадии (входящие углы в альвеолярные части моляров не замкнуты или уже имеется альвеолярная полость с бугорками) и на 8-ю стадию (ясно выраженные корни, занимающие ½ длины зуба) ($H_{(3;\ 207)} = 2.37$; $p = 0.5$). Это может свидетельствовать о наличии стабильных факторов накопления данных остатков.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность д.б.н. М.П. Тиунову (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) за предоставленный для исследования материал из пещеры Тетюхинская и д.б.н., зав. лаб. филогенетики и биохронологии А.В. Бородину (Институт экологии растений и животных УрО РАН), а также нашим коллегам по лаборатории за всестороннюю помощь во время работы с ископаемым материалом, ценные замечания и поддержку при подготовке доклада и материалов конференции.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 18-04-00327, 19-04-00966).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бородин А.В. Возможности использования соотношения видов полевок рода *Clethrionomys* Tilesius (1850) при палеофаунистических исследованиях // История современной фауны Южного Урала. Свердловск, 1992. С. 87–97.

Бородин А.В. Полевки (Arvicolinae, Rodentia) Урала и Западной Сибири (эоплейстоцен–современность): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 2012. 24 с.

Бородин А.В., Фоминых М.А., Тиунов М.П. Морфологическая дифференциация *Clethrionomys rufocanus* Sundevall, 1846 и *Clethrionomys rex* Imaizumi, 1971 (Arvicolinae, Rodentia) в зоне симпатрии на Дальнем Востоке // Доклады РАН. 2012. Т. 447. №. 5. С. 575–575.

Косинцев П.А. и др. Первая находка гималайского медведя (Carnivora, Ursidae, *Ursus (Euarctos) thibetanus* G. Cuvier, 1823) в позднем плейстоцене северной Евразии // Доклады РАН. 2016. Т. 471. № 3. С. 368–370.

Струкова Т.В и др. Первые находки фауны млекопитающих в аллювиально спелеогенных образованиях позднего неоплейстоцена и голоцена северного Урала (Черемухово 1) // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2006. Т. 14. № 1. С. 98–108.

Фоминых М.А. Изменчивость краниальных и одонтологических признаков лесных полевок (род *Clethrionomys*) Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2011. 21 с.

Abramson N.I., Abramov A.V., Baranova G.I. New species of red-backed vole (mammalia: rodentia: cricetidae) in fauna of Russia // Proceedings of the Zoological Institute. 2009. V. 313. №. 1. P. 3–9.

Kaneko Y. et al. The biology of the vole Clethrionomys rufocanus: a review // Population Ecology. 1998. V. 40. №. 1. P. 21–37.

Shenbrot G.I, Krasnov B.R. Atlas of the geographic distribution of the arvicoline rodents of the world (Rodentia, Muridae: Arvicolinae). Sofia: Pensoft, 2005. 336 pp.

Изучение морфофункциональных особенностей чешуек из разных областей дорзальной поверхности переднего крыла самцов лимонницы (*Gonepteryx rhamni* L.) (Lepidoptera: Pieridae)

Ю.М. Чибиряк[1], Е.Ю. Захарова[2]

[1]МАОУ лицей № 110, г. Екатеринбург
[2]Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: изменчивость, сканирующий электронный микроскоп, скрытый крыловой рисунок, чешуйки, Gonepteryx rhamni

Современное развитие технологий привело к созданию различных искусственных материалов и устройств на основе знаний морфофункциональных особенностей живых объектов. Чешуйки крыльев Lepidoptera – удобная, широко используемая модель при создании некоторых типов солнечных батарей, газовых сенсоров, красок и светоотражающих пленок (Кричевский, 2010; Jucusic, Sembles, 2003; Gu et al., 2015). Практическая значимость знаний об ультраструктуре чешуек крыльев обусловила значительный интерес и достаточную степень их изученности к настоящему времени. Так, описаны три механизма светоотражения в чешуйках: в ультрафиолете свет отражается верхними слоями чешуйки, в видимой части спектра свет поглощается и отражается пигментными гранулами, а при большей длине волны свет рассеивается нижними слоями чешуйки (Wilts et al., 2011). Таким образом, изучение особенностей строения и функционирования чешуек крыльев Lepidoptera необходимо и актуально.

В качестве объекта исследования был выбран один из наиболее интересных с точки зрения изучения вопросов полового диморфизма, изменчивости окраски и скрытого крылового рисунка вид чешуекрылых насекомых – лимонница (*Gonepteryx rhamni* L.) (Pieridae). Ранее нами были описаны особенности окраски билатерального гинандроморфа, половые различия размеров и формы чешуек лимонницы с учетом скрытого крылового рисунка (Чибиряк, Захарова, 2017, 2018).

Цель настоящей работы –изучение морфофункциональных особенностей чешуек дорзальной поверхности крыльев самцов лимонницы в разных областях УФ.

Были поставлены следующие задачи:

1. Изучить морфологическую изменчивость чешуек в зависимости от места расположения на переднем крыле самцов лимонниц с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ).
2. Описать характер расположения чешуек в разных областях УФ на передних крыльях самцов лимонницы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

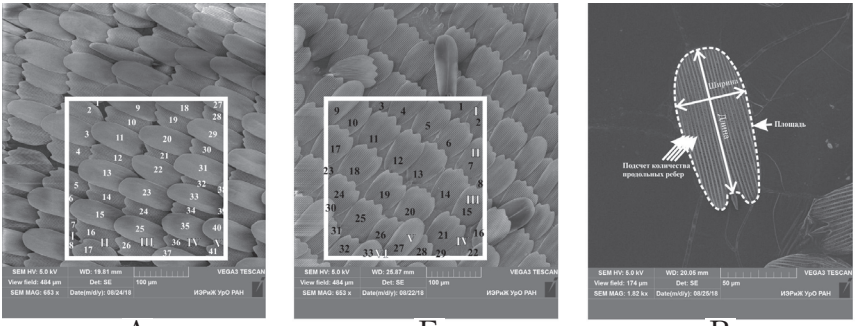
При фотографировании в ультрафиолете у самца лимонницы на передних крыльях хорошо заметны светлая центральная область и темная краевая зона, которые представляют собой скрытый крыловой рисунок (Некрутенко, 1968). Препараты участков крыла и отдельных чешуек были изготовлены из этих областей крыла. Для этого под световым бинокулярным микроскопом вырезали ножницами участок из центра медиальной ячейки и с края крыла, а также счищали чешуйки с помощью тонкой иглы. Объекты наклеивали на предметный столик с помощью специального двустороннего скотча. Были использованы левые передние крылья 10 самцов лимонниц, отловленных в окрестностях д. Фомино (Свердловская область) в июле 2016 г. Всего проанализировано 35 препаратов участков крыла из светлой центральной области и 36 – из темной краевой зоны. Объем выборок чешуек для этих зон крыла составил 51 и 58 соответственно.

Работа была выполнена на сканирующем электронном микроскопе фирмы TESCAN VEGA 3 в лаборатории экотоксикологии популяций и сообществ Института экологии растений и животных УрО РАН.

По полученным фотоизображениям участков крыльев было подсчитано количество рядов чешуек и их общее число, как показано на рисунке 1 (А, Б). При этом измеряли площадь участка крыла в программе ImageJ, затем все полученные результаты приводились к единице площади, равной 1 мм^2. Измеряли размеры чешуйки по следующим параметрам: 1) длина, 2) ширина, 3) площадь, как указано на схеме. Было подсчитано количество продольных рядов на каждой чешуйке (рис. 1В).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Хорошо известно, что чешуйки, покрывающие крыло, не только формируют крыловой рисунок, но и обусловливают аэродинамические и гидрофобные свойства крыла (Шванвич, 1949), поэтому характер их расположения относительно друг друга зависит от области крыла. В естественном состоянии у лимонницы, как и у большинства чешуекрылых, чешуйки расположены на крыле рядами наподобие черепицы (рис. 1 А, Б).



А Б В

Рис. 1. Методы обработки электронных фотоизображений препаратов участков крыла и чешуек лимонницы. Подсчет числа рядов и количества чешуек на единице площади в светлой центральной области. Б – Подсчет числа рядов и количества чешуек на единице площади в темной краевой зоне крыла. В – Схема промеров морфологических признаков отдельной чешуйки. Римскими цифрами обозначены номера рядов, арабскими – номера чешуек.

