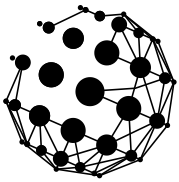
Институт экологии растений и животных УрО РАН

ЭКОЛОГИЯ: ФАКТЫ, ГИПОТЕЗЫ, МОДЕЛИ

Материалы Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной Международному году фундаментальных наук
18–22 апреля 2022 г.



Екатеринбург
2022

УДК 574 (061.3)
Э 40

ИЭРиЖ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

Совет молодых учёных ИЭРиЖ

Э 40 **Экология:** факты, гипотезы, модели. Материалы конф. молодых ученых, 18–22 апреля 2022 г. / ИЭРиЖ УрО РАН — Екатеринбург: ООО Универсальная Типография «Альфа Принт», 2022. — 182 с.

В сборнике опубликованы материалы Всероссийской конференции молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели», посвященной Международному году фундаментальных наук. Конференция проходила с 18 по 22 апреля 2022 г. на базе Института экологии растений и животных УрО РАН. Организаторами мероприятия выступили ИЭРиЖ УрО РАН, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина и Информационный центр по атомной энергии.

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 молекулярном, видовом, популяционном и экосистемном уровнях, анализу ископаемых остатков различных местонахождений, этологии, экологическим циклам углерода, анализу экологических закономерностей эволюции, поиску механизмов адаптации инвазивных видов к новым условиям, а также популяционным аспектам экотоксикологии.

В оформлении обложки использована фотография победителя фотоконкурса конференции Шкляр Кирилла Олеговича «Всевидящее око».

ISBN 978-5-6048857-5-8

© Авторы, 2022
© ИЭРиЖ УрО РАН, 2022
© ООО Универсальная Типография «Альфа Принт», 2022

ПРЕДИСЛОВИЕ К ИЗДАНИЮ

На базе Института экологии растений и животных УрО РАН 18–22 апреля 2022 года прошла традиционная Всероссийская конференция молодых учёных «Экология: факты, гипотезы, модели», приуроченная к Международному году фундаментальных наук. Как и всегда, конференция стала местом притяжения для начинающих исследователей и их руководителей, дав им прекрасную возможность познакомиться с единомышленниками и обсудить свои исследования.

В работе конференции приняли участие молодые ученые из 38 организаций, включая 14 учреждений РАН, 16 ВУЗов Российской Федерации, 3 средних образовательные учреждения, 1 ВУЗ и 1 исследовательский институт Казахстана, 1 учреждение дополнительного образования, 1 административное учреждение и 1 государственный природный заповедник. Помимо обширной географии, разнообразным был и статус участников: среди авторов работ можно встретить научных работников и преподавателей (30), аспирантов (25), студентов магистратуры (18) и бакалавриата (24), инженеров и лаборантов (10), учащихся школ (5). В качестве слушателей зарегистрировалось 75 человек – организационный комитет надеется увидеть многих из них в будущем с собственными исследованиями. За время конференции вниманию конкурсной комиссии и слушателей было представлено 34 стендовых и 56 устных докладов.

В ходе выступлений и защит стендов молодые учёные получили ценные комментарии от более опытных коллег и других участников, благодаря чему в исследования были внесены коррективы, необходимые для повышения качества публикаций. Как и сама жизнь, конференция не остаётся неизменной и постоянно эволюционирует: так, несмотря на отмену ограничений по сдерживанию COVID-19, онлайн-формат представления работы упразднять не стали. Это позволило принять участие молодым исследователям, не имевшим возможности посетить конференцию лично (а их было немало – 22 человека).

Неизменный интерес участников конференции вызывают пленарные лекции. В этом году с ними выступали приглашенные гости (д.г-м.н. Герман А.Б., к.б.н. Валдайских В.В., представитель департамента исследовательского оборудования Новиков А.Л., основатель проекта EkaterinBird к.б.н Садыкова Н.О., популяризатор науки и научный редактор портала antropogenez.ru к.б.н. Дробышевский С.В.) и сотруд-

ники самого ИЭРиЖ (д.б.н. Ширяев А.Г.). Кроме того, конференция запомнится участникам, не только пленарными лекциями, но и впервые организованными мастер-классами: с советами из разных областей научной работы выступили д.б.н Воробейчик Е.Л., Сибиряков П.А., к.б.н. Созонтов А.Н.

В шестой раз был проведен фотоконкурс, ставший ещё одной важной традицией конференции. Фотографами-натуралистами было прислано более 50 работ, а снимок-победитель украсил обложку сборника материалов конференции.

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), экологических циклов углерода, 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 1962–2021 гг. можно ознакомиться по ссылке: https://ipae.uran.ru/library/publications_pdf/proceedings/youth_conference_in_ipae.

Редколлегия

Влияние пестицидов и минеральных удобрений на бактериальное сообщество возделываемых почв

Т.Н. Ажогина, М.В. Климова, Ш.К. Карчава, Л.Е. Хмелевцова

Южный федеральный университет, г. Ростов-на-Дону

Ключевые слова: сельскохозяйственные почвы, бактериальное сообщество, пестициды, минеральные удобрения

Почва играет важную роль в производстве продуктов питания. Существующие методы ведения сельского хозяйства могут снижать биоразнообразие почв в агроэкосистемах и продуктивность растений (Gomiero et al., 2011). Одно из важных значений для устойчивого функционирования почвенных экосистем имеет разнообразие почвенных бактерий (Yang et al., 2021).

Изменения в почвенном микробиоме могут служить индикатором воздействия различных агротехник на качество почвы. В сельском хозяйстве широко используются неорганические удобрения и пестициды, что может приводить к изменению pH почвы и ее деградации. Однако данные о влиянии этих веществ на микробное сообщество почвы на сегодняшний день противоречивы (Khmelevtsova et al., 2022). Целью работы: изучить влияние минеральных удобрений и пестицидов на бактериальное сообщество черноземных сельскохозяйственных почв Ростовской области.

Полевой эксперимент проводили в пос. Рассвет Ростовской области. На экспериментальных участках выращивали нут (*Cicer arietinum* L.) и горох (*Pisum sativum* L.) в 4-х вариантах обработок: контроль, удобрения (N40P40K40), пестициды, совместное внесение удобрений и пестицидов. Было заложено 8 участков площадью 20×12 м^2. Образцы почвы отбирали на глубине 0–20 см для каждого участка методом «конверта». Из почвы выделяли тотальную ДНК, амплифицировали участок V3-V4 16S рРНК с последующей индексацией ампликонов. Последовательности анализировали секвенированием следующего поколения с использованием системы MiSeq, затем группировали в операционные таксономические единицы (OTU) с порогом сходства последовательностей 97%. Для характеристики α-разнообразия бактериального сообщества были рассчитаны индексы Чао 1, Шеннона и Симпсона. Статистический анализ проводился с помощью STATISTICA 12 (Statsoft, США). Сравнение бактери-

альных сообществ в зависимости от культур, периодов отбора проб и условий обработки сравнивали с использованием U-критерия Манна-Уитни и дисперсионного анализа Краскела-Уоллиса (ANOVA) с последующим множественным сравнением средних рангов для всех групп. Уровень значимости был установлен на уровне $p < 0.05$.

Показано, что на уровне доменов во всех изученных образцах почв преобладали бактерии. Количество архей было незначительным (0–0.3% от числа всех прокариот). Наиболее распространенными филумами бактерий были Actinobacteria (17.65–32.26%), Proteobacteria (17.73–28.24%), Planctomycetes (10.11–21.27%), Acidobacteria (5.26–11.11%), Verrucomicrobia (3.91–9.21%), Bacteroidetes (3.61–11.25%), Gemmatimonadetes (2.46–7.99%), Chloroflexi (0.99–7.09%). Чувствительными к внесению удобрений и пестицидов филумами являлись Gemmatimonadetes и Chlorobi. С помощью критерия Краскела-Уоллиса были выявлены статистически значимые различия в их относительной численности между почвами с различной обработкой (Gemmatimonadetes $\chi^2 = 8.381$, $p = 0.035$; Chlorobi $\chi^2 = 8.360$, $p = 0.039$). На относительную численность филумов Actinobacteria ($p = 0.018$), FBP ($p = 0.041$), OD1 ($p = 0.003$), OP11 ($p = 0.040$) и SR1 ($p = 0.032$) больше влияло возделывание растений. Так, время отбора проб было статистически значимым фактором, влияющим на численность этих таксонов. В процессе роста культур относительное обилие Actinobacteria увеличивалось (с 26.0 до 28.2 %), а FBP (с 0.25 до 0.16 %), OD1 (с 1.08 до 0.34 %), OP11 (с 0.05 до 0.02 %)) и SR1 (с 0.004 до 0.0%) уменьшилось. Существенных различий между культурами на уровне типов не наблюдалось, за исключением TM7 (P=0.031), относительное обилие которого было выше в почвах под горохом (0.81 %), чем под нутом (0.58 %). Статистически значимых различий в α-разнообразии микробных сообществ в зависимости от условий эксперимента не обнаружено.

Таким образом, внесение минеральных удобрений и средств химической защиты растений может влиять на таксономический состав и относительную численность бактериальных сообществ сельскохозяйственных почв, и не влияет на их α-разнообразие.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 21-76-10048 в Южном федеральном университете

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Khmelevtsova L.E., Sazykin I.S., Azhogina, T.N., Sazykina M.A. Influence of Agricultural Practices on Bacterial Community of Cultivated Soils // Agriculture. 2022. Vol. 12. № 3. P. 371–392.

Gomiero T., Pimentel D., Paoletti M.G. Environmental impact of different agricultural management practices: conventional vs. organic agriculture //Critical reviews in plant sciences. 2011. Vol. 30. № 1–2. P. 95–124.

Yang L., Barnard R., Kuzyakov Y., Tian J. Bacterial communities drive the resistance of soil multifunctionality to land-use change in karst soils // European Journal of Soil Biology. 2021. Vol. 104. P. 103313–103322.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-5-7

Абнормальное стачивание передних зубов пещерных медведей Урала

И.Ф. Арасланов[1], Д.О. Гимранов[2]

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

Клиновидные дефекты – повреждения твёрдых тканей зуба некариозной природы, наблюдаемые преимущественно в пришеечной зоне (Лукьяновский и др., 1984; Шевелюк, Макеева, 2011). Следы абнормального стачивания имеют форму вдающегося внутрь клина, основанием которого является исходный контур стенки зуба в поперечном сечении. Встречаемость клиновидных дефектов в зубах крупных наземных млекопитающих главным образом указывает на питание абразивными травяными кормами (Лукьяновский и др., 1984; Панковский и др., 2015). На текущий момент единственными хищными животными (Carnivora) с патологией зубных тканей указанного типа являются пещерные медведи (*Ursus spelaeus* sensu lato) (Breuer, 1933; Frischauf, 2016).

В позднем плейстоцене Урала обнаруживают костный материал и зубы двух видов пещерных медведей: большого пещерного медведя (*U. kanivetz* Verestchagin, 1973) и малого пещерного медведя (*U.* ex gr. *savini–rossicus*) (Барышников, 2007; Kosintsev, 2007; Гимранов, Косинцев, 2022). Местонахождения с останками *U.* ex gr. *savini–rossicus*, по сравнению с таковыми *U. kanivetz*, малочисленны (Гимранов, Косинцев, 2022). В большинстве из них находки малого пещерного медведя единичны, что обуславливает низкую степень изученности морфологии и экологии вида (Gimranov et al., 2022; Гимранов, Косинцев, 2022). Исследование таких специфических макроповреждений зубов как клиновидные дефекты позволяет расширить представление об особенностях питания пещерных медведей (Breuer, 1933; Frischauf, 2016).

В ходе работы был изучен 1741 резец *U. kanivetz* из пещер Аша 1 (355 экз.), Победы (615 экз.), Заповедная (213 экз.), Тайн (187 экз.), Игнатьевская (371 экз.). Также исследованы 1080 резцов *U.* ex gr. *savini–rossicus* из пещеры Иманай. Была определена частота встречаемости нижних и верхних резцов с дефектами в процентах. Проводился расчёт коэффициента (индекса) соотношения встречаемости дефектных нижних (a) и верхних (b) резцов (k): $k = a/b$. Расчеты проводились в пакете программ MS Excel 2020.

Было установлено, что у большого пещерного и малого пещерного медведей клиновидные дефекты чаще наблюдались на нижних резцах.

Встречаемость зубов с клиновидными дефектами большого пещерного медведя наименьшая в находках из пещеры Тайн (0.5%), наибольшая – в находках из пещеры Заповедная (7.6%). Для выборки резцов медведей группы *U.* ex gr. *savini–rossicus* из пещеры Иманай встречаемость равна 4.5%.

Анализ выборок резцов с патологией пришеечного стачивания из пещер Урала показал отсутствие значимых различий между видами пещерных медведей по частоте встречаемости клиновидных дефектов резцов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность с.н.с. лаборатории палеоэкологии ИЭРиЖ УРО РАН Косинцеву П.А. и Ерохину Н.Г. (музей ИЭРиЖ УрО РАН) за предоставленный материал. Исследование выполнено при финансовой поддержке РНФ, проект № 20-74-00041.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барышников Г.Ф. Семейство Медвежьи (Carnivora, Ursidae). СПб.: Наука, 2007. 541 с.

Гимранов Д.О., Косинцев П.А. Пещерные медведи (*Ursus spelaeus* sensu lato) Урала // Палеонтологический Журнал. 2022. Т. 793. № 1. С. 97–106.

Лукьяновский В.А., Белов А.Д., Беляков И.М. Болезни костной системы животных // М.: Колос, 1984. 254 с.

Панковский В.Б., Гиря Е.Ю., Саблин М.В. Трасологические критерии отличия предметов первобытного искусства и остатков фауны с естественными изменениями // Stratum plus. 2015. № 1. С. 169.

Шевелюк Ю.В., Макеева И.М. Рабочая классификация клиновидных дефектов зубов // Стоматология для всех. 2011. № 3. С. 16–21.

Breuer R. Über das Vorkommen sogenannter keilfürmiger Defekte an den Ziihnen von Ursus spelaeus und deren Bedeutung für die Paliiobiologie // Paliiobiologica. 1933. Vol. 5. P. 103–114

Frischauf C., Gockert R., Kavcik-Graumann N., Rabeder G. Alpine Cave Bears Comparative “Kiskevély Knives“ Indicate the Menu of Alpine cave bears. Comparative studies on wedge shaped defects of canines and incisors // Cranium. 2016. Vol. 33. № 1. P. 14–17.

Gimranov D., Bocherens H., Kavcik-Graumann N., Nagel D., Rabeder G. The cave bears from Imanay Cave (Southern Urals, Russia) // Historical Biology. 2022. P. 1–9.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-8-9

Динамика разнообразия растительных сообществ на эталонных площадях Ильменского государственного заповедника

Е.Е. Артеменко

Южно-Уральский федеральный научный центр минералогии и геоэкологии УрО РАН, г. Миасс

Ключевые слова: Ильменский государственный заповедник, геоботаника, эталонные пробные площади, альфа разнообразие, общее проективное покрытие

Ильменский государственный заповедник (ИГЗ) — территория с особым режимом охраны; с момента создания хозяйственная деятельность на территории ИГЗ ограничена. Антропогенное влияние на растительный покров и его развитие в заповеднике минимально.

На территории ИГЗ проводились комплексные геоботанические исследования (1990-2001г.), были заложены 20 фитомониторинговых пробных площадей (ПП), расположенных в типичных растительных сообществах и являющихся эталонными для Ильменского заповедника. ПП были разных типов: 10 лесных, 2 луговых, 2 болотных, 5 степных и 1 сообщество зарослей степных кустарников (Горчаковский и др., 2005).

Повторные наблюдения на площадях фитомониторинга могут характеризовать состояние комплекса растительности заповедника, неподверженной антропогенным воздействиям. Цель: оценить изменения в состоянии растительных сообществ на эталонных площадях ИГЗ за последние 20 лет.

Использовали метод пробных площадей. Для сравнительного анализа использовали данные геоботанических описаний эталонных площадок, опубликованных П.Л. Горчаковским с соавторами в 2005 г., и описания, сделанные в 2021 г. Новые описания выполнялись на тех же ПП или ПП, соответствующих описаниям прошлых лет, находящихся в том же типе сообщества, если маркировочные столбы отсутствовали.

Сравнение групп описаний по количественным показателям с нормальным распределением проводили в ходе однофакторного дисперсионного анализа. Проверку требований метода осуществляли с помощью критериев: Левена — для оценки однородности дисперсий, Шапиро-

Уилка — для оценки нормальности распределения остатков. Эффекты считали статистически значимыми при $p < 0.05$. Графические построения выполнены в пакете PAST (v. 3.15, Нохрин, 2018).

Не было обнаружено статистически значимой динамики значений видового богатства (рис. А). Также не обнаружены статистически значимые различия значений проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса (рис. Б).