В результате подсчета числа рядов и количества чешуек на единице площади (1 мм^2) крыла оказалось, что в темной краевой зоне крыла чешуйки упакованы значительно более плотно, чем в светлой центральной области (рис. 2). Обнаруженные различия статистически значимы при проверке с помощью t-критерия: для числа рядов $t = 2.95$, $df = 68$, $p<0.01$; для количества чешуек $t = 2.88$, $df = 68$, $p<0.01$.

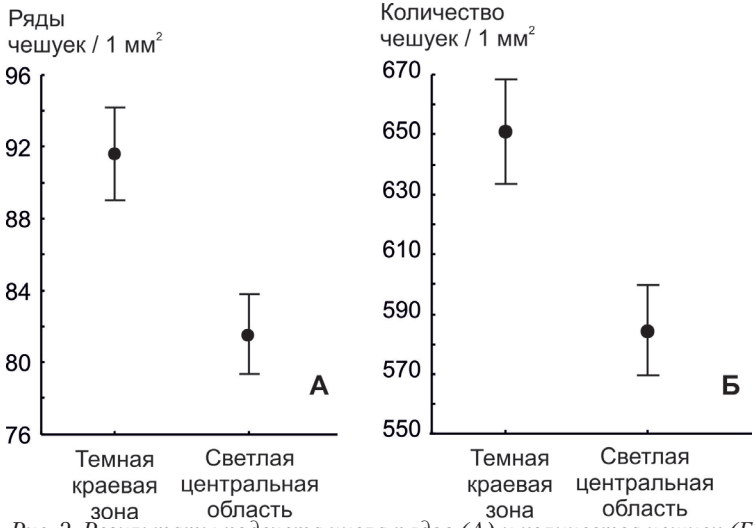


Рис. 2. Результаты подсчета числа рядов (А) и количества чешуек (Б) на единице площади (1 мм^2).

При анализе изменчивости размеров чешуек они были разделены, как и ранее (Чибиряк, Захарова, 2018), на две группы: вытянутые и широкие округлые.

Мы предполагали, что широкие округлые чешуйки будут иметь большее количество продольных ребер, чем вытянутые. Однако это предположение не подтвердилось. В целом для чешуек вытянутой формы характерно большее количество продольных ребер, чем для широких округлых чешуек (рис. 3).Такой результат объясняется тем, что у вытянутых чешуек продольные ребра более узкие, чем у широких. Если рассматривать чешуйки одной формы, то, чем шире чешуйка, тем больше она имеет продольных ребер на своей верхней стороне. Но в обоих случаях существует одинаковая закономерность: чешуйки из светлой центральной области крыла имеют в 2 раза больше продольных ребер, чем чешуйки из темной краевой зоны.

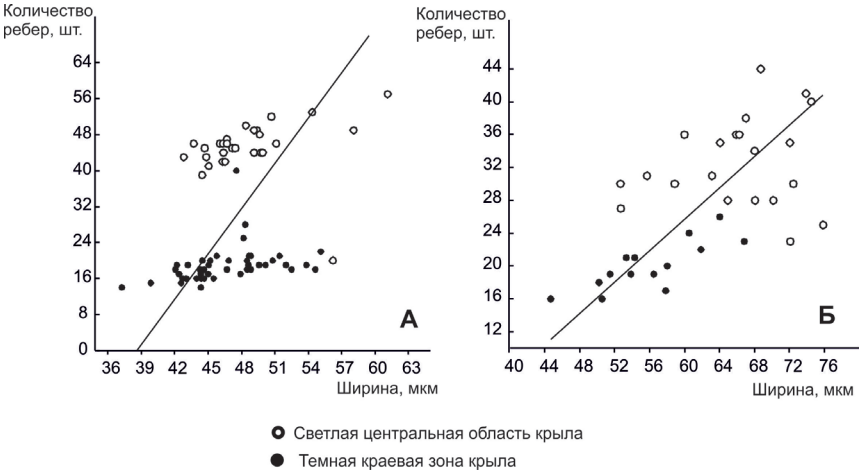


Рис. 3. Зависимость количества продольных ребер от ширины чешуйки вытянутой формы (А) и широкой округлой (Б).

В таблице приведены результаты анализа изменчивости морфологических признаков чешуек из разных областей крыла. В светлой центральной области крыла чешуйки по всем изученным признакам крупнее чешуек из темной краевой зоны. Это подтверждается при статистической обработке данных с помощью t-критерия (Таблица), за исключением признака «ширина» при анализе размеров вытянутых чешуек.

Таблица. Результаты сравнения размеров чешуек разной формы из разных областей крыла самцов лимонницы

Форма чешуйки	Признак	Светлая центр. область крыла	Темная краевая зона крыла	t	df	p
Вытянутая	Количество ребер, шт.	45.3±6.2	19.2±4.3	18.9	57	<0.0001
	Длина, мкм	124.5±10.5	103.3±11.1	7.5	57	<0.0001
	Ширина, мкм	48.7±4.3	46.8±3.9	1.8	57	0.07
	Площадь, мкм^2	5385.9±580.9	4517.8±465.4	6.3	57	<0.0001
Широкая округлая	Количество ребер, шт.	32.9±5.5	20.6±3.5	7.5	33	<0.0001
	Длина, мкм	91.7±6.6	82.4±5.8	4.3	33	<0.0001
	Ширина, мкм	66.0±7.0	56.8±6.6	3.9	33	<0.001
	Площадь, мкм^2	5298.9±844.7	4119.3±429.7	4.9	33	<0.0001

ВЫВОДЫ

1. У самцов лимонницы чешуйки одинаковой формы статистически достоверно крупнее в светлой центральной области крыла, чем в темной краевой зоне. Наибольшее количество продольных ребер, преломляющих УФ-лучи имеют крупные вытянутые чешуйки, расположенные в светлой центральной области, что и обусловливает формирование областей крыла с разным коэффициентом УФ-отражения.

2. Расположение чешуек в разных областях на передних крыльях самцов лимонницы характеризуется следующим образом: в темной краевой зоне мелкие чешуйки упакованы плотными рядами, а в светлой центральной области крыла крупные чешуйки расположены более разреженно.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем искреннюю благодарность к.б.н. С.В. Зыкову (ИЭРиЖУрО РАН, Екатеринбург) за помощь в работе на сканирующем электронном микроскопе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кричевский Г.Е. Структурная окраска // Химия и жизнь. 2010. № 11. С. 13–15.

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

Чибиряк Ю.М., Захарова Е.Ю. Описание гинандроморфа лимонницы *Gonepteryx rhamni* L. (Lepidoptera:Pieridae) и анализ признаков полового диморфизма // Экология: факты, гипотезы, модели: материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург: ИД «ЛИСИЦА», 2017. С. 143–145.

Чибиряк Ю.М., Захарова Е.Ю. Изучение изменчивости размеров и формы чешуек самцов лимонницы *Gonepteryx rhamni* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Pieridae) с учетом скрытого крылового рисунка // Экология: факты, гипотезы, модели: материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург: «Реэкшен»,2018. С. 161–163.

Шванвич Б.Н. Курс общей энтомологии. Введение в изучение строения и функций тела насекомых: учеб. для гос. ун-тов. М.; Л.: Сов. наука, 1949. 900 с.

Gu J., Zhang D., Tan Y. Metallic butterfly wing scales superstructures with high surface-enhancement properties for optical applications. Springer International Publishing, 2015. 94 p.

Jucusic P., Sembles J.R. Photonics structures in biology // Nature. 2003. V. 424. P. 852–855.

Wilts B.D., Pirih P., Stavenga D.G. Spectral reflectance properties of iridescent pierid butterfly wings // Journal of Comparative Physiology. 2011. V. 197. P. 693–702.

Оценка состояния популяции степной кошки (*Felis lybica ornata*) в казахстанской части пустыни Кызылкум

Г.В. Шакула

НПО «Дикая природа», с. Жабаглы, Казахстан

Ключевые слова: *степная кошка, Felis lybica ornata, Кызылкум, Казахстан, популяция*

В нашем исследовании мы придерживаемся недавно принятой на международном уровне трактовки систематического статуса азиатской степной кошки как одного из трех подвидов широко распространенного вида *Felis lybica* ssp. *ornata*, Gray, 1830 (Kitchener et al. 2017). Ареал азиатской степной кошки довольно обширен (Ottoni et al., 2017) и охватывает Центральную Азию (вся южная половина Казахстана, Туркменистан, Узбекистан и Афганистан), Юго-Западную Азию (весь Иран), Южную Азию (Пакистан и западную половину Индии), Юго-запад Монголии, Северо-запад Китая (Джунгарию и Кашгарию).