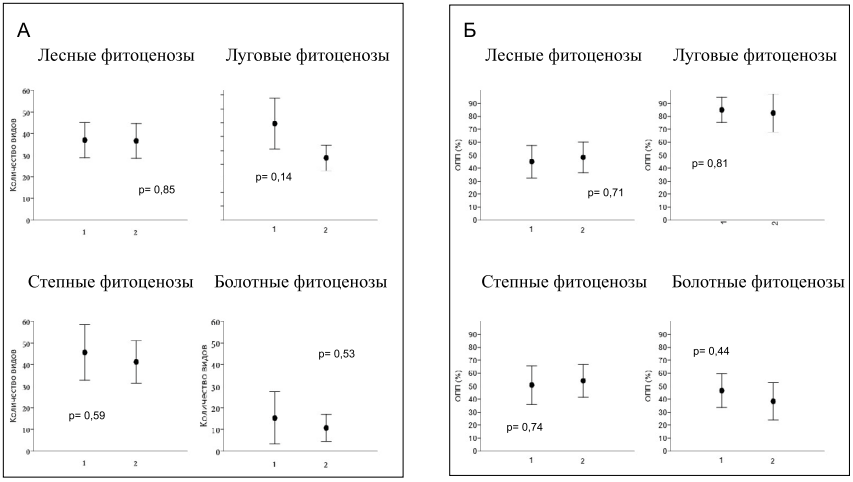


Рисунок. Число видов (А) и общее проективное покрытие (ОПП) (Б) травяно-кустарничкового яруса на площадях Ильменского заповедника: по описаниям из книги П.Л. Горчаковского с соавторами 2005 г. (1) и по описаниям 2021 г. (2).

Статус территории с особым охраняемым режимом обуславливает стабильное состояние основных характеристик растительных сообществ Ильменского государственного заповедника. Для дальнейших исследований необходимо проанализировать видовой состав растений на исследуемых ПП.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горчаковский П.Л., Золотарева Н.В., Коротеева Е.В., Подгаевская Е.Н. Фиторазнообразие Ильменского заповедника в системе охраны и мониторинга. Екатеринбург: Гощицкий, 2005. 192 с.

Нохрин Д.Ю. Лабораторный практикум по биостатистике. Челябинск: Челябинский государственный университет, 2018. 289 с.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-10-11

Трансформация катионного состава почв под воздействием экзотического *Eisenia nana* (Opisthopora, Lumbricidae): полевой эксперимент

К.А. Бабий, С.Ю. Князев, Е.В. Голованова

Омский государственный педагогический университет, г. Омск

Ключевые слова: дождевые черви, почвенные макроэлементы, инвазии, полевые мезокосмы, Западная Сибирь

Опережающее потепление климата по сравнению с общемировыми тенденциями (Callaghan et al., 2021) и высокая степень трансформированности природных систем в Западной Сибири (Игенбаева, 2006; Kirpotin et al., 2021) создают предпосылки для изменения ареалов живых организмов и усиливают потенциальную возможность внедрения экзотических видов в экосистемы (Bellard et al., 2016; Rembold et al., 2017). Распространение экзотических видов может оказывать различное влияние на функционирование экосистем и биоразнообразие, поэтому данный процесс признан одним из основных факторов глобальных изменений (Simberloff, 2011; IPBES 2019). Подобные виды стали причиной вымирания растений, рептилий, птиц и млекопитающих (Bellard et al., 2016), в частности чужеродные виды деревьев способны изменять характер предоставления экосистемных услуг растениями (Castro-Diez et al., 2019).

Ярким примером вселенцев в почвенной среде являются дождевые черви, так как они являются почвенными инженерами (Eisenhauer, 2010; Frelich et al., 2019). Выделяют около 100 видов-вселенцев дождевых червей, которые обладают широким ареалом, и их распространение часто связывают с деятельностью человека (Hendrix et al., 2008; Blakemore, 2009). Экзотические черви оказывают сильное воздействие на функционирование экосистемы, изменяя физические и химические показатели почвы, эмиссию парниковых газов, круговорот воды и питательных веществ, в том числе макроэлементов (Eisenhauer et al., 2012; Lubbers et al., 2013; Blouin et al., 2013). При этом направления изменения доступности макроэлементов не однонаправленные. Фалко с соавторами (2015) в своем исследовании показали, что доступность макроэлементов (кальция, магния и калия) в почве может уменьшаться в результате внедрения дождевых червей, но по данным Добсона

с соавторами (2017) вселение инвазивных видов приводило к повышению доступного магния и калия в верхних слоях почвы.

За счет возможности переноса по речным системам (гидрохория) в почвы Омской области внедрился экзотический вид *Eisenia nana* Perel, 1985 (Golovanova et al., 2021), который ранее считался эндемиком Рудного Алтая (Перель, 1985). Однако на сегодняшний день мало что известно о потенциальных подземных вторжениях в Западной Сибири и их влиянии на доступность макроэлементов.

Поэтому **целью** данного исследования является изучение воздействия экзотического *E. nana* и аборигенного *E. nordenskioldi* на изменение доступности катионов NH_4^+, K^+, Na^+, Mg^{2+}, Ca^{2+}. Также было рассмотрено влияние их совместного обитания.

Задачи:

1. Определить содержание доступных катионов в послойно отобранных образцах почв;
2. Оценить различия во влиянии на доступность катионов между вселенцем и нативным видами;
3. Оценить влияние совместного обитания двух видов на доступность катионов в почве.

Для решения поставленных задач нами заложен эксперимент в полевых почвенных мезокосмах, который позволяет максимально приблизиться к естественным условиям с возможностью ввода исходных данных (Kampichler et al., 2001). *E. nana* скорее всего может составить конкуренцию нативному виду *Eisenia nordenskioldi* (Eisen 1879), так как оба вида принадлежат к одной экологической группе, поэтому в исследовании сравнивается именно это пара.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевой имитационный эксперимент в мезокосмах был проведён в вегетационный период 2019 года (90 суток) на территории исследовательского полевого стационара Омского государственного педагогического университета, г. Омск. Почва на участке исследования соответствует типу лугово-черноземные (Calcic Chernozem по WRB, 2006).

Мезокосмы были изготовлены из пластиковых труб длиной 50 см и диаметром 25 см, каждую из которых заполняли почвой, отобранной на площадке исследования с сохранением естественного профиля. Почву предварительно просеивали для удаления макрофауны с помощью сита с диаметром ячеек 4 мм. В качестве подстилки были использованы высушенные листья *Populus tremula* (L.) массой 12.0±0.1 г на каждую ёмкость. Мезокосмы были помещены в почву для ассоциации со средой обитания. Дно и крышка каждого мезокосма были заклеены тканью для сит (мельничный газ), проницаемой для воды и воздуха.

Половозрелые особи дождевых червей были отобраны в мае 2019 года на территории Омской области: *E. nana* в окрестностях с. Чернолучье, *E. nordenskioldi* в г. Омске на территории Парка культуры и отдыха имени 30-летия Победы. В каждый мезокосм поместили суммарно по 12 особей дождевых червей: по видам отдельно и совместно (6 *E. nana* + 6 *E. nordenskioldi*). Также закладывали контрольные мезокосмы без червей. Каждый вариант эксперимента был воспроизведён в пяти повторностях – всего 20 мезокосмов.

По окончанию эксперимента, мезокосмы были выкопаны и разобраны послойно с отбором почвенных проб. Для анализа были отобраны и высушены образцы из верхних 30 см почвы с шагом 5 и 10 см.

Определение количественного состава водорастворимых форм катионов аммония, калия, натрия, магния и кальция в образцах почв было проведено с помощью системы капиллярного электрофореза «Капель-104Т» (Люмэкс, Россия) в соответствии с методикой ПНД Ф 16.1:2:2.2:2.3.74-2012.

Нормальность данных оценивали с помощью теста Шапиро-Уилка в программном пакете Statistica 13.0. Оценку влияния дождевых червей на катионный состав провели с помощью однофакторного дисперсионного анализа ANOVA, а также попарного критерия Тьюки (Tukey HSD test) в программном пакете Statistica 13.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Доступность макроэлементов в почве менялась с глубиной мезокосма (табл. 1). Фактор «слой почвы» повлиял на содержание всех измеренных катионов. Различное влияние на макроэлементы в зависимости от слоя также обнаружено в почвах северо-востока США, где внедрение инвазивных видов привело к увеличению водорастворимых форм ионов кальция, калия и магния в горизонте А и к снижению ионов калия в горизонте В (Dobson et al., 2017).

Таблица 1. Результаты однофакторного теста ANOVA для оценки различий ионного состава почв в разных слоях почвы .

Фактор	*df*	NH_4^+	K^+	Na^+	Mg^{2+}	Ca^{2+}
Слой	4	3.49**	13.1***	42.3***	84.9***	88.7***

В таблице приведены соответствующие значения критерия Фишера F. Уровень значимости результатов исследований обозначен «*» – $p < 0.05$; «**» – $p < 0.01$; «***» – $p < 0.001$.

В верхних пяти сантиметрах почвы есть значимые различия между вариантами по содержанию магния и кальция (табл. 2). Доступность магния увеличилась во всех вариантах с дождевыми червями по сравнению

с контролем, а доступность кальция увеличилась в вариантах с нативным *E. nordenskioldi* и при совместном обитании двух видов (рис. 1). Увеличение доступности кальция (Versteegh et al., 2014) и магния (Wu et al., 2020) в почве можно объяснить наличием известковых желез у дождевых червей, причем разница между моновариантами *E. nana* и *E. nordenskioldi* определяется индивидуальными различиями в количестве продукции карбоната кальция (Versteegh et al., 2014). В слое 5–10 значимых различий по доступности катионов не обнаружено (табл. 2). В слое 10–15 см и нативный, и экзотический виды значимо увеличили содержание доступного натрия относительно контрольной почвы (табл. 2, рис. 2).

Таблица 2. Результаты однофакторного теста ANOVA для оценки влияния фактора «вид» на изменение ионного состава почв в отдельных слоях.

Слой	*df*	NH_4^+	K^+	Na^+	Mg^{2+}	Ca^{2+}
0–5	3	0.87	0.49	0.23	6.89**	9.74***
5–10	3	1.98	0.21	1.14	0.76	0.73
10–15	3	0.87	2.12	4.75*	0.69	0.99
15–20	3	4.02*	1.39	0.63	1.43	1.87
20–30	3	5.00*	0.72	3.58*	1.82	1.01

В таблице приведены соответствующие значения критерия Фишера F. Уровень значимости результатов исследований обозначен «*» – $p < 0.05$; «**» – $p < 0.01$; «***» – $p < 0.001$.

Значимых отличий от контроля по содержанию катионов в слое 15–20 см нет (рис. 2). Тем не менее в вариантах с экзотическим *E. nana* (и моновариантами, и при совместном обитании с *E. nordenskioldi*) содержание аммония было значимо ниже, чем в вариантах, где обитал один нативный вид (рис. 2). Возможной причиной этих различий стала разница в бактериальном комплексе кишечника (Sun et al., 2020), так как есть данные, что содержание аммония может снижаться за счет бактериального окисления (de Menezes et al., 2018; Gong et al., 2018; Medina-Sauza et al., 2019).

В слое 20–30 см содержание доступного аммония в вариантах с совместным обитанием видов значимо выше, чем в моновариантах видов *E. nana* и *E. nordenskioldi* (рис. 2). Увеличение содержания аммония могло произойти из-за усиления минерализации органического азота в дивариантах по сравнению с моновариантами (Adejuyigbe et al., 2006; Chapuis-Lardy et al., 2010). Различия в показателях почвы между отдельными видами и их комбинациями, наблюдается не только для катионов как в нашем исследовании, но и для содержания азота и углерода в почве (Huang et al., 2016). Одним из потенциальных объяснений

этой разницы является факт, что виды дождевых червей при совместном обитании конкурируют друг с другом (Uvarov, 2009), что вызывает изменения в структуре сообщества и силе их влияния на показатели почвы (Hendrix et al., 2006). В этом же слое в вариантах, где присутствовал нативный вид, отмечается увеличение доступности натрия относительно контрольных мезокосмов (рис. 2), а в вариантах, где обитал только экзотический *E. nana*, различий не обнаружено (рис. 2).

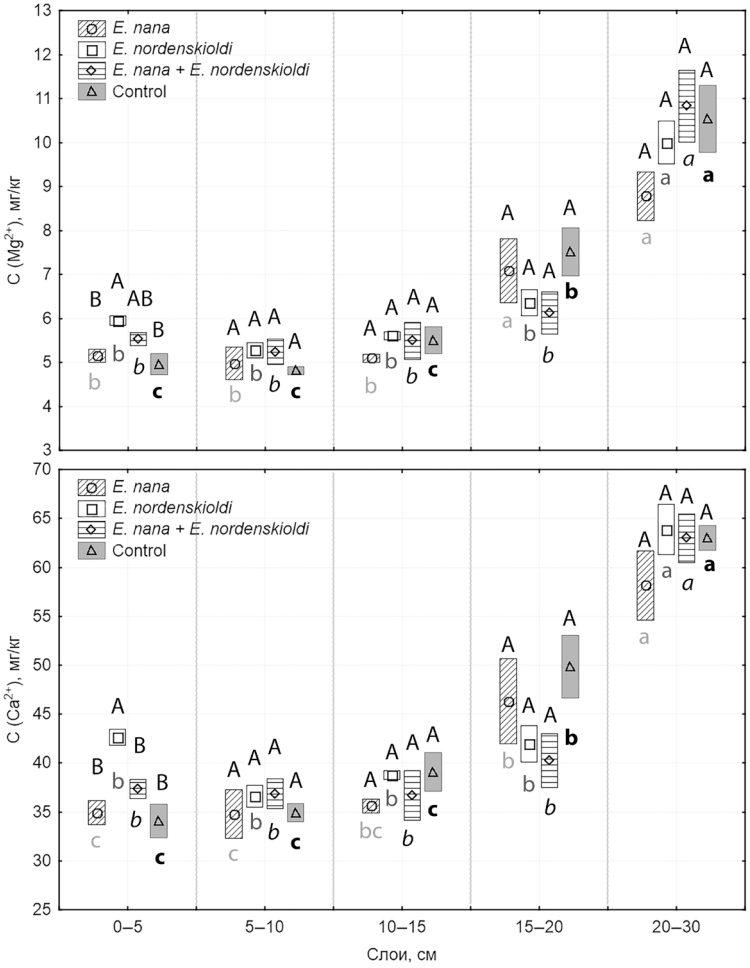


Рисунок 1. Содержание катионов магния и кальция в мезокосмах с различными видами дождевых червей и их комбинациями на разных слоях (среднее ± SE). Варианты, обозначенные разными буквами различаются по критерию Тьюки ($p < 0.05$). Заглавные буквы показывают сравнение между видами в каждом слое, прописные буквы показывают сравнения между слоями для каждого вида.

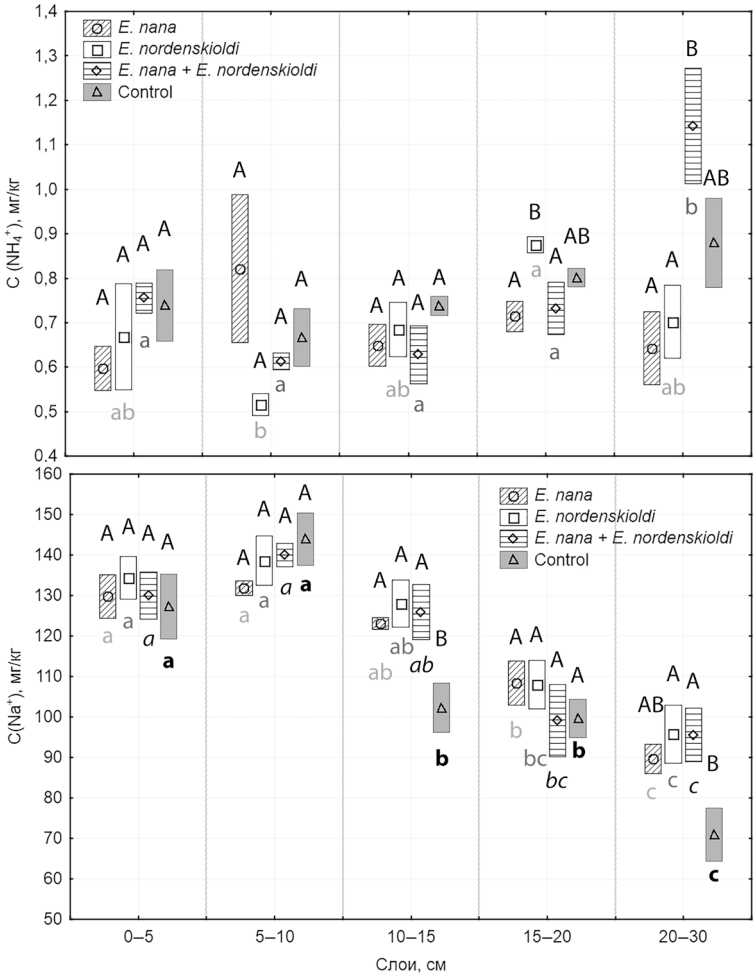


Рисунок 2. Содержание катионов аммония и натрия в мезокосмах с различными видами дождевых червей и их комбинациями на разных слоях (среднее ± SE). Варианты, обозначенные разными буквами различаются по критерию Тьюки ($p < 0.05$). Заглавные буквы показывают сравнение между видами в каждом слое, прописные буквы показывают сравнения между слоями для каждого вида.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

E. nana не влияет на доступность катионов калия, магния, кальция по сравнению с контролем. Причиной может быть небольшая продолжительность времени вегетационного периода (Nguyen Tu et al., 2020), за который дождевые черви просто не успевают трансформировать почву, поэтому дизайн нашего эксперимента предполагает еще два ва-

рианта длительностью в год и 2 года для изучения динамики процесса изменения доступности макроэлементов. Так как процессы трансформации элементного состава для каждого типа почвы индивидуальны (de Menezes et al., 2018; Babiy et al., 2021), то исследования в будущем нужно расширить, проведя полевые эксперименты на других типах почв.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Игенбаева Н.О. Антропогенная трансформация лесостепных ландшафтов Омского Прииртышья // Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. геогр. наук. Барнаул, 2006. 23 с.

Перель Т.С. Особенности фауны дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в Алтайских рефугиумах неморальной растительности // Доклады академии наук СССР. 1985. Т. 283. № 3. С. 752–756.

ПНД Ф 16.1:2:2.2:2.3.74-2012. Методика измерений массовой доли водорастворимых форм катионов в почвах, грунтах, глине, торфе, осадках сточных вод, активном иле, донных отложениях методом капиллярного электрофореза с использованием системы капиллярного электрофореза «Капель». Москва. 2012. 29 с.

Adejuyigbe C.O., Tian G., Adeoye G.O. Microcosmic study of soil microarthropod and earthworm interaction in litter decomposition and nutrient turnover // Nutrient Cycling in Agroecosystems. 2006. Vol. 75. № 1. P. 47–55.

Babiy K.A., Kniazev S.Yu., Golovanova E.V., Solomatin D.V. et al. What Determines Ion Content of Lumbricid Casts: Soil Type, Species, or Ecological Group? // Polish Journal of Ecology. 2021. Vol. 69. № 2. P. 96–110.

Bellard C., Genovesi P., Jeschke J.M. Global patterns in threats to vertebrates by biological invasions // Proceedings of the Royal Society B. 2016. Vol. 283. № 20152454. P. 1–9.

Blakemore R.J. Cosmopolitan earthworms – a global and historical perspective // Annelids in modern biology. NewYork: John Wiley, 2009. P. 257–283.

Blouin M., Hodson M.E., Delgado E.A., Baker G. et al. A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services: earthworm impact on ecosystem services // European Journal of Soil Science. 2013. Vol. 64. P. 161–182.

Callaghan T.V., Shaduyko O., Kirpotin S.N., Gordov E. Siberian environmental change: Synthesis of recent studies and opportunities for networking // Ambio. 2021. Vol. 50. P. 2104–2127.

Castro-Díez P, Vaz A.S., Silva J.S., van Loo M. et al. Global effects of non-native tree species on multiple ecosystem services // Biological Reviews. 2019. Vol. 94. № 4. P. 1477–1501.

Chapuis-Lardy L., Brauman A., Bernard L., Pablo A.L. et al. Effect of the endogeic earthworm Pontoscolex corethrurus on the microbial structure and activity related to CO_2 and N_2O fluxes from a tropical soil (Madagascar) // Applied Soil Ecology. 2010. Vol. 45. № 3. P. 201–208.

de Menezes A.B., Prendergast-Miller M.T., Macdonald L.M., Toscas P. et al. Earthworm-induced shifts in microbial diversity in soils with rare versus established invasive earthworm populations // FEMS Microbiology Ecology. 2018. Vol. 94. № 5. P. 1–14.

Diaz S., Settele J., Brondizio E.S., Ngo H.T. et al. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services // IPBES secretariat. 2019. 56 p.

Dobson A.M., Blossey B., Richardson J.B. Invasive earthworms change nutrient availability and uptake by forest understory plants // Plant Soil. 2017. Vol. 421. № 1–2. P. 175–190.

Eisenhauer N. The action of an animal ecosystem engineer: identification of the main mechanisms of earthworm impacts on soil microarthropods // Pedobiologia. 2010. Vol. 53. P. 343–352.

Eisenhauer N., Fisichelli N.A., Frelich L.E., Reich P.B. Interactive effects of global warming and 'global worming' on the initial establishment of native and exotic herbaceous plant species // Oikos. 2012. Vol. 121. P. 1121–1133.

Falco L.B., Sandler R., Momo F., Ciocco C.D. et al. Earthworm assemblages in different intensity of agri-cultural uses and their relation to edaphic variables // Pedobiologia. 2015. Vol. 3. P. 1–18.

Frelich L.E., Blossey B., Cameron E.K., Davalos A. et al. Side-swiped: ecological cascades emanating from earthworm invasions // Frontiers in Ecology and the Environment. 2019. Vol. 17. P. 502–510.

Golovanova E.V., Kniazev S.Y., Babiy K.A., Tsvirko E.I. et al. Dispersal of earthworms from the Rudny Altai (Kazakhstan) into Western Siberia // Ecologica Montenegrina. 2021. Vol. 45. P. 48–61.

Gong X.,Jiang Y., Zheng Y., Chen X. et al. Earthworms differentially modify the microbiome of arable soils varying in residue management // Soil Biology and Biochemistry. 2018. Vol. 121. P. 120–129.

Hendrix P.F., Callaham M.A., Drake J.M., Huang C.Y. et al. Pandora's box contained bait: the global problem of introduced earthworms // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2008. Vol. 39. P. 593–613.

Hendrix, P.F., Baker, G.H., Callaham, M.A., Damoff, G.A. et al. Invasion of exotic earthworms into ecosystems inhabited by native earthworms // Biological Invasions. 2006. Vol. 8. № 6. P. 1287–1300.

Huang C.Y., González G., Hendrix P. Resource utilization by native and invasive earthworms and their effects on soil carbon and nitrogen dynamics in Puerto Rican soils // Forests. 2016. Vol. 7. № 277. P. 1–18.

IUSS Working Group WRB. World reference base for soil resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports. FAO. Rome, 2006. 145 pp.

Kampichler C., Bruckner A., Kandeler E. Use of enclosed model ecosystems in soil ecology: a bias towards laboratory research // Soil Biology and Biochemistry. 2001. Vol. 33. № 3. P. 269–275.

Kirpotin S.N., Callaghan T.V., Peregon A.M., Babenko A.S. et al. Impacts of environmental change on biodiversity and vegetation dynamics in Siberia // Ambio. 2021. Vol. 50. P. 1926–1952.

Lubbers I.M., van Groenigen K.J., Fonte S.J., Six J. et al. Greenhouse-gas emissions from soils increased by earthworms // Nature Climat Change. 2013. Vol. 3. P. 187–194.

Medina-Sauza R.M., Álvarez-Jiménez M., Delhal A., Reverchon F. et al. Earthworms building up soil microbiota, a review // Frontiers in Environmental Science. 2019. Vol. 7. № 81. P. 1–20.

Nguyen Tu T., Vidal A., Quénéa, K. et al. Influence of earthworms on apolar lipid features in soils after 1 year of incubation // Biogeochemistry. 2020. Vol. 147. P. 243–258.

Rembold K., Mangopo H., Tjitrosoedirdjo S.S., Kreft H. Plant diversity, forest dependency, and alien plant invasions in tropical agricultural landscapes // Biological Conservation. 2017. Vol. 213. P. 234–242.

Simberloff D. How common are invasion-induced ecosystem impacts? // Biological Invasions volume. 2011. Vol. 13. P. 1255–1268.

Sun M., Chao H., Zheng X., Deng S. et al. Ecological role of earthworm intestinal bacteria in terrestrial environments: A review // Science of The Total Environment. 2020. Vol. 740. № 140008. P. 1–12.

Uvarov A.V. Inter- and intraspecific interactions in lumbricid earthworms: Their role for earthworm performance and ecosystem functioning // Pedobiologia. 2009. Vol. 53. № 1. P. 1–27.

Versteegh E.A.A., Black S., Hodson M.E. Environmental controls on the production of calcium carbonate by earthworms // Soil Biology and Biochemistry. 2014. Vol. 70. P. 159–161.

Wu J., Zhang C., Xiao L., Motelica-Heino M. et al. Impacts of earthworm species on soil acidification, Al fractions, and base cation release in a subtropical soil from China // Environmental Science and Pollution Research. 2020. Vol. 27. № 27. P. 33446–33457.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-12-20

Влияние типа леса на дыхание почвы и лесной подстилки в районе действия Среднеуральского медеплавильного завода

А.В. Беспалова

Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург

Ключевые слова: дыхание почвы, медеплавильный завод, загрязнение, тяжелые металлы, восстановление

Дыхание почвы – экосистемный процесс, при котором углекислый газ высвобождается из почвы в результате биохимических процессов (Luo, Zhou, 2006). Исследования почвенной эмиссии CO_2 стали особенно активны в последнее десятилетие, поскольку это второй по величине поток углерода между атмосферой и наземными экосистемами и существует много белых пятен в понимании его функционирования. Как один из ключевых процессов экосистем, дыхание почвы связано с продуктивностью экосистем, плодородием почвы и региональными и глобальными углеродными циклами. Поскольку глобальный углеродный цикл регулирует изменение климата, дыхание почвы также имеет к этому отношение.

Количественная оценка дыхания почвы является важнейшей частью для контроля эмиссии углекислого газа с поверхности суши. Необходимо развитие прогностического понимания почвенного дыхания, направленное на академические, коммерческие и политические задачи.

Цель работы – оценить влияние типа леса на скорость эмиссии углекислого газа в районе загрязнения тяжелыми металлами. Задачи: определить интенсивность дыхания почв в полевых условиях, проанализировать полученные в разных биотопах (березняки, ельники-пихтарники) данные.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работы проведены возле крупного предприятия цветной металлургии – Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), непрерывно действующего с 1940 г., расположенного в подзоне южной тайги около г. Ревды Свердловской обл., в 50 км к западу от Екатеринбурга. Объектом исследования являются почвы импактных (загрязненных) и фоновых территорий. Состав основных ингредиентов выбросов –

газообразные соединения серы, фтора и азота, а также пылевые частицы с сорбированными тяжелыми металлами (медь, свинец, цинк, кадмий, железо, ртуть и др.) и металлоидами (мышьяк). Полевые исследования провели 1–10 июля 2021 г. в районе действия СУМЗ в березовых и елово-пихтовых лесах.

Скорость общего потока CO_2 измеряли на 41 пробной площади (25×25 м^2) в сходных ландшафтных и почвеннорастительных условиях на удалении от 1.7 до 29.4 км к западу от завода в фоновой (20–30 км от завода) и импактной (1–3 км) зонах полевым респирометром Li-8100A (Li-Cor bioscience), который работает по принципу закрытого динамического камерного метода (Field et al., 1989). На каждой ПП измерения проводили в 5 случайных точках. В каждой точке определяли общую эмиссию CO_2 и дыхание подстилки. Всего было сделано 410 измерений.

Для определения интенсивности дыхания лесной подстилки в полевых условиях и разделения общей эмиссии на эмиссию из лесной подстилки и минеральных горизонтов почвы была использована оригинальная методика (Сморкалов, 2016).

Статистический анализ средних значений на пробную площадь проводили в среде R. Для анализа использовали двухфакторный дисперсионный анализ (ANOVA). Учетная единица – пробная площадь.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Диапазон значений общего дыхания почвы в районе СУМЗ составляет 4.93–35.18 мкмоль CO_2/м^2/сек (рис. 1). Скорость эмиссии значимо не различалась между разными типами биотопов и в разных зонах загрязнения. Интенсивность общего почвенного дыхания слабо уменьшалась с увеличением загрязнения: возле СУМЗа: оно было в 1.16 раз меньше по сравнению с фоновой территорией.

Полученные значения дыхания подстилки составляют 0.5–10.01 мкмоль CO_2/м^2/сек (рис. 2). Средние значения на загрязненных территориях варьируются от 1.31 до 10.01 мкмоль CO_2/м^2/сек и значительно превышали фоновые (p <0.01). Однако в разных типах леса показатель меняется также незначительно: самые низкие значения показали фоновые березняки, а самые высокие – березняки на импакте (0.5 и 6.19 мкмоль CO_2/м^2/сек соответственно). В исследованиях 2011–2013 годах дыхание лесной подстилки регистрировало относительную стабильность в градиенте загрязнения и в хвойных лесах она была в среднем в 1.8 раз выше, чем в лиственных (Сморкалов, Воробейчик, 2016).

Зависимость запасов подстилки в березняках и ельниках от зоны техногенной нагрузки представлена на рис. 3. Наименьшие значения наблюдали на фоновом березняке, а наибольшие – в импактном ельни-

ке (0.34 кг/м^2 и 8.08 кг/м^2 соответственно). Запас подстилки в импактной зоне в 4 раза больше, чем на фоновой территории: в среднем 4.04 кг/м^2 и 0.95 кг/м^2 соответственно (p <0.01).

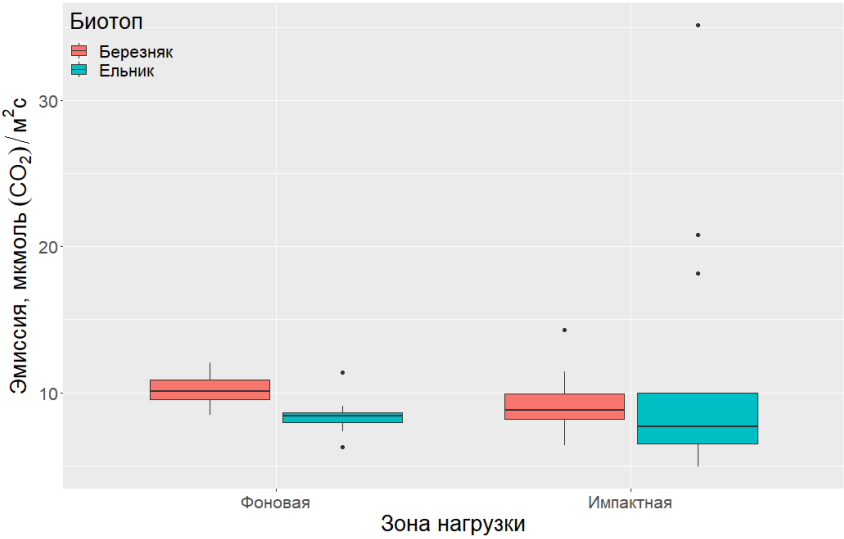


Рисунок 1. Общая эмиссия CO_2 из почвы в березняках и ельниках в разных зонах техногенной нагрузки.

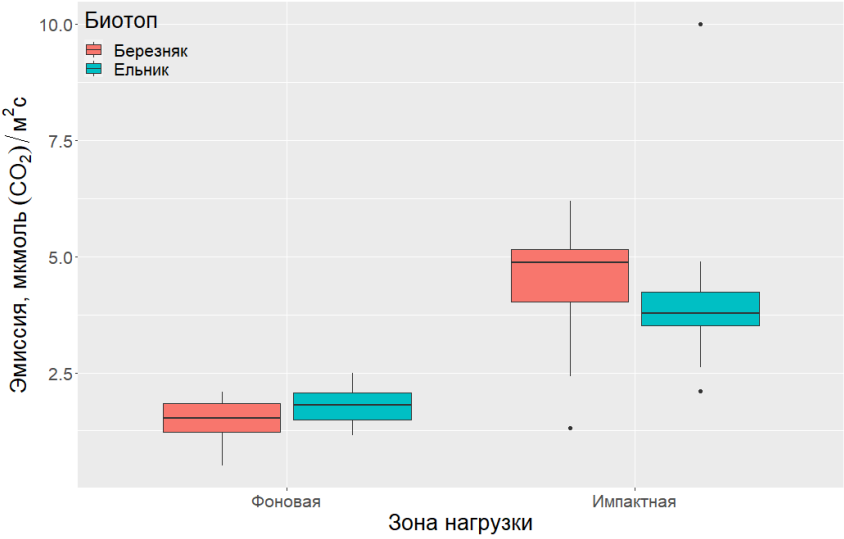


Рисунок 2. Эмиссия CO_2 подстилки в березняках и ельниках в разных зонах техногеннойнагрузки.

Удельная дыхательная активность значимо не различается в разных типах леса (рис. 4). Но в лесах около завода активность подстилки в 1.5 раза меньше, чем на фоновой территории (p <0.01).

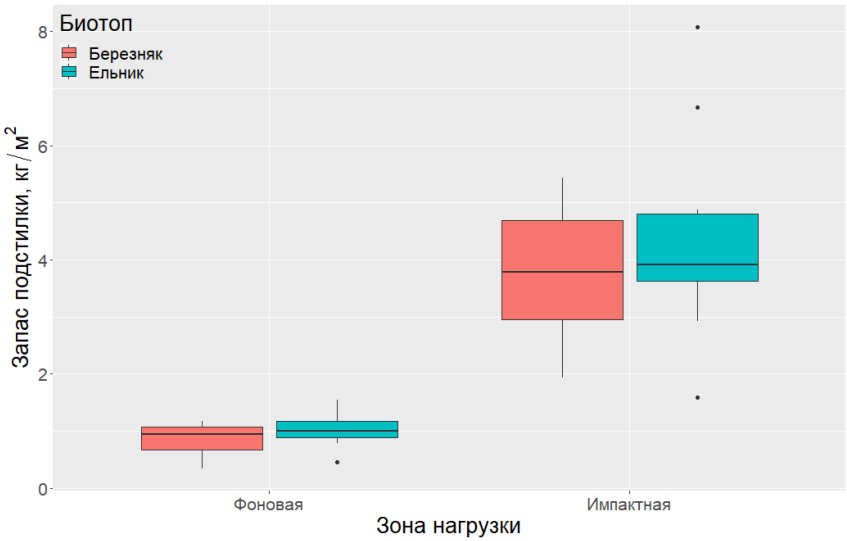


Рисунок 3. Запас подстилки в березняках и ельниках в разных зонах техногенной нагрузки.