Актуальность исследования обусловлена отсутствием териологических изысканий в изучаемом регионе в последние 40 лет; необходимостью комплексного биоценотического анализа в условиях изменяющегося климата и антропогенного воздействия.

Цель настоящей работы – оценить современное состояние популяции степной кошки в восточной части пустыни Кызылкум на территории Казахстана.

Были поставлены следующие **задачи**: выявить заселенные степной кошкой пустынные биотопы, оценить современную плотность и дать оценочную численность вида, изучить кормовую базу и ее доступность, дать анализ благополучия популяции, собрать материал по размножению вида, продолжить методические разработки по использованию фотоловушек в условиях пустыни.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В данной работе приводится анализ материалов, полученных на пеших и автомобильных маршрутах в восточной и северо-восточной частях пустыни Кызылкум в пределах Туркестанской и Кызылординской областей Республики Казахстан в 2010–2018 гг. Район иссле-

дований представляет собой типичный участок пустыни Кызылкум, расположенный в средней части природного ареала *Felis lybica ornata*. Исследования проводили во все времена года: было осуществлено 29 полевых выездов, отработано в поле 152 дня. Общая площадь территории, охваченной выборочными наблюдениями и фотоловушками, составила около 42 тыс. км^2.

Основными методами исследований являлись наблюдения в природе, учеты численности и описания местообитаний по стандартным геоботаническим схемам. Кроме того, с 2013 г. в районе исследований устанавливали фотоловушки: 1 – в 2013 г., 3 – в 2014 г., 7 – в 2015 г., 9 – в 2016 г. и по 13 – в 2017 и 2018 гг. За все время устройствами отработано 4844 фотоловушко-суток. Поскольку места установки камер все время менялись, «обловлено» 79 географических точек. Время работы фотоловушки в одной точке зависело от сезона, доступности территории и технических характеристик самой ловушки и составляло от 3 до 9 месяцев.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По данным Ю.И. Субботина и Л.П. Рапопорт (1979), проводивших учет степных котов методом прямого подсчета на автомобильном маршруте в 1967–1969 гг. в юго-восточном Кызылкуме, на 132 км маршрута было встречено 2 особи этого вида. Плотность составляла от 0.1 до 1.8 особи на 10 км маршрута. Мы отмечали следы кошек регулярно и повсеместно. Использование фотоловушек значительно расширяет возможности обнаружения животных, ведущих скрытный образ жизни (Желтухин и др., 2016; Шакула и др., 2016б). Так, в течение 3 лет и 4 месяцев в 42 точках с помощью фотоловушек нами было зафиксировано 136 подходов степного кота (табл. 1), т.е. в среднем 3–4 подхода в мес., в то время как на достаточно длинных пеших и автомобильных маршрутах в течение 152 полевых дней дикие кошки визуально были отмечены только 5 раз (7 особей), т.е. в среднем 1 встреча в месяц. Таким образом, ловушка «видит» в 3–4 раза больше животных, поскольку не воспринимается ими как объект опасности в отличие от движущегося автомобиля или идущего человека. Кроме того, основной материал был отснят фотоловушками в ночное время, т. е. тогда, когда визуальное наблюдение затруднено.

Анализ 609 кадров фотоловушек по времени подхода позволил нам судить о суточной и сезонной активности степной кошки: степной кот является преимущественно ночным животным. На долю ночных подходов приходится 82% всех встреч. Активность в светлое время суток приурочена в основном к утренним и вечерним часам, за исключением декабря и апреля, когда степной кот активен и днем. Дневная активность полностью отсутствует только в июне (Шакула и др., 2016а).

Таблица 1. Степные кошки, зафиксированные фотоловушками в 2013–2018 гг.

Год	Месяцы	Фотоловушки		Кошки		
		Число точек	Ловушко-суток	Число подходов	Число кадров	Число точек
2013	III–V	1	65	4	15	1
2014	IV–VIII	13	234	0	0	0
2015	IV–XII	14	532	26	217	9
2016	I–XII	20	1080	35	225	11
2017	I–XII	23	1569	37	171	9
2018	I–XII	15	1364	34	238	12
Всего		79	4844	136	866	42

Как известно, дикие кошки ведут скрытный образ жизни, и любые новые сведения об их биологии, в частности о размножении представляют большой научный интерес. Так, 28 мая 2010 г. в предгорьях останцевых гор Карактау мы слышали ночью мяуканье как минимум 2 котят, а 16 августа 2016 г. ловушка зафиксировала выводок – самку с 4 подросшими (размером в 2/3 от самки) котятами; 15 марта 2018 г. мы встретили 2 взрослых кошек, которые укрылись от шума проезжающей по бездорожью машины в пустом бетонном кубе, служившем в 80-е годы емкостью для воды на ферме, не существующей в настоящее время. В этом кубе животные и были обнаружены при осмотре развалин. Эта встреча может свидетельствовать о продолжающемся периоде гона. И, наконец, о находке двух котят сообщила нам Ю. Зима: котята примерно месячного возраста были отловлены (и впоследствии отпущены) 15 мая 2016 г. в предгорьях останцевых гор Карактау.

Отснятые фотоловушками материалы позволяют определить видовое разнообразие животных, являющихся как жертвами, так и пищевыми конкурентами степной кошки, изучить некоторые аспекты поведения и межвидовых взаимоотношений. Помимо степной кошки, камеры сняли еще 44 вида животных (5491 подход), в том числе 8 видов рептилий, 18 видов птиц и 18 видов млекопитающих, включая 4 вида других хищников: лисицу-караганку (*Vulpes vulpes karagan*), перевязку (*Vormela peregusna alpherakyi*), ласку (*Mustela nivalis*) и каракала (*Caracal caracal schmitzi*). Полученный с помощью фотоловушек материал был статистически обработан, т.е. было рассчитано среднее количество подходов в день и выведен индекс обилия (число подходов/число ловушко-суток×100), называемый также индексом обнаружения – Detection Rate Index (DR) (O'Connell et al., 2011; Zlatanova,

Popova, 2018), который отражает число подходов животных на 100 ловушко-суток (табл. 2).

Таким образом, фотоловушки позволяют оценить обычность/редкость разных видов животных: например, можно сказать, что лисица в казахстанской части пустыни Кызылкум в 3.4 раза более обычна, чем степная кошка.

Следует подчеркнуть, что при полевых экспедиционных выездах были отмечены животные и следы их пребывания, которые по ряду причин фотоловушками зарегистрированы не были: крупные млекопитающие: волк (*Canis lupus*), кабан (*Sus scrofa*) и барсук (*Meles leucurus*); птицы: всего более 100 видов; рептилии, в частности мелкие виды ящериц и змеи.

Как видим, фотоловушка – это инструмент прежде всего для фиксации присутствия крупных и средних млекопитающих. Что же касается других животных объектов, особенно мелких, то подборка кадров, сделанных фотоловушкой, не отражает ни реального состава фауны, ни ее численности, поэтому для оценки обилия кормовых объектов степного кота мы использовали данные маршрутных (пеших и автомобильных) учетов мелких млекопитающих, птиц и рептилий, а для колониальных животных, в частности для большой песчанки (*Rhombomys opimus*), проводились еще и учеты на площадках (колониях). Во время этих учетов зарегистрировано 23 вида птиц – их суммарная плотность лежит в пределах около 150 особей/км^2. Среди отмеченных 5 видов млекопитающих очень обычен тонкопалый суслик (*Spermophilopsis leptodactylus leptodactylus*) – не менее 6 особей/км^2. Бесспорно, доминирует большая песчанка – 10 и более колоний на квадратный километр. Следует заметить, что в годы наших исследований (2010–2018) численность большой песчанки всегда оставалась высокой. Практически вся грядово-бугристая и ячеисто-бугристая поверхность песков, а также окраины такыров и заросли тамариска (*Tamarix sp.*) покрыты колониями большой песчанки. Этот грызун не впадает в зимнюю спячку и в отличие от ящериц и змей является круглогодичной легкой потенциальной добычей для степного кота (Shakula, 2016).

Таблица 2. Хищные млекопитающие, зафиксированные фотоловушками.

Вид	**Число точек**	**Число подходов**	**Индекс обилия (DR)**
Лисица-караганка	50	456	9.54
Степной кот	42	136	2.81
Перевязка	4	5	0.1
Ласка	4	4	0.08
Каракал	1	1	0.02

28 апреля 2018 г. фотоловушка запечатлела процесс успешной охоты степного кота на желтого суслика (*Spermophilus fulvus oxianys*), который был схвачен в 9:40 утра у входа в нору. Согласно литературным сведениям, в питании степной кошки более 80% составляют грызуны и заяц-толай. Кроме того, встречаются птицы и их яйца (около 15–19%), изредка в рационе отмечены ящерицы, молодые степные черепахи, насекомые и рыба. Степная кошка в состоянии добыть довольно крупных (по отношению к собственной массе) животных. В некоторых районах отмечен высокий процент добычи взрослых фазанов. Вблизи жилья человека кошка успешно охотится на домашних кур и уток. Зарегистрированы случаи находок в желудках пойманных охотниками степных кошек остатков детенышей косуль, джейранов и кабанов (Млекопитающие Казахстана, 1982). По непроверенным сведениям, в Восточном Кызылкуме степной кот успешно охотится на новорожденных ягнят в период массового окота: в конце зимы – начале весны, за что подвергается интенсивному преследованию со стороны фермеров.

Наиболее массовыми видами рептилий в Восточных Кызылкумах являются степная агама (*Agama sanguinolenta*), песчаная круглоголовка (*Phrynocephalus interscapularis*), линейчатая ящурка (*Eremias lineolata*) и быстрая ящурка (*Eremias velox*) (Шакула, Баскакова, 2014). Результаты учетов этих видов рептилий в 2010–2013 гг. (Чирикова, Зима, 2013) и 8–11 июня 2016 г. (табл. 3). Во время летнего автомобильного учета ширина учетной полосы принималась равной 5+5=10. Было отмечено 5 видов рептилий, среди которых заметно преобладали степная агама, которую легко заметить из-за привычки сидеть на ветвях кустов, и среднеазиатская черепаха (*Testudo horsfieldi*), легко учитываемая благодаря своим размерам и медлительности. Сцинковый геккон (*Teratoscincus scincus*) встречается в Кызылкумах спорадически. Учеты этого вида удобнее проводить ночью с фонариком – по отраженному свету глаз. Всего нами зарегистрировано 15 видов ящериц и 4 вида змей (Шакула, Баскакова, 2014).

Таблица 3. Результаты учета рептилий.

Вид	**Плотность, ос./га**	
	2010–2013 гг.	**8–11 июня 2016 г.**
Степная агама	6–8	0,72
Линейчатая ящурка	до 8	–
Быстрая ящурка	до 130	–
Сцинковый геккон	–	100
Среднеазиатская черепаха	–	0,19

Все это подтверждает выводы о достаточной кормовой базе не только для степного кота, но и для других хищников. Основным конкурентом в отношении питания и укрытий является лисица-караганка. В рацион лисицы в основном входят те же корма, что и для кошки: грызуны, птицы, рептилии, насекомые. Лисица, равно как и кошка, использует норы для убежищ и выращивания молодняка. Тем не менее фактов прямого преследования степного кота лисицами или наоборот не отмечено. Так, 21 апреля 2013 г. фотоловушкой зафиксирован случай, когда к приманке одновременно подошли и кот, и лисица, не проявляя враждебности.

Мы попытались приблизительно оценить численность степной кошки в казахстанской части пустыни Кызылкум, т.е. в Восточном и Северном Кызылкумах. Здесь необходимо привести некоторые предварительные цифры. Площадь всей пустыни Кызылкум, раскинувшейся между реками Амударья и Сырдарья, составляет около 300 000 км^2; основная часть этой пустыни расположена в Узбекистане; Казахстану принадлежит меньшая часть этих песков – 120 339 км^2. Площадь, охваченная нашими исследованиями, составляет приблизительно 42 000 км^2. На этой территории фотоловушки зарегистрировали 136 подходов степных кошек. Экстраполируя это число на площадь пригодных для обитания биотопов (практически на всю казахстанскую часть) и учитывая примерный размер индивидуального охотничьего участка степного кота, приходим к выводу, что ориентировочная плотность составляет около 1 особи на 25 км^2. Таким образом, абсолютная численность в казахстанской части Кызылкумов может быть оценена ориентировочно в 4800–5000 особей. Мы имеем лишь косвенные сведения о численности степного кота в Кызылкумах в прошлом. Официально известно о добыче кошек в коммерческих целях с 1885 г. Существуют достоверные данные по добыче кошек Казахским потребительским союзом в советский период. С 1925 по 1965 гг. ежегодно добывалось от 1000 до 14 500 особей диких кошек в год. С 1968 по 1979 гг. год уровень добычи снизился и исчислялся уже сотнями, в последующие годы добывалось 150–300 особей (Гептнер, Слудский, 1972; Смирнов, 1965, с. 126–127). Начиная с 1980-х годов промысел кошек постепенно сходит на нет и после перестройки прекращается. Это дало возможность виду не только восстановить свою численность, но и захватить новые место обитания, т.е. численность степной кошки, которую мы наблюдаем сейчас, соизмерима с той, что была 80 лет назад.

В настоящее время степная кошка заселяет все имеющиеся в Восточном Кызылкуме типы местообитаний (Шакула, Баскакова, 2013):

- Обширные по площади грядово-бугристые и «кратерные» закрепленные, т.е. поросшие белым саксаулом и жузгуном, барханы, за-

частую с довольно густым для пустынной зоны травяным покровом из пустынной осоки и злаков. Высота бугров и гряд и относительная глубина котловин выдувания варьирует от 2 до 20 м. На вершинах бугров и гряд довольно обычны белый и черный саксаулы (*Haloxylon persicum* Bunge ex Boiss. & Buhse), песчаная акация (*Ammodendron* sp.), солянка-черкез (*Salsola richteri* (Moq.) Kar. ex Litv.), джузгун (*Calligonum* sp.). Из мелких кустарников встречаются полынь (*Artemisia* sp.), эфедра (*Ephedra strobilacea* Bunge), астрагалы (*Astragalus* sp.). На склонах бугров и гряд, а также на дне котловин кустарники редки. Здесь преобладает травянистая растительность, в которой доминирует песчаная осока (*Carex physodes* M. Bieb.), весной много эфемеров (Rachkovskaya, 2002).

Песчаные барханы с участками перевеваемых ветром дюн и одиночными деревцами песчаной акации (*Ammodendron* sp.). Это так называемый «южный» или «сахарский» тип пустыни, более распространенный к югу от 42° с. ш., но в условиях Восточного Кызылкума отдельными островками проникающий далеко на север.

Такыры – обширные плоские пространства, заросшие полынью, на глинисто-лёссовых засоленных почвах в местах меандров Сырдарьи и ее бывших русел – Жанадарьи и Кувандарьи (Афанасьев, 1960). Здесь сухие понижения перемежаются с небольшими заполненными водой старицами и временными весенними водоемами и вдаются в глубь песчаных массивов на сотни километров от современного русла Сырдарьи.

Древесно-кустарниковые заросли на глинистых засоленных почвах с большим участием тамариска (*Tamarix sp.*) вблизи упомянутых рек.

Останцевые горы Карактау высотой до 388 м над у.м. (Скляренко, 2006) с выходами плитчатых меловых пород, поросшие редкими кустами эфедры (*Ephedra intermedia*).

Антропогенно измененные ландшафты: заброшенные дороги, развалины, колодцы, выгоны. Жилые фермы редки и ограничены со всех сторон «диким» пустынным ландшафтом.

Самоизливающиеся брошенные артезианские скважины, в том числе и с горячей водой, вокруг которых образовались небольшие по площади, но важные для биоразнообразия густо заросшие тростником (*Phragmites altissimus* (Benth.) Mabille) озера.

Выбор мест обитания прежде всего лимитируется климатическими условиями. Пятнистая кошка плохо приспособлена к жизни в районах с высоким снежным покровом и низкими температурами (Гептнер, Слудский, 1972; Asiatic Wildcat, 1996). Необходимым условием благополучия популяции является также наличие кустарниковых зарослей и достаточной кормовой базы. С этой точки

зрения условия жизни степной кошки в восточной части пустыни Кызылкум достаточно благоприятны. Такие климатические и ландшафтные факторы, как непродолжительный и мозаичный снежный покров, сравнительно высокие среднегодовые температуры, присущие сухому субтропическому климату пустыни Кызылкум, слабопересеченный, сглаженный рельеф, мягкий, в основном песчаный, субстрат, наличие подходящих укрытий (густых кустарников и валежника, понижений рельефа и нор грызунов), а также такие предпосылки как практически не населенная территория, труднодоступность и отсутствие дорог и промышленных объектов в глубине пустыни, малочисленность охотников, невысокое качество меха степного кота и, как следствие, отсутствие спроса на него – все это способствует устойчивому состоянию популяции степной кошки в Восточном Кызылкуме.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализируя встречаемость следов и кадры фотоловушек, можно сделать вывод, что степной кот на сегодняшний момент является типичным, широко распространенным и даже многочисленным видом в Восточных и Северных Кызылкумах и обитает повсеместно: от долины Сырдарьи на востоке до границы с Узбекистаном на западе, от Чардаринского водохранилища на юге до солонцов на месте отступившего Аральского моря на севере. Заселяет он не только биотопы, граничащие с водными источниками, но и обширные массивы безводных песчаных пустынь.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Афанасьев А.В. Зоогеография Казахстана. Алма-Ата: Изд. АН КазССР, 1960. 260 с.