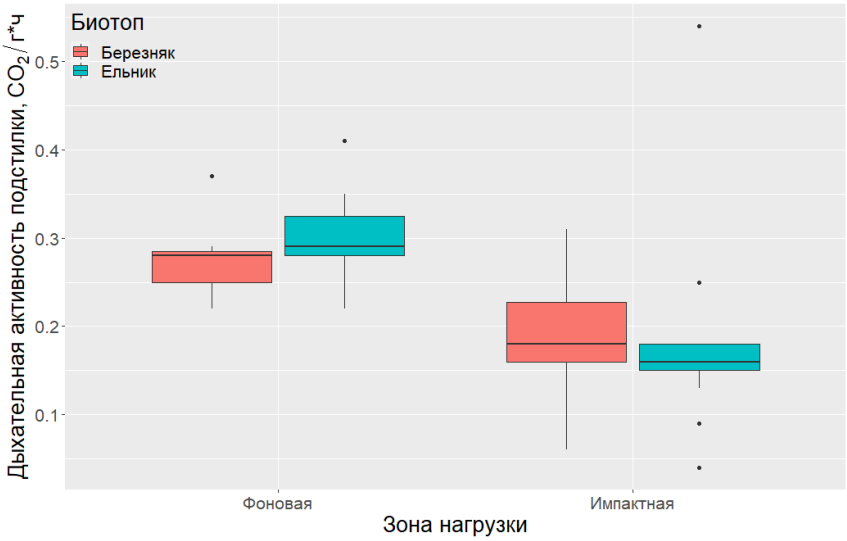


Рисунок 4. Дыхательная активность подстилки в березняках и ельниках в разных зонах техногенной нагрузки.

ВЫВОДЫ

1. Общее дыхание почвы значимо не различалось между разными типами биотопов и в разных зонах загрязнения.
2. Удельная дыхательная активность и дыхание подстилки значимо не различается в разных типах леса.
3. В лесах импактной зоны активность подстилки в 1.5 раза меньше, чем на фоновой территории.
4. Дыхание подстилки в импактной зоне в 2.5 больше, чем на фоновой – это новый результат, который может объясняться начальными этапами восстановления после практически полного прекращения выбросов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Сморкалов И.А. Новая методика определения интенсивности дыхания лесной подстилки в полевых условиях // Экология. 2016. № 5. С. 390–395.

Сморкалов И.А., Воробейчик Е.Л. Механизм стабильности эмиссии CO_2 из лесной подстилки в условиях промышленного загрязнения // Лесоведение. 2016. № 1. С. 34–43.

Field C.B., Ball J. T., Berry J.A. Photosynthesis, Principles and field techniques // Plant physiological ecology, field methods and instrumentation. New York: Chapman and Hall, 1989. P. 209–253.

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

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-21-25

Экспериментальное использование фиксирующего раствора «Альдофикс» для сохранения гельминтов грызунов

А.С. Будимиров[1,2]

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

Ключевые слова: гельминты, цестоды, грызуны, «Альдофикс»

Морфологические исследования гельминтов микромаммалий представляют большой интерес для решения как фундаментальных (выявление центров биоразнообразия, изучение гостальной специфичности), так и практических вопросов (мышевидные грызуны являются хозяевами для ряда видов, патогенных для человека и сельскохозяйственных животных). Для сохранения и изучения паразитических червей разработано большое количество методик (Аниканова и др., 2007). В основе многих из них лежит использование этанола и формалина – широко применяемых, но токсичных и не всегда доступных веществ. Одним из перспективных средств-заменителей является «Альдо фикс» – нетоксичный (IV класс опасности по ГОСТ 12.1.007) аналог формалина, производимый компанией «Новохим» на основе глиоксаля. К заявленным производителем достоинствам фиксатора относятся нетоксичность и отсутствие канцерогенных свойств, негорючесть, низкая цена, отсутствие запаха и законодательных ограничений на покупку, в отличие от этанола 96%. Производство расположено в России, что уменьшает вероятность возникновения перебоев с поставками. Главный указанный разработчиком недостаток – раствор не сохраняет ДНК, что является важной частью современных гельминтологических исследований. «Альдофикс» уже был использован в исследованиях ихтиопланктона, где было продемонстрировано сохранение цвета и формы изучаемых организмов (Саушкина, Виноградская, 2007). Однако, действие на гельминтов ранее изучено не было. **Цель работы** – выяснить, применим ли «Альдофикс» для хранения кишечников мышевидных грызунов и изолятов цестод.

Отлов грызунов производился около села Прокопьевская Салда (Свердловская обл.) в августе 2021 года. Ловушки размещались на поле, где доминировала обыкновенная полёвка (*Microtus arvalis* Pallas,

1788), к этому же виду принадлежали все особи-хозяева. После вскрытия зверька ЖКТ помещали либо в 70% этанол, либо в «Альдофикс». В лаборатории образцы были изучены на предмет наличия гельминтной инвазии, найденных паразитов помещали в спирт или «Альдофикс», в зависимости от того, где хранился кишечник, в котором они были обнаружены. Цестоды были обнаружены в 46 образцах ЖКТ из «Альдофикса» и 68 образцах из этилового спирта. Цестод окрашивали кармином по стандартной методике (Аниканова и др., 2007), монтировку препарата проводили в канадском бальзаме. Ленточные черви, обнаруженные в 12 особях хозяев, по результатам анализа морфологических признаков (Рыжиков, 1978) были отнесены к семейству Anoplocephalidae. Всего было изготовлено 15 препаратов цестод, из них 5 препаратов из образцов, законсервированных в «Альдофиксе».

По результатам работы можно выделить следующие преимущества «Альдофикса»: ткани хозяев сохраняют естественные цвет и текстуру, а цестоды отличаются меньшей ломкостью по сравнению со «спиртовыми» образцами – при извлечении из кишечника черви меньше теряли зрелые членики и реже ломались в местах сгибания червя. Кроме того, «Альдофикс» применяется в исследованиях грызунов в качестве фиксирующего раствора в ловчих цилиндрах (Толкачёв О.В., устное сообщение), что позволит совместить изучение гельминтофауны и других аспектов экологии этих млекопитающих, например, путей их миграции и структуры населения.

Таким образом, «Альдофикс» как фиксатор обладает рядом преимуществ, облегчающих работу исследователю и снижающих воздействие на его здоровье. Препараты червей окрашивались не хуже, чем образцы из этанола и позволяли провести морфологическое определение цестоды. Это подтверждает, что раствор не препятствует проникновению красителя в ткани цестод. Малая выборка не позволяет однозначно рекомендовать замену формалина на «Альдофикс» в гельминтологических исследованиях, однако рассматриваемый раствор обладает таким потенциалом.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН. Работа частично поддержана грантом РФФИ 20-04-00164.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аниканова В.С., Бугмырин С.В., Иешко Е.П. Методы сбора и изучения гельминтов мелких млекопитающих. Учебное пособие. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 145 с.

Рыжиков К.М., Гвоздев Е.В., Токобаев М.М. Определитель гельминтов грызунов фауны СССР. Цестоды и трематоды. М.: Наука, 1978. 232 с.

Саушкина Д.Я., Виноградская А.В. Некоторые результаты апробации средства «Альдофикс» при фиксации ихтиопланктона на примере икры минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2020. № 56. С. 120–126.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-26-28

Филогеографическое положение водяной полевки (*Arvicola amphibius*, L. 1758) с территории полуострова Ямал по данным последовательностей гена *cyt b*

С.В. Булычева[1], М.А. Крохалева[2], Д.С. Пилевич[2]

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

Ключевые слова: водяная полевка, ген цитохром b, полуостров Ямал, северные границы ареала, филогеография

Генетические исследования широкоареальных видов с хорошими экологическими характеристиками на основе анализа митохондриальных маркеров успешно используются при решении вопросов внутривидовой дифференциации, систематики и филогении, а также для реконструкции эволюционной истории отдельных таксонов во взаимосвязи с историей формирования современных биомов (Hewitt G.M., 2004; Avise J. C. et al., 2000). Одним из таких широко распространенных видов является водяная полевка (*Arvicola amphibius*, L. 1758), ареал которой занимает значительную территорию Палеарктики от Атлантического побережья Европы до оз. Байкала и р. Лены (Kryštufek et al., 2015; Большаков и др., 2000; Пантелеев, 2001). Местообитания *A. amphibius* приурочены к околоводным интразональным биотопам во всех зонах от субарктической тундры до степей (Borodin A. et al., 2013), а занимаемые ею ландшафты разнообразны – от речных пойм и лесных болот междуречий до степных озёр и субальпийских лугов (Пантелеев, 2001).

В настоящее время генетические исследования водяной полевки по данным последовательностей гена цитохрома b (*cyt b*) охватывают в основном территорию Европы (Mahmoudi et al., 2020; Kryštufek et al., 2015; Chevret et al., 2020), в то время как значительная часть ареала, в том числе Урал и Западная Сибирь, включая популяции из северного предела распространения вида, остаются практически неизученными.

Цель работы: на основе данных последовательностей *cyt b* определить местоположение в филогеографической структуре вида водяных полевок с территории п-ова Ямал (Западная Сибирь) вблизи северных границ видового ареала в центральной части Северной Евразии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе были использованы образцы мышечной ткани, зафиксированной в 96%-ом этаноле, полученные от 18 особей из трёх локалитетов п-ова Ямал (рис. 1). Выделение тотальной ДНК проводилось методом солевой экстракции (Aljanabi, Martinez, 1997). ПЦР участка мтДНК, содержащего cyt b, проводили с использованием двух пар праймеров: L7 (5'-ACCAATGACATGA AAAATCATCGTT-3') – H2(5'-TAGTTGTCTGGGTCTCC-3') и L8 (5'-CTGCCATGAGGACAAATATCATT-3') – H6 (5'-TCTCCATTTCTGGTTTACAAGAC-3') (Tougard et al., 2001). Для очистки ПЦР-продукта от примесей проводили электрофорез в 1%-ном агарозном геле, с последующим переосаждением на силикатных частицах с использованием набора QIAquick Gel Extraction Kit. Реакцию секвенирования выполняли с помощью набора реактивов BriliantDye Terminator Cycle Sequencing (Applied Biosystems, США) согласно рекомендациям производителя с праймерами использованными ранее при ПЦР и с последующим определением последовательностей на автоматическом анализаторе «Нанофор-05» (Синтол, Россия) в ЦКП ИЭРиЖ УрО РАН.

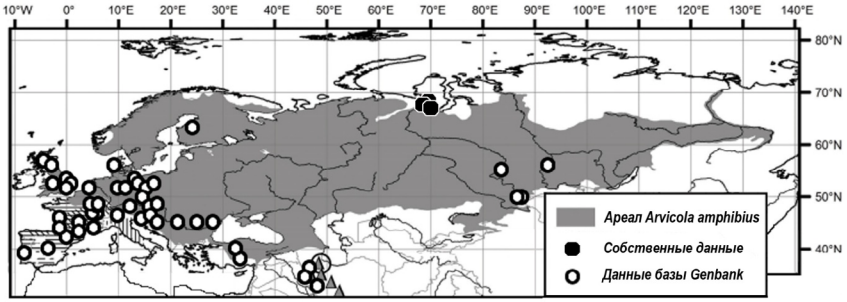


Рисунок 1. Ареал A. amphibius (Kryštufek B. et al., 2015), географическая локализация последовательностей, представленных в базе данных GenBank и использованных в ходе анализа и точки сбора собственного материала: 1 – г. Салехард (2 особи); 2 – научно-исследовательский стационар "Еркута" (15 особей); 3 – г. Лабытнанги (1 особь).

В дальнейшей работе использовали ряд программ, применяемых при филогеографических исследованиях: первичная обработка хроматограмм – Bio-Edit v. 7.2.0 (Hall T.A., 1999); выравнивание последовательностей и построение филогенетических деревьев методами ближайшего соседа (NJ) и максимального правдоподобия (ML) – MEGA v.5.10 (Tamura et al., 2013); построение медианной сети – Network 4.5.1.6 (Bandelt et al., 1999); построение филогенетического дерева ме-

тодом Байесова анализа (BI) – MrBayes v. 3.2.2 (Ronquist et al., 2012); подбор оптимальных моделей эволюции нуклеотидных последовательностей – MrModeltest 2.3 (Nylander, 2004).

Для построения филогенетических деревьев методами NJ и ML были выбраны трехпараметрическая модель Тамуры (Tamura, 1992) и общая реверсионная модель (GTR), соответственно. При реконструкции филогенетического дерева методом BI использовали комплексный подход с выбором модели для каждой из трех позиций в кодоне отдельно: оптимальной моделью для всех трех позиций оказалась GTR+G.

Филогенетические реконструкции проведены на основе частичной последовательности cyt b (999 п.н.), что позволило максимально охватить ареал вида данными, представленными в базе GenBank. Всего было использовано 127 гаплотипов. *A. persicus* и *A. sapidus* взяты в качестве внешних групп.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для секвенированных 18 полных последовательностей *cyt b* (1143 п.н.) с п-ова Ямал описано 6 гаплотипов, которые не были обнаружены ранее в других частях ареала водяной полевки, т.е. являются новыми для вида.

В результате проведенных филогенетических реконструкций показана дифференциация вида на четыре крупные гаплогруппы (рис. 2): гаплогруппа I – гаплотипы из Великобритании, Северной и Центральной Европы, Западной Сибири, включая исследуемые в работе локалитеты п-ва Ямал, и Алтая; гаплогруппа II – гаплотипы из Турции; гаплогруппа III – гаплотипы из Великобритании, Франции и Испании; гаплогруппа IV – гаплотипы из Италии. В пределах группы I выделяются две подгруппы: Ia формируют водяные полевки из популяций Западной и Восточной Европы (Бельгия, Франция, Австрия, Германия, Венгрия, Румыния, Словения, Сербия, Босния и Герцоговина); Iб – из Северной и Западной Европы (Финляндия, Дания, Великобритания, Германия), Алтая и Западной Сибири. При этом внутри подгруппы Iб секвенированные нами последовательности совместно с гаплотипами из других популяций Западной Сибири (Новосибирск, Красноярский край, Кемеровская область) и Алтая (Курайская степь, Акташ) относительно обособлены от европейских (BI=0.89, рис. 2).

Медианная сеть гаплотипов, подтверждает дифференциацию *A. amphibius*, выявленную на Байесовом дереве на рисунке 3: выделяется четыре гаплогруппы (I, II, III, IV), аналогичные группам на Байесовом дереве, с разделением гаплогруппы I на две подгруппы (Ia и Iб).

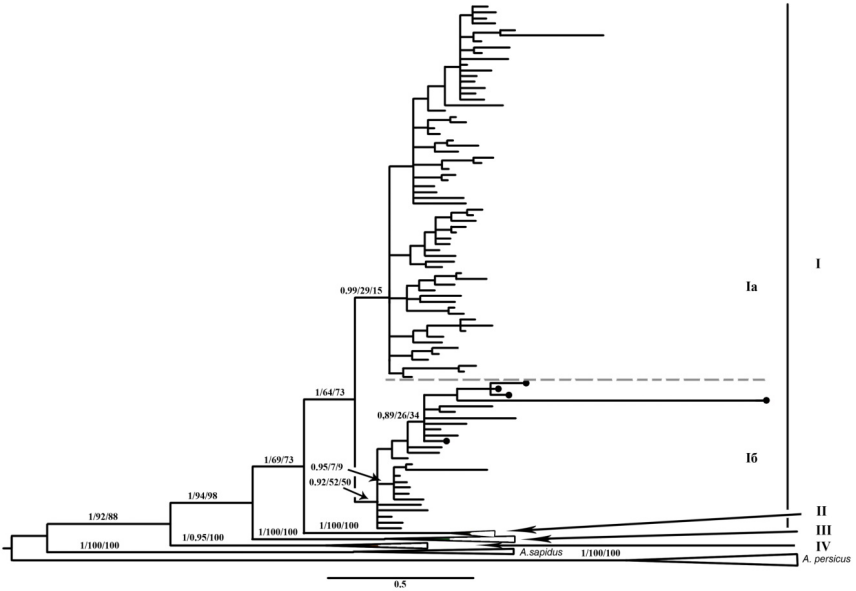


Рисунок 2. Филогенетическое дерево (BI) A. amphibius, построенное на основе данных 127 гаплотипов cyt b (999 п.н.). Над ветвями даны вероятности BI>75/ ML>50/NJ>50. Римские цифры – обозначения групп гаплотипов, описание которых представлено в тексте. Черными кругами обозначены гаплотипы с п-ва Ямал.

Дифференциация водяной полевки на четыре крупные гаплогруппы также была показана в предыдущих исследованиях (Mahmoudi et al., 2020; Kryštufek et al., 2015; Chevret et al., 2020). Три группы, как и в нашей работе (группы II-VI), были представлены турецкими, европейскими и итальянскими популяциями, однако группа, названная ранее сибирской (Mahmoudi et al., 2020; Kryštufek et al., 2015; Chevret et al., 2020), по нашим данным гаплогруппа I, формируется гаплотипами как с азиатской части ареала, так и с территорий Северной, Западной и Восточной Европы. Включение в анализ данных из центральной части Северной Евразии, ранее представленной в исследованиях лишь единичными выборками, продемонстрировало генетическую неоднородность гаплогруппы I, в пределах которой выделяются как минимум две подгруппы с относительно четкой географической локализацией. При этом популяции с п-ва Ямал по последовательностям *cyt b* близки к западносибирским популяциям из основной части ареала и алтайским водяным полевкам, а также *A. amphibius* с территории северо-западной Европы (подгруппа Iб).