Гептнер В.Г., Слудский А.А. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высшая школа, 1972. 552 с.

Желтухин А.С., Огурцов С.С., Пузаченко Ю.Г., Волков В.П. Возможности использования фотоловушек в стационарных исследованиях на территории заповедников // Стационарные экологические исследования: опыт, цели, методология, проблемы организации: материалы Всероссийского совещания. М.: КМК, 2016. С. 49–53.

Млекопитающие Казахстана. Т. 3, ч. 2. Хищные (куньи, кошки). Алма-Ата: Наука, 1982. 264 с.

Скляренко С.Л. Арысская и Каратаусская государственная заповедная зона // Исследования по ключевым орнитологическим территориям в Казахстане и Средней Азии. Алматы: ОО “OST - XXI век”, 2006. С. 129–135.

Смирнов Ю.А. Влияние охоты на охотничье-промысловую фауну Казахстана. Алма-Ата: Кайнар, 1965. 240 с.

Субботин Ю.И., Рапопорт Л.П. Численность степной кошки в Юго-Восточной части Кызылкумов // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих: материалы Всесоюзного совещания. М.: Наука, 1979. С. 254–255.

Чирикова М.А., Зима Ю.А. Ландшафтно-территориальное распределение ящериц Юго-Восточных Кызылкумов // Современная герпетология: проблемы и пути решения: материалы Первой Международной молодежной конференции России и сопредельных стран. СПб.: СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2013. С. 153–158.

Шакула Г.В., Баскакова С.В. Современное состояние биоценозов пустыни Кызылкум // Сохранение степных и полупустынных экосистем Евразии: тезисы Международной научно-практической конференции. Алматы: АСБК, 2013. С. 141.

Шакула Г.В., Баскакова С.В. Некоторые результаты изучения и охраны биоразнообразия Восточного Кызылкума // Всемирный день охраны окружающей среды (Экологические чтения–2014): труды Международной научно-практической конференции. Омск: Изд-во Омского эконом. ин-та, 2014. С. 8–20.

Шакула Г.В., Баскакова С.В., Шакула В.Ф. Степная кошка (*Felis silvestris ornata*, Gray, 1830) в Восточном Кызылкуме // Природа, наука, туризм: тезисы Всероссийской научно-практической конференции. Уфа: АН РБ Издательство «Гилем», 2016а. С. 286–291.

Шакула Г.В., Шакула В.Ф., Баскакова С.В. Опыт использования фотоловушек для стационарных исследований животных // Стационарные экологические исследования: опыт, цели, методология, проблемы организации: материалы Всероссийского Совещания. М.: КМК, 2016б. С. 199–203.

Asiatic Wildcat // Wild Cats. Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN ESC Cat Specialist Group, 1996. P. 99–101.

Kitchener A. C., Breitenmoser-Würsten Ch., Eizirik E. et al. A revised taxonomy of the Felidae // The final report of the Cat Classification Task Force of the IUCN. Cat News Special Issue. 2017. № 11. P. 17–20.

O'Connell A., Nichols J., Karanth U. (eds.). Camera Traps in Animal Ecology. Methods and Analyses. Springer Japan, 2011. 271 p.

Ottoni C., van Neer W., de Cupere B. et al. The palaeogenetics of cat dispersal in the ancient world // Nature Ecology & Evolution. 2017. V. 1. № 7. P. 1–7.

Rachkovskaya E.I. Endangered ecosystems of desert and semi-desert // Russian Conservation News. 2002. № 28. P. 10–11.

Shakula G. Sand Cat in the eastern Kyzylkum Desert, Kazakhstan // Small Wild Cat Conservation News. 2016. V. 2. P. 3–7.

Zlatanova D.P., Popova E.D. Biodiversity estimates from different camera trap surveys: a case study from osogovo Mt., Bulgaria // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2018. V. 3. № 2. P. 13–25.

Трансгенерационные эффекты у 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, жизнеспособность семенного потомства, трансгенерационные эффекты*

Импактные регионы – удобный объект для решения задач фундаментальной экологии (Воробейчик, Козлов, 2012). Подобные территории являются уникальными природными полигонами для изучения хронического воздействия факторов различной природы на биоту. На Южном Урале на небольшом удалении друг от друга существуют техногенные зоны с разными типами загрязнения: Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС) и зона воздействия Карабашского медеплавильного завода (КМЗ). Значительное число исследований посвящено изучению влияния ионизирующего излучения (Esnault et al., 2010; De Micco et al., 2011; Caplin, Willey, 2018) и тяжелых металлов (Безель и др., 2001; Zvereva et al., 2010; Титов, 2014) на растения. Исследования, в которых сравнивается влияние различных по своей природе факторов на биоту, немногочисленны (Евсеева и др., 2008; Pozolotina et al., 2012). Последствия стрессовых воздействий могут проявляться не только у организмов, развивающихся в таких условиях, но и у их потомков после снятия стресса (Mousseau, Fox, 1998; Bruce et al., 2007).

Ранее нами были выявлены различия в биохимическом статусе, уровне генетического разнообразия популяций подорожника большого (*Plantago major* L.)и выполнена оценка качества семенного потомства F1-поколения из зон с разным типом техногенного загрязнения. Так, в зоне радиоактивного загрязнения отмечены высокое содержание малонового диальдегида и активность супероксиддисмутазы (Шималина и др., 2018), а в зоне химического загрязнения – низкая активность супероксиддисмутазы, каталазы и высокая активность пероксидазы по сравнению с фоновыми растениями (Шималина и др., 2017). Анализ микросателлитных локусов показал снижение генетического разнообразия в ценопопуляциях *P. major* из зон техногенного загрязнения,

однако в зоне ВУРСа этот феномен обусловлен снижением миграции в связи с ограничением доступа человека на загрязненную территорию, а в зоне влияния КМЗ – с отбором генотипов, устойчивых к токсическому загрязнению (Шималина, 2018). Оценка качества F1-поколения подорожника большого выявила высокую межпопуляционную изменчивость выживаемости семенного потомства внутри импактных и фоновых зон, поэтому о характере связи данного показателя с уровнем техногенной нагрузки судить сложно. При этом самые низкие значения ростовых показателей отмечены на наиболее загрязненных участках из обеих зон (Шималина и др., 2017, 2018). Цель настоящего исследования – изучение отдаленных последствий действия радиоактивного и химического загрязнения среды у потомков подорожника большого (F2- и F3-поколения) после снятия техногенного стресса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Подорожник большой (*Plantago major* L.) – многолетнее травянистое поликарпическое растение из семейства Plantaginaceae Juss. Вид диплоидный ($2n$ = 12), размножается преимущественно семенами (Хромосомные..., 1969; Онтогенетический..., 1997).

Подробная характеристика участков исследования, уровни радиационной и токсической нагрузки приведены ранее (Karimullina et al., 2018; Шималина и др., 2017). Отметим лишь, что дозовые нагрузки на площадках ВУРСа превышали фоновый уровень в 178–1455 раз, а токсические нагрузки на площадках КМЗ – в 13.8–41.8 раз. В маркировку участков из импактных зон введена нумерация, обозначающая расстояние от источника выбросов (см. рисунок).

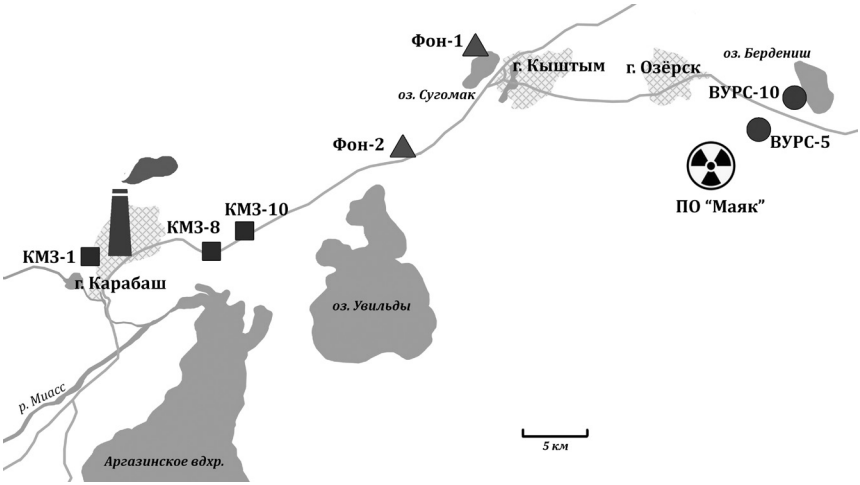


Рисунок. Карта-схема расположения площадок.