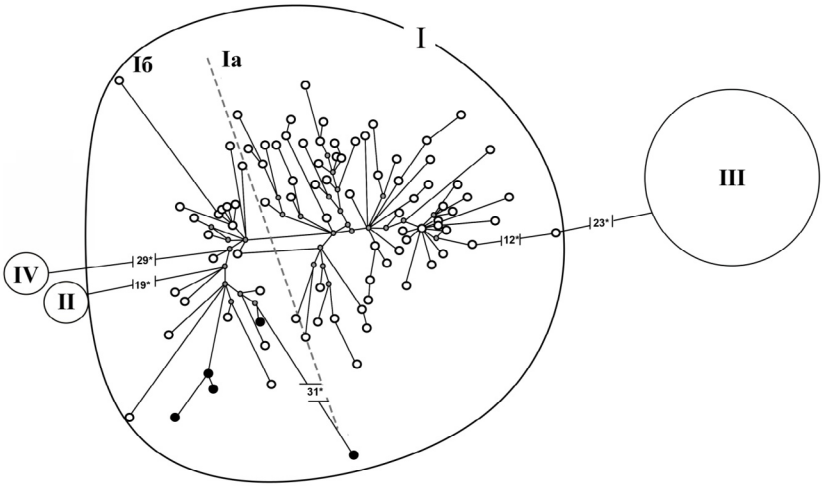


Рисунок 3. Медианная сеть 127 гаплотипов cyt b (999 п.н.) A. amphibius. Римские цифры – обозначения групп гаплотипов, описание которых представлено в тексте. Черными кругами обозначены гаплотипы с п-ва Ямал. Цифры на ветвях – число нуклеотидных замен.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, результаты филогеографического анализа *A. amphibius* с включением данных из популяций, обитающих в зоне лесотундр п-ова Ямал вблизи северной границы видового ареала в центральной части Северной Евразии, хотя в целом и не противоречат современным представлениям о внутривидовой дифференциации (Mahmoudi et al., 2020; Kryštufek et al., 2015; Chevret et al., 2020), однако указывают на существование у водяной полевки более сложной филогеографической структуры. Филогенетические связи водяных полевок с территории Ямала с другими популяциями в пределах области распространения позволяют предполагать, что появление вида в высоких широтах центральной части Северной Евразии является результатом его расселения из североевропейской части ареала. Тем не менее, для выдвижения обоснованных гипотез относительно эволюционной истории водяной полевки в центральной части Северной Евразии и вида в целом необходимо продолжение исследований для заполнения значительных пробелов в генетических данных в пределах видового ареала.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам Арктического научно-исследовательского стационара, в частности, Соколовой Н.А. за

помощь в сборе материала, а также сотрудникам лаборатории филогенетики и биохронологии за помощь в ходе работы, подготовке и обсуждении краткого сообщения.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РНФ № 22-14-00332.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большаков В.Н., Бердюгин К.И., Васильева И.А., Кузнецова И.А. Млекопитающие Свердловской области. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000. 240 с.

Пантелеев П.А. Водяная полевка. Образ вида. М.: Наука. 527 с. 2001.

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

Avise J.C. Phylogeography: the history and formation of species. Harvard university press, 2000. 464 pp.

Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Molecular Biology and Evolution. 1999. Vol. 16. № 1. P. 37–48.

Borodin A. et al. Quaternary rodent and insect faunas of the Urals and Western Siberia: connection between Europe and Asia //Quaternary International. 2013. Vol. 284. C. 132–150.

Chevret P. et al. Genetic structure, ecological versatility, and skull shape differentiation in Arvicola water voles (Rodentia, Cricetidae) // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 2020. Vol. 58. № 4. C. 1323–1334.

Hall T.A. Bio-Edit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucleic Acids Symposium Series. 1999. Vol. 41. P. 95–98.

Hewitt G.M. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary // Philosophical Transactions of the Royal Society B. 2004. Vol. 359. P. 183–195.

Kryštufek B. et al. Fossorial morphotype does not make a species in water voles //Mammalia. 2015. Vol. 79. № 3. P. 293–303.

Mahmoudi A. et al. Evolutionary history of water voles revisited: confronting a new phylogenetic model from molecular data with the fossil record // Mammalia. 2020. Vol. 84. № 2. P. 171–184.

Nylander J.A.A. MrModeltest v2. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University. 2004.

Ronquist F., Teslenko M., Van Der Mark P. et al. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space // System. Biol. 2012. Vol. 61. № 3. P. 539–542.

Tamura K. Estimation of the number of nucleotide substitutions when there are strong transition-transversion and G + C-content biases // Molecular Biology and Evolution. 1992. Vol. 9. P. 678–687.

Tamura K., Peterson D., Peterson N. et al. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. // Molecular Biology and Evolution. 2013. Vol. 30. № 12. P. 2725–2729.

Tougard C., Delefosse T., Hänni C., Montgelard C. Phylogenetic relationships of the five extant rhinoceros species (Rhinocerotidae, Perissodactyla) based on mitochondrial cytochrome b and 12S rRNA genes // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2001. Vol. 19. № 1. P. 34–44.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-29-35

Экотопическая дифференциация амурского чебачка *Pseudorasbora parva* в нативном ареале по результатам морфологического анализа

А.Б. Васёв[1], А.А. Белоусова[1], П.Б. Михеев[1,2]

[1]Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь
[2]Хабаровск НИРО, Хабаровск

Ключевые слова: амурский чебачок, морфологические признаки, экотопическая дифференциация

Полиморфизм, или способность вида изменять свой фенотип в ответ на условия окружающей среды, является важной чертой, позволяющей организмам лучше приспосабливаться к новым или изменяющимся условиям окружающей среды (Uller 2008; Burton, Metcalfe 2014). Амурский чебачок *Pseudorasbora parva* Temminck et Schlegel, 1846, является одним из наиболее успешных и опасных инвазивных видов, чему способствует фенотипическая пластичность вида (Gozlan et al., 2010; Самые опасные..., 2018). Нативный ареал вида – Японские острова, бассейны р. Амур, Луанхэ, Хуанхэ, Янцзы, северная часть Вьетнама, о-ва Тайвань и Хайнань (Берг, 1949; Никольский, 1956; Аннотированный каталог..., 1998). Начав свою экспансию со второй половины прошлого века, к настоящему времени этот вид успешно натурализовался практически по всей Евразии. Поскольку инвазионный успех во многом определяется его экологической пластичностью, можно предположить существование экотопической дифференциации амурского чебачка в нативном ареале. Однако на данный момент данных об этом в литературе нет. **Цель работы** – изучение морфологической изменчивости амурского чебачка собранного в разнотипных биотопах в среднем течении р. Амур.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для выявления потенциальных экотопических морф амурского чебачка методами морфологического анализа, сбор материала производился в пойменных и русловых биотопах р. Амур близ устья р. Бира (рис. 1). В данных выборках встречался только один подвид амурской популяции, других подвидов не обнаружено.

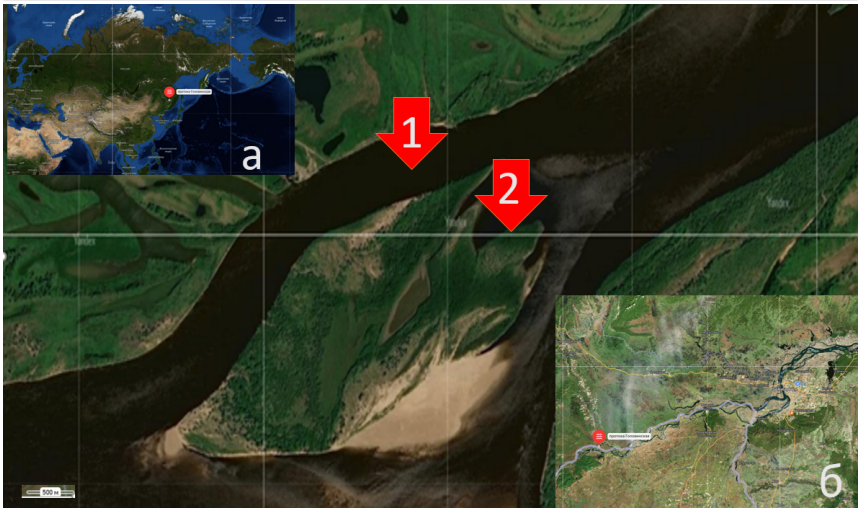


Рисунок 1. Карта-схема мест сбора амурского чебачка в бассейне Амура. Буквами (а, б) обозначены места сбора на карте мира и РФ соответственно. Стрелками обозначены биотопы, в которых происходил сбор материала (1 – русло, 2 – пойма) в масштабе 1:10 000.

Координаты места лова: 48.13 с.ш., 133.21 в.д. Материалом для данной работы послужили 83 экземпляра рыб, из которых 51 экземпляр отловлен в пойменных биотопах и 32 – в русловых. Средняя скорость течения на русловых участках – 5.5 км/ч, в пойме – 4.7 км/ч, средняя температура – 14 и 15 градусов Цельсия, соответственно. Донный субстрат – галечно-песчаный. Отлов проводили ставными сетями с размером ячеи 10 мм, длиной 30 м, высотой 1.5 м с экспозицией сети 2–3 ч. Даты лова 22.07.2021–29.07.2021, рыб фиксировали в 4% формалине.

Морфологический анализ проводили согласно методическим рекомендациям И.Ф. Правдина (1996), промеры производили с помощью штангенциркуля, всего был взят 21 признак. Анализировались следующие признаки: длина тела, длина рыла, диаметр глаза, заглазничный отдел головы, высота головы, ширина лба, длина головы, наибольшая и наименьшая высота тела, антедорсальное и постдорсальное расстояние, расстояние между грудными и брюшными плавниками, расстояние между брюшными и анальным плавниками, толщина тела, длина хвостового стебля, основание и высота спинного и анального плавников, длина грудных и брюшных плавников. Статистическая обработка данных и визуализация результатов происходила в программе RStudio (R Core Team, 2020). Проводили проверку данных на нормальность, при необходимости данные трансформировали, выборки сравнивали с использованием однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA)

и критерия Вилкоксона. Во всех функциях статистически значимыми различия считались при уровне ($p \leq 0.05$), для анализа использовались не абсолютные значения, а индексы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Промысловая длина рыб, собранных в пределах поймы и русла р. Амур в среднем составила 62.8±0.69 (min – 54.8, max – 77.5) мм и 69±0.69 (min – 62.2, max – 78.3) мм, соответственно. В обоих случаях возраст особей составил 2+ лет. Рыбы были неполовозрелыми, ювенильными, что показывает различие с литературными данными относительно длины и возраста со стадией зрелости. Чебачок в пределах одного участка р. Амур из русловой части отличался от рыб из пойменных биотопов. Чебачок из русловой части имеет меньшее постдорсальное расстояние и длину хвостового стебля (рис. 2). В условиях поймы у чебачка ниже высота анального и брюшных плавников, а также меньше длина основания анального плавника (рис. 3).

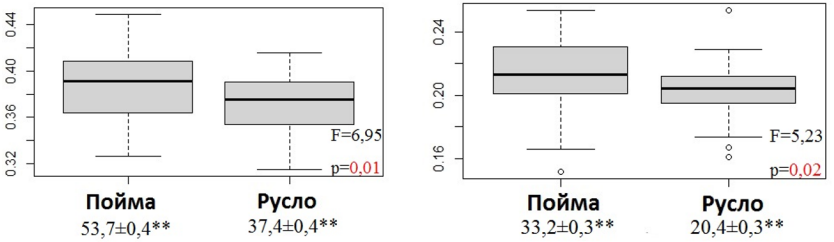


*Рисунок 2. Отличия постдорсального расстояния (А) и длины хвостового стебля (Б) у чебачка из пойменной и русловой части р. Амур. F – значение критерия ANOVA; p – уровень значимости; ** – значение ошибки среднего, красным выделены значения уровня значимости, по оси ординат представлены значения индексов для данных признаков.*

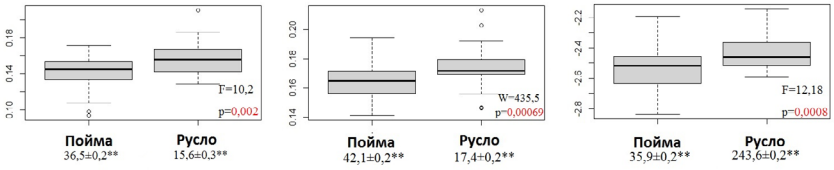


*Рисунок 3. Отличия высоты анального (А) и брюшных плавников (Б), а также длины основания анального плавника (В) у чебачка из пойменной и русловой части р. Амур. F – значение критерия ANOVA; p – уровень значимости; ** – значение ошибки среднего; W – значение критерия Вилкоксона; красным выделены значения уровня значимости, по оси ординат представлены значения индексов для данных признаков.*

Нам удалось найти статистически значимые отличия в двух выборках, собранных в разных биотопах. Изменчивость морфотипа в совокупности со способностью переносить дефицит кислорода и летние высокие температуры воды, высокой плодовитостью и охраной потомства, устойчивостью к загрязнениям и трофической пластичностью, может являться предпосылками для успешности инвазии амурского чебачка (Gozlan et al., 2010, Consuegra, de Leaniz, 2020). Поскольку наши результаты получены на основе разовых сборов, необходимо продолжение работы для выявления пространственно-временной изменчивости и экотопической дифференциации амурского чебачка в нативном ареале.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам статистического анализа пластических признаков мы получили пять параметров, по которым имеются значимые различия, что может свидетельствовать о наличии у амурского чебачка форм, приуроченных к разным биотопам, для подтверждения этого требуется дальнейшие исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука, 1998. 220 с.

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т. 2. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1949. С. 469–929.

Никольский Г.В. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 551 с.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. Изд. 4-е доп. М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.

Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А. Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 688 с.

Burton T., Metcalfe N.B. Can environmental conditions experiences in early life influence future generations? // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2014. Vol. 281. № 20140311. P.1–8.

Consuegra R.M., de Leaniz C.G. Trophic Plasticity of the Highly Invasive Topmouth Gudgeon (*Pseudorasbora parva*) Inferred From Stable Isotope Analysis // Frontiers in Ecology and Evolution. 2020. Vol. 8. № 212. P. 1–11.

Gozlan R.E., Andreou D., Asaeda T., Beyer K., Bouhadad R. et al. Pan-continental invasion of *Pseudorasbora parva*: towards a better understand fish invasions // Fish and Fisheries. 2010. №11. P. 315–340.

Uller T. Developmental plasticity and the evolution of parental effects // Trends in Ecology & Evolution. 2008. Vol. 23. P. 432–438.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-36-39

Влияние высоты травянистого покрова и погодных условий на активность обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pallas, 1778)

А.В. Горшколепова[1], А.С. Будимиров[1,2], Е.И. Куваева[1,2]

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

Ключевые слова: обыкновенная полевка, растительный покров, погодные условия, оценка активности

Необходимым элементом изучения экологии мелких млекопитающих является оценка их активности в зависимости от различных факторов. Под активностью (в противоположность «отдыху») в экологии мелких млекопитающих понимают все виды деятельности животных, включающие передвижения за пределами убежищ (Halle, Stenseth, 2000). Изучение активности необходимо и для решения ряда методических вопросов, связанных с оценкой обилия животных. Несмотря на долгую историю вопроса, влияние многих факторов исследовано недостаточно. В частности, в литературе встречаются разрозненные и неформализованные наблюдения, указывающие на то, что подвижность грызунов повышается в ненастные ночи (Фолитарек, Максимов, 1959; Ердаков и др., 2001; Карасева и др., 2008). Однако специальных исследований на эту тему не проводилось. То же справедливо в отношении влияния высоты травянистого покрова.

Цель данного исследования – изучение влияния погодных условий и высоты травянистого покрова на активность обыкновенной полевки.

Проверяемые гипотезы: ночная температура и влажность воздуха могут влиять на активность обыкновенных полевок. Активность обыкновенной полевки положительно коррелирует с высотой травянистого покрова. Мы также определяли, с какой площади происходит вылов животных ловушко-линией («дальность её действия»).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа проведена в августе 2021 г. вблизи с. Прокопьевская Салда Верхотурского района Свердловской области. На зарастающем поле площадью 9 га расположили решеткой с интервалами 10 м 961 устройство для сбора отпечатков лап животных. Устройство представляет

собой прикрепленную к земле проволокой пластиковую бутылку объемом 1 л, внутри которой размещали следовой картридж (плотная бумага, оклеенная скотчем, на который нанесены водостойкие вязкие чернила) и тестообразная приманка из смеси муки и нерафинированного растительного масла. В августе 2021 г. провели 12 учетов с периодичностью 1 раз в 2 суток. Наличие на картридже характерных отпечатков лап считали признаком активности зверьков. Таким образом, оценка активности в каждой точке могла варьировать в пределах от 0 до 12.

После первых двух учетов в центре площадки провели интенсивный вылов мелких млекопитающих для определения видового состава сообщества. Ловушки экспонировали в центре экспериментального участка в виде линии протяженностью 120 м в течение 16 суток. Первые 10 суток использовали 25 ловушек с интервалом 5 м, затем – 75 с интервалом 1.5 м.

Погодные условия (температура, скорость и направление ветра, атмосферное давление, влажность воздуха, объем осадков и т.д.) фиксировали с помощью метеостанции Amtast AW003 во время проведения первых восьми учетов. Метеостанция была расположена в 880 м по прямой от края площадки и работала круглосуточно. Границы дня и ночи определяли согласно времени рассвета и заката для данной широты на конкретную дату (https://sunpos.ru/). Для всех параметров за каждые сутки определяли дневной и ночной минимум, максимум и среднее значение.

Высоту травянистого покрова определяли по фотографиям. Для этого в каждой из 961 учетных точек растительность фотографировали на фоне 2 м линейки.

Анализ влияния погодных условий на активность полевок проводили методом GLME в среде R v.4.1.2 (Hox et al., 2017). Для учета возможной пространственной неоднородности в оценках активности животных в качестве группирующей переменной выбран номер ряда площадки. Анализ влияния высоты травянистого покрова на активность животных выполнен на основе сопоставления двумерного распределения индексов кластеризации указанных компонентов для каждой учетной точки (пакет SADIE) (Winder et al., 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Установлено, что исследованное сообщество состояло на 99% из одного вида – обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pallas, 1778), что позволило все обнаруженные отпечатки лап грызунов считать следами этого вида.