В нашей работе приняты следующие обозначения: P-поколение – родительские растения из природных популяций; F1-поколение – семена, собранные с P-растений в полевых условиях; F2-поколение – семена, собранные с растений F1-поколения, выращенных на экспериментальных участках в условиях «чистого» выровненного агрофона; F3-поколение – семена, собранные с растений F2-поколения, культивируемых в условиях выровненного агрофона.

Семена подорожника (F1-поколение) собирали на территории Южного Урала (в двух зонах техногенного загрязнения – ВУРС и зона влияния КМЗ, а также на фоновых территориях). Для оценки качества семенного потомства F2-поколения проращивали семена, собранные с 5 растений F1-поколения (по два-три потомка с каждого) из всех ценопопуляций; в случае F3-поколения проращивали семена, собранные с 5 растений F2-поколения (по одному потомку с каждого). Общее число семян, использованных для оценки жизнеспособности F2- и F3-поколений, составило 8313 и 2468 шт. соответственно. В каждый сосуд высевали по 25 семян (3 повторности) и проращивали их методом рулонной культуры в течение трех недель на суспензии, содержащей почву с фоновой площадки и дистиллированную воду (1:10), при температуре +24 °С. Жизнеспособность семян оценивали по комплексу критериев: всхожесть семян, выживаемость проростков, доля проростков с настоящими листьями, длина корня. Для проверки статистических гипотез использовали критерии Краскела-Уоллиса (H) и Манна-Уитни (U-тест). Анализ данных проводили в программах STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc., 2007) и MS Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Во всех выборках всхожесть семян и выживаемость проростков были идентичны, поэтому далее будут рассмотрены данные только по выживаемости проростков. В F2-поколении, выращенном в «чистых» условиях, отмечено значимое влияние фактора «участок» на выживаемость проростков ($H_{(6;96)}$=42.7; p<0.001). При этом межпопуляционная изменчивость выживаемости была высокой внутри зоны КМЗ: выборка КМЗ-8 значимо отличалась от остальных выборок зоны химического загрязнения (U-тест, p<0.001).Низкая выживаемость отмечена в выборках ВУРС-10, ВУРС-5 и Фон-1. Между фоновыми ценопопуляциями отмечены статистически значимые различия (U-тест, p<0.001). Как и в F1-поколении, определенной связи выживаемости с уровнем техногенного загрязнения не прослеживается (табл. 1).

Изменчивость показателя «длина корня» в F2-поколении стала меньше по сравнению с F1. Длина корней у проростков в выборках КМЗ-1 и КМЗ-8 была снижена как в F1, так и F2, при этом изменчи-

вость этого показателя во втором поколении уменьшилась по сравнению с первым.

В F3-поколении в выборках КМЗ-1 и КМЗ-8 также наблюдались наименьшие значения показателя «длина корня» (табл. 2). При этом межпопуляционная изменчивость выживаемости F3-поколения снизилась, фактор «участок» был незначим ($H_{(6;99)}$=11.436; p=0.076).

У F1-поколения в выборке ВУРС-5 была снижена скорость листообразования (Шималина и др., 2018). В F2- и F3-поколениях этого не наблюдалось (табл. 1, 2).

Таблица 1. Показатели жизнеспособности семенного потомства подорожника большого F2-поколения из разных зон.

Участок	Выживаемость, %		Листообразование, % к выжившим		Длина корней, мм	
	Среднее (min-max)	CV,%	Среднее (min-max)	CV, %	Среднее (min-max)	CV, %
ВУРС-10	11.8 (0-80.0)	186.2	84.9 (0.0-100.0)	34.4	55.5 (40.2-82.5)	21.2
ВУРС-5	10.5 (2.6-28.0)	81.0	85.0 (0.0-100.0)	29.2	62.7 (16.0-86.5)	23.3
Фон-1	7.0 (12.0-26.7)	136.3	90.8 (50.0-100.0)	14.0	48.7 (8.0-81.0)	29.4
Фон-2	34.3 (0.0-26.7)	61.9	66.3 (0.0-100.0)	36.4	55.9 (36.0-69.8)	12.9
КМЗ-10	34.1 (5.3-94.7)	80.6	93.1 (50.0-100.0)	13.7	49.6 (24.0-81.4)	20.4
КМЗ-8	51.8 (13.3-93.3)	47.1	69.9 (0.0-100.0)	35.7	45.1 (12.9-71.8)	31.0
КМЗ-1	24.3 (5.3-85.3)	107.1	93.4 (7.1-100.0)	19.5	47.6 (1.0-68.0)	24.1

Примечание. Учётная единица – сосуд для проращивания. Приведены средние значения и диапазоны изменчивости значений по 15 растениям из каждой ценопопуляции; CV – коэффициент вариации.

Сходные эффекты были получены нами в результате анализа качества семенного потомства подорожника из зоны ВУРСа и Нижнетагильского металлургического комбината (НТМК) (Позолотина и др., 2016). Обе выборки из зоны НТМК характеризовались наименьшей скоростью формирования листьев и корней, что проявилось и в следующем поколении, выращенном в условиях выровненного агрофона (Позолотина и др., 2016, Шималина, 2016). У одуванчика лекарственного семенное потомство, сформировавшееся в зонах ВУРСа и НТМК, было ослабленным по сравнению с контролем. Следующее поколение, выращенное в условиях выровненного агрофона, показало высокую жизнеспособность, однако уровень устойчивости к провокационному действию тяжелых металлов и облучения у потомства из зоны ВУРСа был снижен (Pozolotina et al., 2012).

Исследование, проведенное на трех поколениях *P. major*, показало, что условия произрастания вызывали изменения в фенотипе растений

F1-, F2- и F3- поколений с разной интенсивностью (Miao et al., 1991). На близкородственном *P. lanceolata* (Latzel et al., 2014) показано, что фенотипы растений в значительной степени определяются условиями окружающей среды, в которых произрастали их родители.

Таблица 2. Показатели жизнеспособности семенного потомства подорожника большого F3-поколения из разных зон.

Участок	Выживаемость, %		Листообразование, % к выжившим		Длина корней, мм	
	Среднее (min-max)	CV	Среднее (min-max)	CV	Среднее (min-max)	CV
ВУРС-10	55.5 (16.0-92.0)	35.8	79.2 (48.6-100.0)	16.6	61.4 (48.4-79.5)	13.8
ВУРС-5	38.7 (8.0-80.0)	64.4	68.1 (0-100.0)	42.6	64.8 (48.3-82.1)	14.9
Фон-1	47.6 (12.5-84.0)	45.5	92.5 (70.0-100.0)	12.8	56.4 (44.4-69.1)	13.4
Фон-2	60.1 (16.0-96.0)	38.7	79.3 (0-100.0)	41.4	61.5 (43.6-74.9)	14.1
КМЗ-10	46.4 (12.0-88.0)	55.6	65.2 (14.3 -100.0)	41.9	52.3 (31.8-70.9)	22.4
КМЗ-8	57.7 (28.0-84.0)	28.8	87.0 (68.4-100.0)	10.4	50.9 (42.9-68.0)	14.9
КМЗ-1	38.6 (8.0-88.0)	62.8	92.5 (60-100.0)	12.3	52.2 (39.8-59.2)	11.5

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, анализ качества семенного потомства трех поколений подорожника из зон радиоактивного и химического загрязнения показал, что после снятия техногенного стресса трансгенерационные эффекты проявились слабо. В F2- иF3-поколениях произошло уменьшение изменчивости показателей жизнеспособности семенного потомства по сравнению с F1, кроме того, сохранилась тенденция к снижению длины корней у потомков с наиболее загрязненных участков зоны КМЗ.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН. Автор выражает благодарность своему научному руководителю д.б.н. В.Н. Позолотиной и к.б.н. Е.В. Антоновой за помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безель В.С., Позолотина В.Н., Бельский Е.А., Жуйкова Т.В. Изменчивость популяционных параметров: адаптация к токсическим факторам среды // Экология. 2001. № 6. С. 447–453.

Воробейчик Е.Л., Козлов М.В. Воздействие точечных источников эмиссии поллютантов на наземные экосистемы: методология иссле-

дований, экспериментальные схемы, распространенные ошибки // Экология. 2012. № 2. С. 83–91.

Евсеева Т.И., Гераськин С.А., Майстренко Т.А., Белых Е.С. Проблемы количественной оценки биологических эффектов совместного действия факторов радиационной и химической природы // Радиационная биология. Радиоэкология, 2008.Т. 48. №. 2. С. 203–211.

Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: Марийский госуниверситет, 1997. 240 с.

Позолотина В.Н., Антонова Е.В., Шималина Н.С. Адаптация *Plantago major* L. к длительному радиационному и химическому воздействию // Экология. 2016. №1. С. 3–13.

Титов А.Ф., Казнина Н.М., Таланова В.В. Тяжелые металлы и растения. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2014. 194 с.

Хромосомные числа цветковых растений: справочник. Л.: Наука. 1969. 926 с.

Шималина Н.С. Особенности F-1 поколения подорожника большого из зон радиоактивного и химического загрязнения // Экология: факты, гипотезы, модели: материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Гощицкий, 2016. С. 146–155.

Шималина Н.С. Изменчивость микросателлитных локусов у подорожника большого из зон радиоактивного и химического загрязнения // Экология: факты, гипотезы, модели: материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург: «Реэкшен», 2018. С. 164–170

Шималина Н.С., Орехова Н.А., Позолотина В.Н. Особенности про- и антиоксидантных систем *Plantago major*, длительное время произрастающего в зоне радиоактивного загрязнения // Экология. 2018. № 5. С. 333–341.

Шималина Н.С., Позолотина В.Н., Орехова Н.А., Антонова Е.В. Оценка биологических эффектов у семенного потомства *Plantago major* L. в зоне воздействия медеплавильного производства // Экология. 2017. №6. С. 420–430.

Bruce T.J.A., Matthes M.C., Napier J.A., Pickett J.A. Stressful "memories" of plants: Evidence and possible mechanisms // Plant Science. 2007. V. 173. P. 603–608.

Caplin N., Willey N. Ionising radiation, higher plants & radioprotection: from acute high doses to chronic low doses // Frontiers in plant science. 2018. V. 9. 847.

De Micco V., Arena C., Pignalosa D. et al. Effects of sparsely and densely ionizing radiation on plants // Radiation and Environmental Biophysics. 2011. V. 50. № 1. P. 1–19

Esnault M.A., Legue F., Chenal C. Ionizing radiation: Advances in plant

response // Environmental and Experimental Botany. 2010. V. 68. №. 3 P. 231–237.

Karimullina E., Mikhailovskaya L., Pozolotina V., Antonova E. Radionuclide uptake and dose assessment of 14 herbaceous species from the East-Ural Radioactive Trace area using the ERICA Tool // Environmental Science and Pollution Research. 2018. P. 1–13.

Latzel V., Janeček S., DoležalJ., Klimešová J., Bossdorf O. Adaptive transgenerational plasticity in the perennial *Plantago lanceolate* // Oikos. 2014. V. 123. №. 1. P. 41–46.

Mousseau T.A., Fox C.W. (eds.) Maternal effects as adaptations. New York: Oxford University Press, 1998. 400 pp.

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.

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.

Zvereva E.L., Roitto M., Kozlov M.V. Growth and reproduction of vascular plants in polluted environments: a synthesis of existing knowledge // Environmental Reviews. 2010. V. 18. P. 355–367.

Всегда ли снижение численности популяций мелких млекопитающих приводит к уменьшению веса особей?

В.Д. Якушов

Пензенский государственный университет, г. Пенза

Ключевые слова: *Енисейская тайга, землеройки, «эффект Читти»*

Современная интерпретация гипотезы Читти согласно О.Ф. Садыкову и И.Е. Бененсону (1992) предполагает, что в популяции присутствуют особи двух фенотипов — «агрессивные» с низкой плодовитостью (А) и «послушные» с высокой плодовитостью (П). Колебания плотности популяции и соотношения частот А и П фенотипов взаимно обусловлены и не затухают во времени (Садыков, Бененсон, 1992). Сам Д. Читти (Chitty, 1960) объяснял наличие двух фенотипов генетическими различиями, однако впоследствии обнаружить эти различия не удалось. А-фенотип характеризуется высокой приспособленностью при высокой плотности и выраженных конкурентных отношениях между особями, но относительно низким репродуктивным потенциалом. У особей П-фенотипа более высокий репродуктивный потенциал и их приспособленность выше при низком уровне плотности. Кроме того, для агрессивных особей характерна большая масса тела, чем у послушных. Следовательно, на стадии роста численности и при пике особи будут иметь большую массу, чем при снижении плотности и депрессии.

Существуют различные гипотезы, объясняющие данный эффект: шведские ученые Л. Хансон и М. Яарола (Hansson, Jaarola, 1989) связывают его с тем, что на стадии роста численности и при пике преимущество получают более крупные особи с большим кишечником, способным перерабатывать пищу худшего качества, доля которой при высокой численности увеличивается. Другая гипотеза заключается в том, что хищники при высокой численности жертв истребляют в первую очередь крупных зверьков, так как мелкие в состоянии проникнуть в небольшие норки, которые для хищников оказываются непреодолимым препятствием (Sundell, Norrdahl, 2002).

Эффект Читти был описан для циклических популяций. Однако в конце XX– начале XXI вв. во многих регионах Голарктики циклические колебания численности мелких млекопитающих сменились флук-

туационными, нециклическими. Эти изменения связывают в первую очередь с глобальными изменениями климата (Ims et al., 2008). Возникает вопрос: существует ли эффект Читти в случае флуктуационных колебаний?

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе анализируются данные, полученные в результате исследований, проведенных на Енисейской экологической станции «Мирное» ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова. Станция расположена на берегу р. Енисей в среднем течении (120 км ниже устья р. Подкаменной Тунгуски, 62°18' с.ш., 89°01' в.д). Исследовали основные местообитания на обоих берегах Енисея. Землероек отлавливали с помощью ловчих канавок, а там, где вырыть канавки невозможно, ставили заборчики (Новиков, 1949; Охотина, Костенко, 1974).

Сообщество землероек-бурозубок стационара «Мирное» состоит из 8 видов: *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. isodon*, *S. roboratus*, *S. daphaenodon*, *S. tundrensis*, *S. minutus* и *S. minutissimus*. Наблюдения за ходом численности сообщества ведутся с 1973 г. по настоящее время с перерывом с 1995 г. по 2007 г.

Для сравнения случайным образом было выбрано 5 пар лет: 2 пары в циклический период динамики и 3 пары в период с флуктуирующей динамикой численности. В обеих парах от первого ко второму году наблюдалось падение численности сообщества.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования, проведенные на экологической станции в XX в., показали наличие четырехлетней цикличности в изменении численности большинства видов землероек. У популяций на обоих берегах Енисея, изолированных друг от друга, наблюдались синхронные циклические колебания (Sheftel, 1989). Выделяются следующие стадии цикла: год низкой численности (депрессия), год роста численности, предпиковый и пиковые годы. Наблюдения, проведенные в XXI в., показывают, что динамика численности в этот период, скорее, соответствует флуктуациям, чем четырехлетней цикличности (Захаров и др., 2011).

Автокорреляционный анализ, выполненный в программах Past и MS Office Excel, показал, что для первого периода наблюдений характерен четкий и статистически значимый период колебаний, равный 4 годам (коэффициент корреляции $r = 0.77$, $p<0.05$). Для XXI в. характерен слабый и недостоверный трехлетний период ($r = 0.39$, $p>0.05$).

В циклический период колебаний (XX в.) у большинства видов наблюдалась (табл. 1) тенденция к уменьшению веса (9 случаев статистически значимы).