Три погодных фактора ночного времени (осадки, ветер и температура) были связаны с активностью полевок положительно. Предполо-

жительно, увеличение осадков и силы ветра усиливает акустическую и визуальную скрытность животных. Повышение ночной температуры совпадало с увеличением активности полевок. Отлов животных, как и следовало ожидать, приводил к снижению числа регистраций следов в учетных точках, через которые проходила ловушко-линия. Влияние рандомной переменной «№ ряда площадки» оказалось значимым, что указывает на пространственную неоднородность в действии анализируемых факторов (осадки, ветер, температура, отлов).

Высота травянистого покрова варьировала в диапазоне 9.7–145.5 см. Наиболее высокими растениями на экспериментальном участке были: лопух паутинистый (*Arctium tomentosum* Mill., 1768), бодяк полевой (*Cirsium arvense* Scop., 1772), полынь обыкновенная (*Artemisia vulgaris* L., 1753) и лебеда (*Atriplex* L., 1753). Установлено, что суммарная активность (сумма фиксаций следов за 12 учетов в каждой точке) обыкновенной полевки положительно связана с высотой травянистого покрова (показатель ассоциации был значимым ($p < 0.05$)). По-видимому, увеличение высоты травянистого покрова способствует более активным передвижениям полевок, т.к. микроместообитания с высокой растительностью воспринимаются ими как более безопасные. По результатам проведенных в данном исследованиии наблюдений, хищные птицы чаще всего атаковали полевок на наиболее открытых участках.

Обилие обыкновенной полевки в первые четыре ночи отлова достигало 41 ос./100 лов.-сут. Высокая численность предположительно была обусловлена тем, что предыдущей осенью с поля не был убран урожай (овес). В условиях высокого обилия сравнительно маломобильных (Никитина, 1980; Tamarin, 1985) серых полевок влияние вылова на активность зверьков было значимым, но дальность действия ловушко-линии составляла не более 10 м.

ВЫВОДЫ

1. Активность обыкновенной полевки зависит от погодных условий ночного времени – показатель растет с увеличением температуры, скорости ветра и объема осадков.
2. Активность обыкновенной полевки положительно связана с высотой травянистого покрова.
3. При высокой численности обыкновенной полевки отлов ловушко-линией оказывает воздействие на активность особей на расстоянии не более 10 м от ловушек.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Halle S., Stenseth N.C. Activity Patterns in Small Mammals: An Ecological Approach. Berlin: Springer, 2000. 320 pp.

Hox J.J., Moerbeek M., Van de Schoot R. Multilevel analysis: Techniques and applications. New York: Routledge, 2017. 348 pp.

Tamarin R.H. Biology of new world Microtus. Stillwater, Oklahoma: American Society of Mammalogists, 1985. 916 pp.

Winder L., Colin A., Griffiths G., Holland J., Woolley C. at al. Twenty years and counting with SADIE: Spatial Analysis by Distance Indices software and review of its adoption and use // Rethinking Ecology. 2019. Vol. 4. P. 1–16.

Ердаков Л.Н., Николаев А.С., Фолитарек С.С. Активность и миграции // Водяная полевка: Образ вида. М.: Наука, 2001. С. 290–305.

Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: ЛКИ, 2008. 416 с.

Никитина Н.А. Серые и горные полевки // Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука, 1980. С.10–22.

Фолитарек С.С., Максимов А.А. Сезонные кочевки, подвижность и активность водяной крысы // Водяная крыса и борьба с ней в западной Сибири. Новосибирск: Новосибирское кн. изд-во, 1959. С. 121–148.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-40-43

Способы диссеминации травянистых растений в зарослях инвазивного *Acer negundo*

Д.И. Дубровин[1,2]

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

Ключевые слова: инвазивные растения, Acer negundo, средовые фильтры, trait-baised approach, распространение семян

Инвазии растений – глобальная экологическая проблема (Gioria, Osborne, 2014). Инвазивные виды-трансформеры – виды, способные изменять условия среды, создавая нетипичные для данной территории местообитания. Одно из часто наблюдаемых последствий инвазий таких видов – снижение таксономического разнообразия сообществ-реципиентов (Richardson et al., 2000; Vila et al., 2011). Обычно снижение разнообразия считается следствием высокой конкурентоспособности инвазивного вида за определенные виды ресурсов (Gioria, Osborne, 2014), например, за воду (Mason et al., 2012), свет (Niinemets, 2010; Schuster, Reich, 2018), элементы минерального питания (Schuster, Reich, 2018). Также обсуждается способность инвазивных видов-трансформеров создавать средовые фильтры (факторы среды, препятствующие проникновению в сообщества видов с определенными признаками), что может вести к избирательному исчезновению видов определенных функциональных групп.

Североамериканский клен ясенелистный *Acer negundo* L. был интродуцирован в Европу в XVII в, в России известен с конца XVIII века. В настоящее время повсеместно встречается в умеренных широтах, активно расселяется по нарушенным и полуестественным местообитаниям, часто формируя монодоминантные заросли. Вид занесен в Черные книги флор Средней России (Виноградова и др., 2010) и Республики Беларусь (Дубовик и др., 2020) как вид-трансформер. Также вид внесен в список топ-100 самых опасных инвазивных видов России (Dgebuadze et al., 2018). На Среднем Урале известен со второй половины XIX в., считается в регионе видом-трансформером (Третьякова, Куликов, 2014).

Ранее установлено, что в зарослях *A. negundo* наблюдается меньшее таксономическое разнообразие травянистых растений (Дубро-

вин, 2018; Веселкин, Дубровин, 2019). Также показано, что кроны *A. negundo* перехватывают свет эффективнее, чем местные виды деревьев (Веселкин и др., 2021). Установлено, что высокая сомкнутость крон клена ясенелистного – реальный механизм его влияния на богатство напочвенного покрова (Veselkin et al., 2021). Возможно, что специфическая жизненная форма *A. negundo* – невысокое многоствольное дерево с наклонными стволами и свисающими кронами (Костина и др., 2013) – может быть одной из причин снижения разнообразия сообществ-реципиентов. Избирательность влияния *A. negundo* на функциональное разнообразие растений ранее специально не изучалась.

Влияние чужеродных видов на функциональную структуру сообществ-реципиентов по типам диссеминации малоизученно. Чаще изучаются вопросы взаимосвязей чужеродных растений с организмами более высоких трофических уровней. Для ряда инвазивных видов показано их влияние на состав мирмекофауны экосистем-реципиентов, что может влиять и на участие в сообществах мирмекохорных трав (Kajzer-Bonk et al., 2016; Bonney et al., 2017; Trigos-Peral et al., 2018).

Цель работы – оценить спектр способов диссеминации травянистых растений в зарослях *A. negundo*. На основании предыдущих выводов о значении густых крон деревьев в формировании разнообразия сообществ, подвергшихся инвазии *A. negundo*, и на основании литературных источников мы предположили, что густой полог листьев *A. negundo* может выступать физическим барьером для расселения растений, т. е. средовым фильтром и избирательно влиять на растения с разными способами разноса семян. В частности, мы предположили, что в зарослях инвазивного *A. negundo* по сравнению с сообществами с доминированием других видов деревьев: (1) участие анемохорных видов трав меньше; (2) участие видов без приспособлений к расселению больше; (3) участие мирмекохорных видов трав меньше.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований. Работа выполнена на Среднем Урале в подзоне южной тайги, в черте г. Екатеринбурга и его окрестностях. Екатеринбург – административный центр Свердловской области с населением 1.5 млн человек. Климат умеренно континентальный с длинной и холодной зимой и коротким летом. Средняя температура января −12.6°C, июля +19.0°C, среднегодовая температура +3.0°C. Среднегодовая сумма осадков – 550–650 мм.

Пробные площади и геоботанические описания. Исследование выполнено в 2018–2019 гг. на пробных площадях (ПП) 20×20 м. Общая схема исследования – рандомизированный парный блочный дизайн, т.е. мы сравнивали попарно связанные в блоки ПП с изучаемым воз-

действием *A. negundo* (An+) и без него (An-). Блоком был однородный по рельефу, условиям увлажнения и нарушений участок растительного покрова, т.е. территория, включающая пару ПП с доминированием *Acer negundo* (An+) и контрольную к ней с доминированием другого вида дерева (An-). Доминирующим видом дерева считали вид, общее число стволов которого на ПП было больше числа стволов любого другого вида. ПП An+ и An- в одном блоке находились в схожих условиях: а) они были однородны по положению в рельефе и типу ландшафта; б) располагались на расстоянии не более 0.4 км друг от друга; в) были близки по степени антропогенной трансформированности. Еще одним критерием подбора ПП An+ и An- в одном блоке были близкие значения сомкнутости крон деревьев. Таким образом, пробные площади An+ и An- отличались доминантом древостоя и были выровнены по другим параметрам. На ПП An- доминировали *Malus baccata* (L.) Borkh; *Prunus padus* L.; *Pinus sylvestris* L.; *Quercus robur* L. Salix alba L.; *Sorbus aucuparia* L.; *Tilia cordata* Mill.; *Ulmus laevis* Pall. Всего было заложено 24 ПП: по 12 в вариантах An+ и An-. Для каждой ПП определены значения следующих факторов: (1) вариант сообщества (An+ или An-); (2) тип местообитания (городское или лесопарковое); (3) площадь массива древесной растительности участка.

На каждой ПП выполнили два геоботанических описания (по одному в июле 2018 и июле 2019 гг.), в ходе которых выявили видовое богатство и проективное покрытие в процентах травянистых растений. Всего выполнено 48 геоботанических описаний, в которых выявлено 178 видов травянистых растений.

Способы диссеминации определены с использованием баз данных (TRY database (Kattge et al., 2020); KEW Seed Information Database (Royal Botanic Gardens Kew, 2022)). Способы диссеминации для видов, информация о которых отсутствовала в базах, определяли по совокупности морфологических признаков семян (по: Левина, 1957). По способу диссеминации выделяли следующие функциональные группы травянистых растений: (1) анемохоры – виды с приспособлениями к расселению ветром, к которым отнесли настоящие анемохоры и полуанемохоры с крылатками, мембранами, волосками, парашютиками или хохолками на семенах (Asteraceae, Apiaceae и др., всего – 52 вида); (2) зоохоры – виды с приспособлениями к расселению с помощью макрофауны, к которым отнесли эпизоохорные виды, имеющие на семенах щетинки, колючки, крючочки и пр. (Boraginaceae, Rubiaceae и др., всего – 15 видов), эндозоохорные виды с сочными или сухими плодами, поедаемые или запасаемые животными (Rosaceae, Poaceae и др. всего – 11 видов); (3) мирмекохоры – виды с наличием на семенах элайосом (Violaceae; Oxalidaceae и др. всего – 27 видов);

(4) баллистохоры – виды, распространяющиеся путём разбрасывания семян из вскрывающихся зрелых плодов (Balsaminaceae, Fabaceae и др., всего – 13 видов); (5) – без приспособлений к расселению семян, всего – 57 видов. Малочисленную группу гидрохоров – видов, расселяющихся по воде, представленную тремя видами – не рассматривали.

Анализ данных. Средневзвешенные значения участия в сообществе (т.е. долю проективного покрытия) видов с разными способами диссеминации рассчитывали в программе f-Diversity в соответствии с руководством (Casanoves et al., 2008).

Анализ данных выполнен с использованием разных вариантов GLM, в том числе одно- и двухфакторного ANOVA и линейной регрессии: зависимая переменная – средневзвешенное по проективному покрытию участие в сообществах видов с определенным типом диссеминации; категориальные предикторы – вариант (An+ или An-); тип местообитания (городское или лесопарковое); непрерывный предиктор – площадь участка древесной растительности, ln(га). Оценивали однофакторные и двухфакторные модели, а также модели с двухфакторными взаимодействиями. Модели с трехфакторными сочетаниями и взаимодействиями не оценивали. Для определения оптимального сочетания предикторов использовали скорректированный информационный критерий Акаике (AICc). Наиболее оптимальные модели использовали для анализа с помощью GLM.

С помощью анализа главных координат (PCoA) получали значения главных факторов, влияющих на дисперсии величин в матрице признаков. Корреляции между факторами были исключены. Для визуализации расхождения описанных сообществ в пространстве функциональных признаков строили диаграмму рассеяния с использованием двух первых факторов с построением эллипсов 95%-го доверительного интервала. Для определения значимости расхождения сообществ использовали MANOVA. Анализ и визуализация данных выполнены в программах Statistica 10 и JMP Pro 13.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Участие в сообществах трав с разными типами диссеминации объяснялось разными сочетаниями факторов (табл. 1). Изменчивость функциональных групп по типам диссеминации в большей степени связана с древесным доминантом (анемохоры, зоохоры, мирмекохоры и виды без приспособлений к расселению семян) и степенью фрагментации растительного покрова (анемохоры, зоохоры, баллистохоры и виды без приспособлений к расселению семян) и в меньшей степени – с типом местообитания (мирмекохоры и баллистохоры).

Таблица 1. Значения скорректированных критериев Акаике (AICc) для комбинаций предикторов, объясняющих различия участия травянистых растений с разными типами диссеминации в описанных сообществах

Комбинация предикторов	Способ диссеминации				
	анемохоры	зоохоры	мирмекохоры	баллистохоры	без приспособлений
Вариант [1]	15.68	2.83	–5.63	–95.92	29.01
Местообитание [2]	19.02	3.04	–4.34	–94.44	34.61
Площадь участка [3]	10.99	2.87	–3.02	–98.08	30.36
[1] + [2]	15.01	5.21	–4.39	–93.65	31.25
[1] + [3]	**5.96**	5.01	–3.45	–97.32	26.09
[2] + [3]	9.05	4.64	–7.97	–99.79	24.41
[1] + [2] + [1 × 2]	14.00	4.21	**–9.98**	–91.41	20.37
[1] + [3] + [1 × 3]	7.88	**1.88**	–6.56	–95.05	**18.71**
[2] + [3] + [2 × 3]	10.64	4.54	–5.96	**–99.83**	22.63

Примечание. Наименьшие значения AICc, индицирующие наиболее оптимальные сочетания предикторов, выделены жирным шрифтом.

Участие анемохорных видов трав в зависимости от площади древостоя изменялось однонаправленно в сообществах разных вариантов (рис. 1, а). При этом в зарослях *A. negundo* участие анемохоров было в среднем меньше на 25%, и эти различия значимы ($F_{(1;46)}$ = 5.38; p = 0.02). Доля участия трав без приспособлений к расселению семян, напротив, с увеличением площади древесного участка увеличивалась в зарослях клена и не изменялась в контрольных сообществах. При этом в сообществах An+ среднее участие таких видов было на 27 % больше (рис. 1, б) и это различие значимо ($F_{(1;46)}$ = 5.71; p = 0.02). Общая зависимость в сообществах разных вариантов свидетельствует о важном влиянии фрагментации местообитаний на видовой пул анемохоров и видов без приспособлений к диссеминации, а влияние клена может объясняться способностью данного вида формировать свисающие кроны (Костина и др., 2013), которые могут выступать физическим препятствием для потока анемохорных семян из прилегающих сообществ.

Доля участия зоохорных видов трав значимо не изменялась в зависимости от площади древесного массива (рис. 2). В среднем участие зоохорных трав в сообществах разных вариантов не отличалось ($F_{(1;46)}$ = 0.21; p = 0.64). При этом модель, включающая взаимодействие факторов площади древесного участка и варианта показывает значимый эффект данного взаимодействия ($F_{(1;44)}$ = 5.48; p = 0.02). Следовательно, при увеличении площади древесного массива доля участия зоохорных трав в сообществах An+ и An- изменяется по-разному.

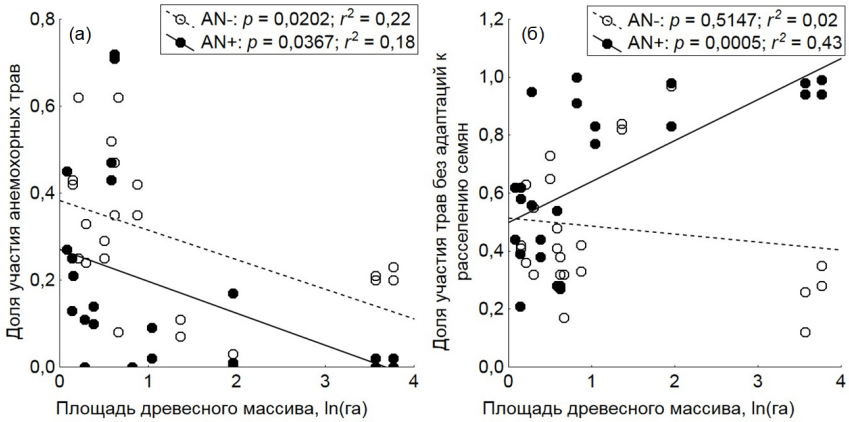


Рисунок 1. Зависимость участия анемохорных видов трав (а) и трав без приспособлений к расселению семян (б) в зарослях Acer negundo (An+; сплошная линия и черные точки (●)) и сообществах с доминированием других видов деревьев (An-; пунктирная линия и белые точки (○)) от площади древесного массива. Показаны линейные аппроксимации, коэффициенты детерминации (r^2) и p-уровни значимости.