Таблица 1. Изменение веса землероек в XX веке

	AD		JUV		AD		JUV	
Год / Вид	89	90	89	90	93	94	93	94
S. araneus	**12.0**	**11.5**	**8.2**	**7.9**	12.2	11.9	8.1	7.8
S. caecutiens	7.4	7.5	**4.8**	**4.9**	7.4	7.3	**5**	**4.8**
S. minutus	4.6	4.7	3.2	3.2	**5.1**	**4.5**	3.2	3.2
S. isodon	12.8	12.7	**9.0**	**8.7**	**13.5**	**12.2**	9	8.8
S. roboratus	**13.0**	**11.5**	9.5	9.8	12.9	-	9.7	9.3
S. tundrensis	9.0	9.4	**6.6**	**6.2**	9.5	9.14	6.5	6.3
S. minutissimus	2.8	2.6	2.1	2.2	2.6	2.5	2.1	3.1
S. daphaenodon	8.1	-	5.9	-	8	-	5.7	-
N. fodiens	15.6	-	13.2	-	14.5	-	12.7	12.7

Примечание. Закрашенные ячейки соответствуют случаям снижения веса при падении численности сообщества; темным цветом отмечены значимые изменения ($p<0.05$); знак “–“ соответствует недостаточному для сравнения объему выборок.

В случае флуктуирующей динамики данная тенденция прослеживалась слабо (табл. 2) либо вовсе отсутствовала (достоверных снижений веса – 3).

Таблица 2. Изменение веса землероек в XXI веке

	AD		JUV		AD		JUV		AD		JUV	
Год / Вид	11	12	11	12	13	14	13	14	16	17	16	17
S. araneus	12.2	11.9	**8.1**	**7.7**	11.3	-	**8.2**	**7.7**	11.7	11.8	7.9	7.9
S. caecutiens	7.6	7.1	**5.1**	**4.9**	7.2	8	5	5	7.4	7.4	4.8	4.9
S. minutus	5	4.7	3.2	3.2	4.6	4.8	3.2	3.2	4.7	4.9	3.1	3.1
S. isodon	14.1	13.7	9.2	9	13.7	-	9.3	8	13.2	13.8	9	8.1
S. roboratus	13.5	-	10.1	9.8	12.2	13.9	9	9.8	14	-	9.5	8.7
S. tundrensis	8.4	-	-	-	-	-	6.4	6.2	9.4	9.3	3.2	3.1
S. minutissimus	-	-	2	-	-	-	-	-	2.7	2.6	-	-
S. daphaenodon	-	-	-	-	-	-	-	-	7.2	-	-	-
N. fodiens	-	-	-	-	-	-	-	-	16.6	-	12.4	11.6

Примечание. Закрашенные ячейки соответствуют случаям снижения веса при падении численности сообщества; темным цветом отмечены значимые изменения ($p<0.05$); знак “–“ соответствует недостаточному для сравнения объему выборок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, при циклических колебаниях численности, которые обычно происходят при стабильных условиях, наблюдается эндогенная регуляция численности. Внутрипопуляционные процессы, регулирующие численность, влияют на популяционные параметры, в нашем случае на вес тела зверьков. В случае нециклических колебаний чис-

ленность регулируется внешними факторами, в первую очередь метеоусловиями, поэтому на весе данные изменения не отражаются.

Анализ изменений веса зверьков при перепадах численности может использоваться как индикатор, дающий возможность отличить циклические колебания численности от флуктуаций. Однако полученные результаты носят предварительный характер, а обозначенная проблема требует новых тщательных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Захаров В.М., Шефтель Б.И., Дмитриев С.Г. Изменение климата и популяционная динамика: возможные последствия (на примере мелких млекопитающих в Центральной Сибири) //Успехи современной биологии. 2011. Т. 131. № 5. С. 435–439.

Новиков Г.А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. Л.: Советская наука, 1949. 602 с.

Охотина М.В., Костенко В.А. Полиэтиленовая пленка–перспективный материал для изготовления ловчих заборчиков //Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР. Владивосток, 1974. С. 193–196.

Садыков О.Ф., Бененсон И.Е. Динамика численности мелких млекопитающих: концепции, гипотезы, модели. М.: Наука, 1992. 191 с.

Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory // Canadian Journal of Zoology. 1960. V. 38. № 1. P. 99–113.

Hansson L., Jaarola M. Body size related to cyclicity in microtines: dominance behaviour or digestive efficiency? //Oikos. 1989. V. 55. № 3. P. 356–364.

Ims R.A., Henden J.A., Killengreen S.T. Collapsing population cycles // Trends in Ecology & Evolution. 2008. V. 23. № 2. P. 79–86.

Sheftel B.I. Long-term and seasonal dynamics of shrews in Central Siberia // Annales Zoologici Fennici. Helsinki: Finnish Zoological Publishing Board, 1989. P. 357–369.

Sundell J., Norrdahl K. Body size-dependent refuges in voles: an alternative explanation of the Chitty effect // Annales Zoologici Fennici. Helsinki: Finnish Zoological and Botanical Publishing Board. 2002. P. 325–333.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие к изданию 3

Особенности микроструктуры эмали резцов представителей семейства беличьи (Mammalia, Rodentia, Sciuridae)
И.Ф. Арасланов 5

Влияние характеристик местообитания на формирование напочвенного покрова в северотаёжных скальных лесных сообществах (гора Волда Архангельская обл.)
А.А. Валекжанин, В.Н. Тарасова, Р. П. Обабко 14

Carina gallinae, или исследование степени и причин асимметрии килей молодых куриц *Gallus gallus* Linnaeus, 1758
А.А. Воробьёв 18

Acer platanoides L. (Aceraceae): разработка формулы для расчета площади проекции листовой пластинки
С.И. Габдылвалиева, С.В. Федорова 23

Реконструкция растительных биомов Урала в голоцене по данным спорово-пыльцевого анализа
А.Т. Галимов 26

Запас и структура надземнойфитомассы южных субарктических тундр в районе нижнего течения р. Еркатаяха
А.М. Горбунова 31

Сопровождается ли инвазия *Acer negundo* L. гомогенизацией растительных сообществ?
Д.И. Дубровин 36

Сообщества эктопаразитов (Anoplura) мелких млекопитающих Среднего Приобья
В.Н. Кравченко, В.А. Петухов 43

Оптимизация условий ПЦР контрольного региона мтДНК налима (*Lota lota* L., 1758)
М.А. Крохалева 49

Реконструкция изменения природных условий голоцена по определению флористического состава торфа южной тундры Западной Сибири
А.О. Кузнецова, Я.В. Тихонравова, А.С. Афонин 54

Структурно-функциональныеосебенности корней рудеральных и петрофитных видов семейства Brassicaceae
А.В. Малахеева, М.В. Малыгин, О.С. Синенко 59

Поврежденность листьев инвазивного *Acer negundo* на Южном Урале
Д.А. Молчанова, А.Г. Мумбер 64

Индивидуальная изменчивость факультативного охотничьего поведения у общественных видов грызунов
А.А. Новиковская, С.Н. Пантелеева, Ж.И. Резникова 68

Всхожесть семян местных растений не подавляется в почвах из-под зарослей инвазивного *Acer negundo*
О.С. Рафикова 78

Сопоставление NDVI и наземных данных по надземной фитомассе и содержанию хлорофиллов в районе Карабашского медеплавильного завода
П.О. Сёмин, И.А. Сморкалов 83

Плейстоцен-голоценовые полевки (Rodentia, Arvicolinae) родов *Clethrionomys* и *Craseomys* Дальнего Востока (на примере пещеры Тетюхинская)
А.О. Усольцева, М.А. Фоминых 87

Изучение морфофункциональных особенностей чешуек из разных областей дорзальной поверхности переднего крыла самцов лимонницы (*Gonepteryx rhamni* L.) (Lepidoptera: Pieridae)
Ю.М. Чибиряк, Е.Ю. Захарова 92

Оценка состояния популяции степной кошки (*Felis lybica ornata*) в казахстанской части пустыниКызылкум
Г.В. Шакула 99
Трансгенерационные эффекты у подорожника большого из зон радиоактивного и химического загрязнения
Н.С. Шималина 109

Всегда ли снижение численности популяций мелких млекопитающих приводит к уменьшению веса особей?
В.Д. Якушов 116

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

ЭКОЛОГИЯ: ФАКТЫ, ГИПОТЕЗЫ, МОДЕЛИ

Материалы конференции молодых ученых

Редакторы:
С.Ю. Соковнина
А.М. Госьков
Н.О. Садыкова
И.А. Сморкалов
А.Н. Созонтов
Н.С. Шималина

Вёрстка и обложка:
А.Н. Созонтов

Подписано в печать 05.12.2019.

Формат 60×90; $^{1}/_{16}$
Гарнитура PetersburgC
Печать цифровая
Печатных листов 7,69

Тираж 50 экз.
Заказ № 11163

Отпечатано в рекламном агентстве Reaction
г. Екатеринбург, ул. Первомайская, 77 литер Х