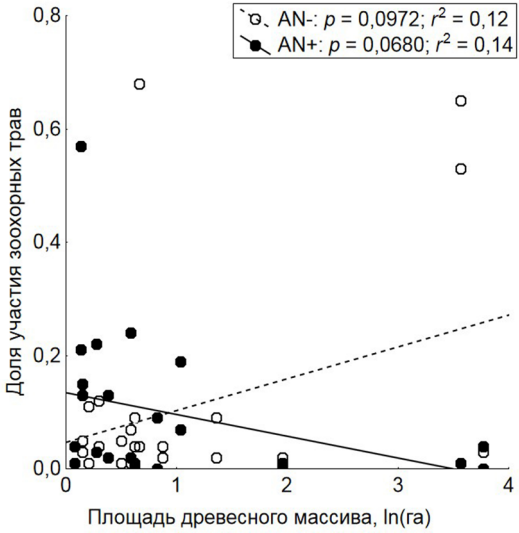


Рисунок 2. Зависимость участия зоохорных видов трав в зарослях Acer negundo (An+; сплошная линия и черные точки (●)) и сообществах с доминированием других видов деревьев (An-; пунктирная линия и белые точки (○)) от площади древесного массива. Показаны линейные аппроксимации, коэффициенты детерминированности (r^2) и p-уровни значимости.

В среднем в сообществах с доминированием *A. negundo* участие мирмекохорных трав меньше на 49%, различия значимы (рис. 3). Контраст между вариантами выражен в лесопарках, но не в городских местообитаниях. Это может быть косвенным свидетельством влияния клена ясенелистного на разнообразие сообществ мирмекофауны. Известно, что инвазия видов рода *Solidago* в Центральной Европе может приводить к изменению видового состава и обилия сообществ муравьев (Kajzer-Bonk et al., 2016; Trigos-Peral et al., 2018). Аналогичные результаты получены при исследовании влияния инвазивного злака *Cenchrus ciliaris* на сообщества муравьев в Австралии (Bonney et al., 2017).

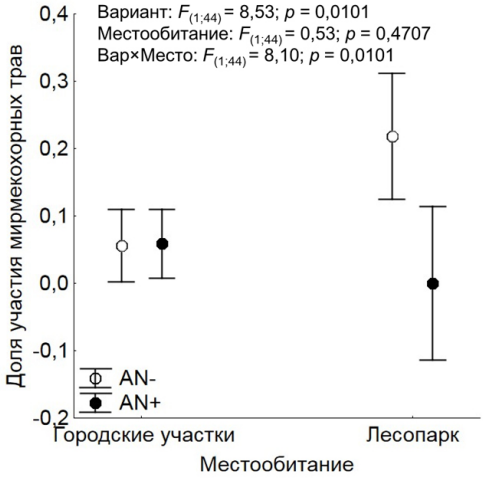


Рисунок 3. Доля участия мирмекохорных видов трав (среднее, ±95%-й доверительный интервал) в зарослях Acer negundo (An+; черные точки (●)) и сообществах с доминированием других видов деревьев (An-; белые точки (○)) в лесопарковых и городских местообитаниях. Показаны результаты двухфакторного ANOVA: значения критерия Фишера (F) и p-уровни значимости.

Группа баллистохоров была единственной, чью изменчивость оптимальнее всего описывала модель, не включающая фактор варианта. Уменьшение участия этой группы в сообществах отмечено при увеличении площади древесного участка (p = 0.04; r^2 = 0.09) и было сильно выражено в городских, но не в лесопарковых местообитаниях (рис. 4).

При анализе расхождения сообществ в функциональном пространстве описанных признаков методом главных координат сообщества разных вариантов значимо расходятся по двум первым факторам (рис. 5). Следовательно, сообщества, подвергшиеся инвазии *A. negundo* обладают особой функциональной структурой в отношении способов диссеминации травянистых растений.

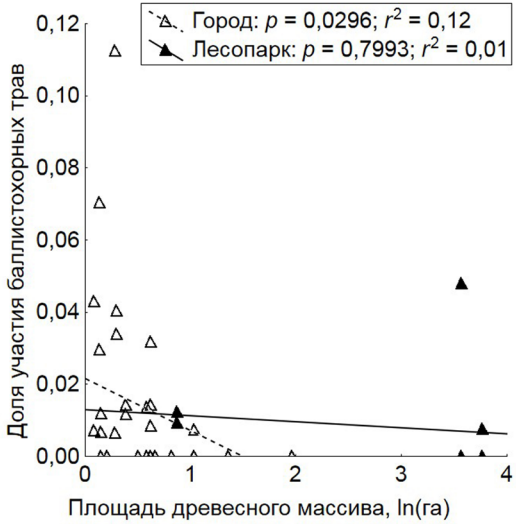


Рисунок 4. Зависимость участия баллистохорных видов трав в лесопарковых (сплошная линия и черные точки (▲)) и городских сообществах (пунктирная линия и белые точки (Δ)) от площади древесного массива. Показаны линейные аппроксимации, коэффициенты детерминированности (r^2) и p-уровни значимости.

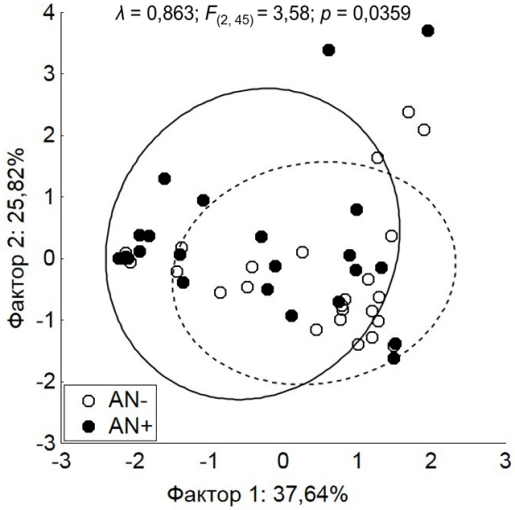


Рисунок 5. Расхождение сообществ с доминированием Acer negundo (An+, сплошная линия, черные точки (●)) и других видов деревьев (An-, пунктирная линия, белые точки (○)) в функциональном пространстве способов диссеминации. Показаны результаты MANOVA: значение критерия Уилкса (λ), Фишера (F) и p-уровни значимости. Эллипсы показывают пределы 95%-го доверительного интервала.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В описанных сообществах *Acer negundo* создает специфические условия, которые выступают средовым фильтром для травянистых растений, т. е. проявляет признаки вида-трансформера.

Первая гипотеза о меньшем участии анемохорных видов трав и вторая гипотеза о большей роли трав без приспособлений к диссеминации в зарослях *A. negundo* подтверждены. Следовательно, в местообитаниях, подвергшихся инвазии клена ясенелистного, формируются условия, благоприятные для воспроизводства видов, не распространяющихся далеко от родительской особи, и неблагоприятные для анемохорных видов. Это можно интерпретировать как способность *A. negundo* блокировать поток семян из прилегающих сообществ, особенно если инвазия происходит в сильно фрагментированных местообитаниях. Гипотеза об уменьшении участия мирмекохорных видов трав в зарослях клена ясенелистного также подтверждена. Вероятно, одним из следствий инвазии клена ясенелистного может быть изменение структуры сообществ животных. Это предположение нуждается в специальной проверке.

Помимо эффектов, связанных со средообразующим влиянием *A. negundo*, значительная часть наблюдаемой изменчивости связана с еще одним последствием урбанизации – фрагментацией сообществ. Это ожидаемый результат, т. к. разрывы между фрагментами растительного покрова могут быть барьерами при расселении растений.

Таким образом, установлено, что североамериканского клена ясенелистного оказывает средообразующее влияние не только на таксономическое (Veselkin, Dubrovin, 2019; Veselkin et al., 2021), но и на функциональное разнообразие сообществ растений. В дальнейшем для выявления особенностей функционального разнообразия сообществ, подвергшихся инвазии A. negundo, необходимо выполнить анализ с вовлечением других функциональных признаков растений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность д.б.н. Веселкину Д.В. – за помощь в планировании работы и анализе данных; к.б.н. Золотаревой Н.В. – за помощь в определении растений, Дубровиной Д.П. и Рафиковой О.С. – за помощь в выполнении полевого этапа исследований. Работа поддержана РФФИ и Правительством Свердловской области, проект 20-44-660013.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Веселкин Д.В., Дубровин Д.И. Разнообразие травяного яруса урбанизированных сообществ с доминированием инвазивного *Acer negundo* // Экология. 2019. № 5. С. 323–331.

Веселкин Д.В., Дубровин Д.И., Рафикова О.С. и др. Затенение и перехват света в зарослях инвазионных видов *Acer negundo* и *Sorbaria sorbifolia* // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2021. № 4. С. 30–42.

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

Дубовик Д.В., Дмитриева С.А., Ламан В.Н. и др. Черная книга флоры Беларуси: чужеродные вредоносные растения. Минск: Беларуская навука, 2020. 407 с.

Костина М.В., Минькова Н.О., Ясинская О.И. О биологии клёна ясенелистного в зелёных насаждениях Москвы // Российский Журнал Биологических Инвазий. 2013. № 4. С. 32–43.

Левина Р.Е. Способы распространения плодов и семян. М., 1957. 358 с.

Третьякова А.С., Куликов П.В. Адвентивный компонент флоры Свердловской области: биоэкологические особенности // Вестник Удмуртского университета. Серия «Биология. Науки о Земле». 2014. № 1. С. 57–67.

Bonney S., Andersen A., Schlesinger C. Biodiversity impacts of an invasive grass: ant community responses to Cenchrus ciliaris in arid Australia // Biological Invasions. 2017. № 19. P. 57–72.

Casanoves F., Di Rienzo J.A., Pla L. User Manual f-Diversity: Statistical Software for the Analysis of Functional Diversity, 1st ed. Buenos Aires, 2008. 58 pp.

Dgebuadze Yu.Yu., Petrosyan V.G., Khlyap L.A. The most dangerous invasive species of Russia (TOP-100) Moscow: KMK Scientific Press, 2018. 688 pp.

Gioria M., Osborne B.A. Resource competition in plant invasions: emerging patterns and research needs // Frontiers in Plant Science. 2014. № 5. P. 1–21.

Kajzer-Bonk J., Szpiłyk D., Woyciechowski M. Invasive goldenrods affect abundance and diversity of grassland ant communities (Hymenoptera: Formicidae) // Journal of Insect Conservation. 2016. № 20. P. 99–105.

Kattge J., Bönisch G., Díaz S. et al. TRY plant trait database – enhanced coverage and open access // Global Change Biology 2020. № 26. P. 119–188.

Mason N.W.H., Richardson S.J., Peltzer D.A. et al. Changes in coexistence mechanisms along a long-term soil chronosequence revealed by functional trait diversity // Journal of Ecology. 2012. № 100. P. 678–689.

Niinemets Ü. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance // Ecol. Research. 2010. № 25. P. 693–714.

Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M. et al. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and Distributions. 2000. № 6. P. 93–107.

Royal Botanic Gardens Kew. (2022) Seed Information Database (SID). Version 7.1. URL: http://data.kew.org/sid/ (01.02.2022)

Schuster M.J., Reich P.B. Amur maple (*Acer ginnala*): an emerging invasive plant in North America // Biological Invasions. 2018. № 20. P. 2997–3007.

Trigos-Peral G., Casacci L.P., Ślipinski P. et al. Ant communities and Solidago plant invasion: Environmental properties and food sources // Entomological Science. 2018. № 21. P. 270–278.

Veselkin D.V., Dubrovin D.I., Pustovalova L.A. High canopy cover of invasive *Acer negundo* L. affects ground vegetation taxonomic richness // Scientific Reports. 2021. Vol. 11. № 20758. P. 1–12.

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

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-44-54

Размерные характеристики щечных зубов большого суслика из голоценовых местонахождений Челябинской области и Башкирии

Д.Е. Евтюнина, А.Е. Бачурина

Уральский Федеральный университет, г. Екатеринбург

Ключевые слова: Spermophilus major; зубы; морфология; голоцен; Юго-Западное Предуралье

Spermophilus major (Pallas, 1779) – один из наиболее крупных представителей рода Spermophilus подсемейства наземных беличьих (Marmotinae) и важный компонент биосферы периода плейстоцена-голоцена (Громов и др., 1965). Остатки ископаемых сусликов рода *Spermophilus* немногочисленны, из-за чего морфологические особенности зубов редко описываются в палеонтологических работах.

Цель исследования – проанализировать размерные характеристики жевательной поверхности щечных зубов *Spermophilus major* из голоценовых местонахождений Челябинской области и Башкирии (пещеры Капова, Сквозная Сухарышская-3, Кайгородова-1 и курган Александровский) из коллекции музея ИЭРиЖ УрО РАН и щечных зубов современного *S. major*, собранных в Свердловской области, из коллекции Е.С. Некрасова, хранящейся в Зоологическом музее УрФУ. Выборка представлена зубами из раннего, среднего и позднего голоцена, так как не зафиксировано существенных изменений размера в течение голоцена. Для статистического анализа были использованы первые и вторые верхние (M1-2) и нижние (m1-2) моляры, без разделения на отдельные категории, так как они трудно различимы в изолированном виде и являются самыми массовыми среди найденных в изучаемых местонахождениях. Измерения были проведены по стандартной схеме (Громов и др., 1965; Погодина, 2006): были изучены длина (L) и ширина (W) щечных зубов. Для сравнения были проведены замеры тех же параметров современного S. major (рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2).

Промеры зубов сделаны по цифровым фотографиям, сделанным на бинокулярном микроскопе Leica EZ 4 со штатной линейкой (цена деления 0.01 мм), с использованием программы ImageJ, статистическая обработка была проведена с использованием U-критерия Манна-Уитни (с использованием программы Statistica 8.0) (табл. 3).

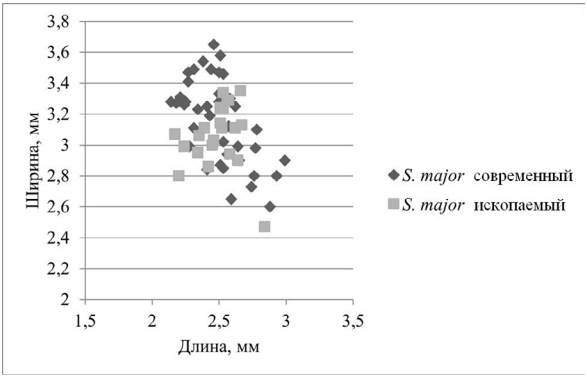


Рисунок 1. Размеры и пропорции M1-2.

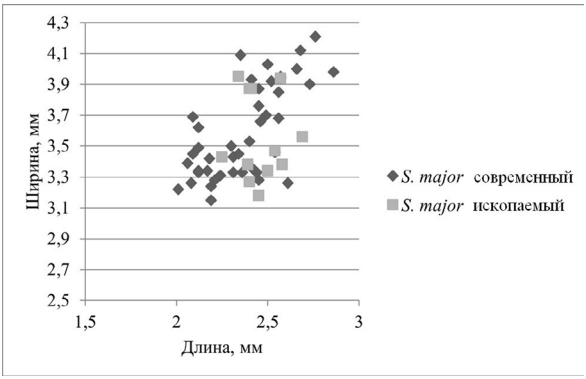


Рисунок 2. Размеры и пропорции m1-2.

Таблица 1. Размеры и пропорции M1-2

Вид	n	L, мм: Min–Mean–Max–SE	W, мм: Min–Mean–Max–SE	L/W, %: Min–Mean–Max–SE
S. major ископаемый	22	2.17–2.49–2.84±0.03	2.47–3.0–3.35±0.04	70.68–81.61–114.98±0.02
S. major современный	41	2.14–2.49–2.99±0.03	2.6–3.16–3.65±0.04	65.24–79.85–110.77±0.02

Таблица 2. Размеры и пропорции m1-2

Вид	n	L, мм: Min–Mean–Max–SE	W, мм: Min–Mean–Max–SE	L/W, %: Min–Mean–Max–SE
S. major ископаемый	12	2.25–2.46–2.69±0.03	3.18–3.55–3.95±0.08	59.24–69.62–77.04±0.02
S. major современный	43	2.01–2.37–2.86±0.03	3.15–3.59–4.21±0.05	56.64–66.23–80.06±0.01

Ранее были описаны морфологические различия между зубами из голоценовых отложений и современными (Бачурина и др., 2022). Однако, как показало проведенное исследование, существенных различий в размерных характеристиках между зубами из голоценовых местонахождений и зубами современного S. major нет.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность к.б.н. П.А. Косинцеву за предоставленный материал и информацию о местонахождениях и их возрасте.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бачурина А.Е., Евтюнина Д.Е., Погодина Н.В., Косинцев П.А. Особенности строения корней третьего верхнего моляра *Spermophilus major* (Rodentia: Sciuridae: Xerinae) из голоценовых местонахождений Южного Урала и Предуралья // Палеонтология и стратиграфия: современное состояние и пути развития. Материалы LXVIII сессии Палеонтологического общества при РАН, посвященной 100-летию со дня рождения Александра Ивановича Жамойды. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2022. С. 191–192.

Громов И.М., Бибиков Д.И., Калабухов Н.И., Мейер М.Н. Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 2: Наземные беличьи (Marmotinae). СПб.: Изд-во Наука, 1965. 468 с.

Погодина Н.В. Суслик (Rodentia, Sciuridae) из позднего плейстоцена среднего и южного Зауралья // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2006. Т. 111. № 5. С. 17–25.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-55-57

Пиявка *Glossiphonia* sp. – вид с самым большим ареалом в Палеарктике

Т.А. Елисеева[1,2], О.В. Аксенова[1,2], А.В. Кондаков[1]

[1]Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики УрО РАН, г. Архангельск

[2]Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург

Ключевые слова: пиявки, Glossiphonia, фенотипическая изменчивость, Палеарктика

Род *Glossiphonia* (Johnson, 1816) – группа пресноводных пиявок, распространенных на территории Евразии, Северной Африки и Северной Америки. Для представителей рода характерно наличие на спинной стороне двух продольных парамедиальных пунктирных линий, средние размеры, зеленовато-коричневый окрас различных оттенков, а также три пары глаз. Все виды питаются кровью и соками как беспозвоночных, так и позвоночных животных с помощью мышечного хоботка. Как и большинство пиявок Glossiphoniidae проявляют в некоторой степени заботу о потомстве.

Многие представители рода обладают высоким уровнем фенотипической изменчивости, что затрудняет их видоидентификацию. На основе генетических данных, которые представлены в международной базе NCBI GenBank, в настоящий момент, согласно принятому уровню межвидовой генетической дивергенции (Hebert et. al. 2003), можно выделить 14 видов рода Glossiphonia.

Цель исследования – изучить особенности филогеографии и морфологической изменчивости вида *Glossiphonia* sp.

Для реализации цели были поставлены следующие задачи:
1) провести морфологический и генетический анализ Glossiphonia sp.;
2) выполнить филогеографический анализ для данного вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В ходе экспедиционных работ в Сибири и на Дальнем Востоке России сотрудниками ФИЦКИА УрО РАН из пресных водоемов были отобраны и зафиксированы в 96% этиловом спирте образцы пиявок *Glossiphonia* sp. для проведения дальнейших морфологических и молекулярно-генетических исследований (Рис. 1).

Сбор пиявок осуществлялся вручную с различных подводных предметов в прибрежной части (Рис. 2) или с помощью гидробиологического оборудования. Список собранных и изученных образцов представлен в Таблице.

Первичная видоидентификация образцов осуществлялась с помощью определителей зоопланктона и зообентоса пресных вод (Алексеев, 2018). Более детальное изучение материала и фотодокументация осуществлялась на бинокулярном стереомикроскопе Leica M165C.

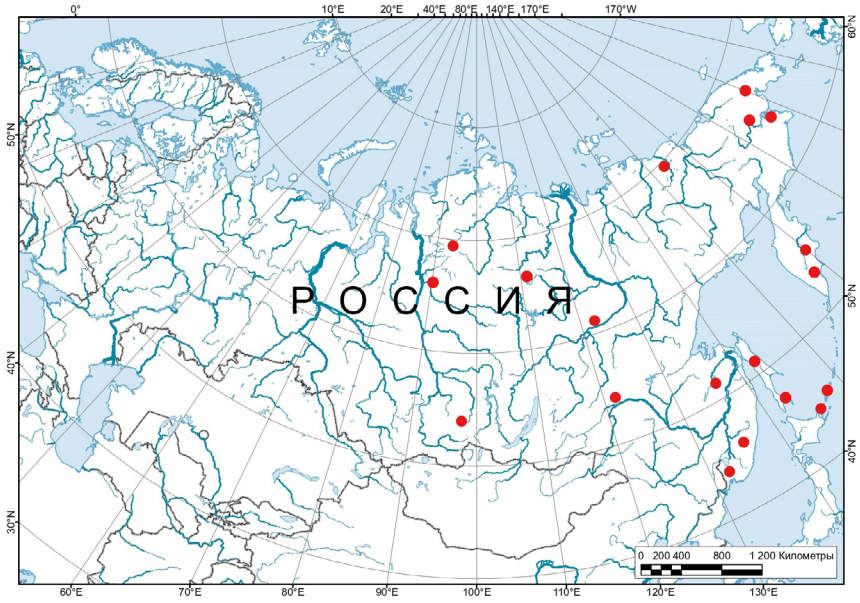


Рисунок 1. Точки сбора образцов пиявок Glossiphonia sp.

А Б

Рисунок 2. Места сбора образцов пиявок Glossiphonia sp.
А – о. Итуруп, оз. Малое; Б – п-ов Камчатка, оз. Малое

Таблица. Каталожные номера и места сбора образцов пиявок *Glossiphonia* sp.

Номер образца по каталогу РМЦБР* (г. Архангельск)	**Точка сбора образцов**
Hir 3/1, Hir 4/1,	Хабаровский край, р. Тумнин
Hir 87/1	Приморский край, пойменное оз. реки Авва-кумовка
Hir 91/2	Приморский край, р. Партизанка
Hir 188/2	Якутия, п. Накын, прибрежная часть оз. б/н
Hir 238	п-ов Чукотка, п. Усть-Белая, р. Анадырь
Hir 251/2	п-ов Чукотка, п. Угольные Копи, оз. Ходеевское
Hir 252	п-ов Чукотка, с. Амгуэма, оз. б/н
Hir 274/2	п-ов Таймыр, с. Хатанга, оз. Щучье
Hir 391/2	Якутия, г. Якутск
Hir 403/1	Приморский край, г. Артем
Hir 409/2	Приморский край, п. Кневичи
Hir 439/2	Якутия, г. Якутск, оз. Темие
Hir 472/1	Амурская область, г. Благовещенск
Hir 478, Hir 479, Hir 480, Hir 481, Hir 482/1, Hir 482/2, Hir 483/1, Hir 483/2, Hir 484	Якутия, п. Чокурдах
Hir 487	Красноярский край, плато Путорана
Hir 489	п-ов Камчатка, оз. Айпын
Hir 490, Hir 491/2	п-ов Камчатка
Hir 511/2	п-ов Камчатка, п. Ключи, озеро
Hir 512/3, Hir 512/4	п-ов Камчатка, оз. Халактырское
Hir 514/1	Хабаровский край, р. Бурея
Hir 524/5	Амурская область, р. Ивановка
Hir 557/1	Иркутская область, оз. Лапагар
Hir 558/1	Иркутская область, Журавлиное болото
Hir 561/2	Сахалинская область, о. Кунашир
Hir 570/2	Сахалинская область, о. Итуруп, оз. Малое
Hir 576/1	о. Сахалин, руч. Пригородный
Hir 578, Hir 581/1	о. Сахалин, старица р. Тымь
Hir 588/2	о. Сахалин, озеро-старица в с. Пугачево
Hir 595	о. Сахалин, оз. Седых

* – Российский музей центров биологического разнообразия ФИЦКИА УрО РАН

В ходе молекулярно-генетического анализа была выполнена амплификация и секвенирование нуклеотидных последовательностей фрагмента гена первой субъединицы цитохром с-оксидазы (COI) 42 образцов вида Glossiphonia sp. согласно методам, представленным в работе Bolotov et.al. 2019.

Филогеографический анализ был выполнен с помощью программного обеспечения Network v. 4.6.1.3 (Bandelt et al., 1999) методом построения медианных сетей гаплотипов на основе фрагмента гена COI (MedianJoining).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфологический анализ показал, что исследуемый вид *Glossiphonia* sp. – небольшая пиявка (диапазон длины у образцов, сохраненных в этаноле: 7–20 мм, ширина 4–7 мм), ее тело имеет листовидную форму, хорошо развитые присоски, диаметр задней присоски составляет 1/3 часть максимальной ширины тела, три пары глаз, первая значительно меньше остальных или может быть редуцирована. Окраска (живая особь): несколько полупрозрачное тело коричневого или зеленоватого оттенка разной степени пигментации. Имеется две парамедиальные пунктирные темные линии, а также 6 продольных рядов светлых сосочков разной степени выраженности. У некоторых экземпляров присутствуют зеленые или черные пигментные клетки на поверхности тела (Рис. 3). Внешне пиявка скорее напоминает *Glossiphonia mollissima*.

А Б

Рисунок 3. Внешний вид образцов вида Glossiphonia sp.
А – п. Чокурдах; Б – о. Итуруп

Полученные в ходе анализа данные показали, что внутривидовая генетическая дистанция варьирует в диапазоне от 0 до 2.7%, это в свою очередь указывает на достаточно длительное отсутствие взаимодействия между отдельными популяциями *Glossiphonia* sp., обладающими максимально удаленными гаплотипами COI.

Для оценки филогеографии *Glossiphonia* sp. была построена медианная сеть гаплотипов на основе COI (Рис. 4). Установлено, что данный вид встречается в Сибири и на Дальнем Востоке России. На медианной сети четко прослеживается наличие трех дивергентных генетических линий внутри вида, дистанции между которыми составляют 6–7 нуклеотидных замен. Первая линия представлена образцами из Приморского края и островов Сахалин, Итуруп, Кунашир. Ко второй линии относятся объекты, собранные в Якутии, Камчатском крае и Чукотском АО. Третья линия имеет наиболее гетерогенную структуру и представлена образцами, занимающими наибольшую территорию (Якутия, Хабаровский, Приморский и Красноярский края, Иркутская и Амурская области). В каждой генетической линии прослеживается наличие звездообразных структур, что указывает на внутрипопуляционные генетические процессы, связанные с адаптацией представителей исследуемого вида к условиям окружающей среды.

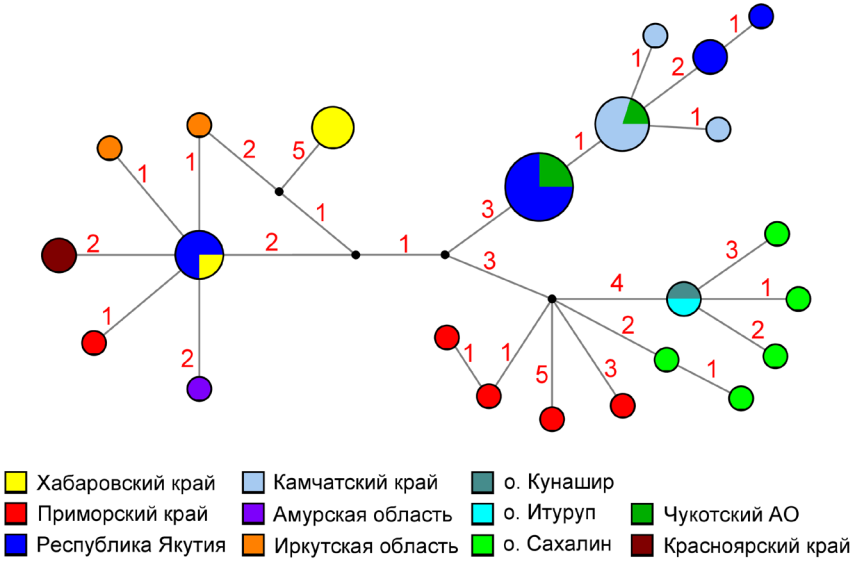


Рисунок 4. Медианная сеть гаплотипов, построенная на основе последовательностей гена COI пиявок Glossiphonia sp. (N=42). Размер круга пропорционален количеству идентичных последовательностей. Черные точки представляют собой гипотетические существующие гаплотипы. Цифры указывают на количество нуклеотидных замен между гаплотипами.

ВЫВОДЫ

В ходе проведенного исследования выполнены морфологический, генетический и филогеографический анализ пресноводной пиявки *Glossiphonia* sp., обладающей самым большим ареалом в Палеаркти-

ке. Установлено, что данный вид обладает высокой фенотипической изменчивостью, выраженная в разнообразии окраски и пигментации особей. Филогеографический анализ продемонстрировал наличие трех генетических линий внутри вида, которые отличаются друг от друга на 6–7 нуклеотидных замен. Это указывает на длительное отсутствие взаимодействия между отдельными генетическими линиями. Для установления точного таксономического статуса данного вида необходимо проведение тщательного анализа работ с описанием представителей рода Glossiphonia на территории Сибири и Дальнего Востока России.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены при поддержке проекта РНФ № 19-14-00066.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В.Р. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 457 с.

Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Molecular biology and evolution. 1999. Vol. 16(1). P. 37–48.

Bolotov I.N., Klass A.L., Kondakov A.V. et al. Freshwater mussels house a diverse mussel-associated leech assemblage // Scientific Reports. 2019. Vol. 9. № 16449. P. 1–22.

Hebert P.D.N., Ratnasingham S., De Waard J.R. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species // Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. 2003. Vol. 270. P. 96–99.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-58-63

Новые территории – новые знания: на примере филогенетических линий настоящего трутовика на Дальнем Востоке

Е.В. Жуйкова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: Fomes fomentarius, настоящий трутовик, филогенетические линии

Большое количество трутовых грибов (Basidiomycota, Agaricomycetes) были описаны в XVIII–XIX веках согласно господствующей на тот момент морфологической концепции вида (Kirk et. al., 2008). Одним из ее центральных элементов является положение о типовом (эталонном) образце, или голотипе, с которым сопоставляются по морфологическим признакам другие экземпляры данного вида (Северцев, 1981). Гомогенный характер большинства современных видовых таксонов трутовых грибов отчасти можно объяснить тем, что простая морфология их базидиокарпов и ограниченное количество морфологических признаков крайне затрудняют изучение внутривидовой изменчивости (Judova et al., 2012).

К подобным видам относится настоящий трутовик *Fomes fomentarius* (L.) Fr., 1849 (Polyporaceae) – дереворазрушающий гриб, вызывающий белую гниль в основном лиственных пород. Он является космополитным видом и доминирующим деструктором древесины в лиственных и смешанных лесах Северного полушария (Бондарцев, 1953; Ryvarden, Gilbertson, 1993).

За более чем 250 лет изучения был описан ряд форм, разновидностей, подвидов настоящего трутовика. Все они в настоящее время рассматриваются как синонимы одного вида (по данным Index Fungorum, Lécuru et al., 2019). Однако в последние годы установлена его генетическая неоднородность: наличие двух филогенетических линий (A и B), которые, по мнению J. Judova et al. (2012) и P. Pristas et. al. (2013) представляют собой два симпатрических криптических вида. Позже было показано, что каждая из этих линий имеет по две филогенетических сублиний (A1 и A2, B1 и B2, соответственно), отличающихся распространением и трофическими спектрами (McCormick et al., 2013; Gaper et al., 2016; Mukhin et al., 2018). В 2019 г. U. Peintner et al. было установле-

но, что в Европе настоящий трутовик является комплексом из как минимум двух криптических видов: собственно, *Fomes fomentarius* sensu stricto (L.) Fr., соответствующий сублинии A2, и *Fomes inzengae* (Ces. & De Not.) Cooke, соответствующий сублинии B2 (Badalyan et al., 2022).

Отметим, что при большом количестве работ, посвященных настоящему трутовику, мало внимания уделяется изучению образцов из азиатской части его обширного ареала. Это ведет к искажению представлений о распространении и трофических особенностях филогенетических линий, описанных на европейском и североамериканском материалах. Таким образом, изучение образцов из Азии особенно актуально для заполнения пробела в изучении генетического разнообразия настоящего трутовика. Цель настоящей работы – молекулярно-генетический анализ гербарной коллекции настоящего трутовика с Дальнего Востока.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследовано 15 гербаризированных базидиокарпов *F. fomentarius* sensu lato из коллекции д.б.н., профессора В.А. Мухина, хранящейся в Институте экологии растений и животных УрО РАН. Видовая диагностика плодовых тел проведена с использованием традиционных методов на основе их анатомо-морфологических признаков (Ryvarden, Gilbertson, 1993). Для анализа были отобраны плодовые тела с о. Хонсю (7) и о. Сахалина (2), а также из Восточной Сибири (1) и Приморья (5). Выделение ДНК, полимеразную цепную реакцию и секвенирование по Сэнгеру нуклеотидных последовательностей внутреннего транскрибируемого спейсера рибосомальной ДНК (праймеры ITS1F/ITS4B) проводили стандартными методами, подробно описанными в работе S.M. Badalyan et al. (2022).

Наряду с оригинальными нуклеотидными последовательностями в анализ вовлекались последовательности из базы данных GenBank. Из них были сформированы наборы референсных последовательностей: первый из 20 последовательностей – для идентификации сублиний (на основе данных Judova et al., 2012; Gaper et al., 2016; Mukhin et al., 2018), второй из 23 последовательностей – для идентификации криптических видов, описанных U. Peintner et al. (2019) (Badalyan et al., 2022). Итоговое выравнивание (по алгоритму ClustalW) содержало 59 последовательностей: две группы референсов, оригинальные последовательности и последовательность *Fomes fasciatus* (Sw.) Cooke (1885) в качестве внешней группы. Филогенетическое дерево было построено методом ближайшего соседа (neighbor-joining method) на основе 454 сайтов. Эволюционные дистанции рассчитаны методом максимального правдоподобия (maximum composite likelihood method). Статистическая

оценка топологии проводилась методом будстрепа (1000 реплик), значимыми считались значения выше 70. Эволюционный анализ проводился в MEGA7 (Kumar et al., 2016). Результаты построений внесены в таблицу для краткости изложения (табл.).

Таблица. Представители филогенетических линий *Fomes fomentarius* s. lat., их распространение и субстратная приуроченность на Дальнем Востоке

Номер в коллекции	Место сбора	Субстрат	Сублиния[1], клада[2]
IPAE-Fomes-36	Япония, о. Хонсю	*Fagus sp.* L.	A1, "*F. sp.* N-America"
IPAE-Fomes-37	Япония, о. Хонсю	*Fagus sp.* L.	A1, "*F. sp.* N-America"
IPAE-Fomes-38	Япония, о. Хонсю	*Fagus sp.* L.	A1, "*F. sp.* N-America"
IPAE-Fomes-39	Япония, о. Хонсю	*Fagus sp.* L.	A1, "*F. sp.* N-America"
IPAE-Fomes-40	Япония, о. Хонсю	*Fagus sp.* L.	A1, "*F. sp.* N-America"
IPAE-Fomes-44	РФ, Сахалинская область, о. Сахалин	*Chosenia arbutifolia* (Pall.) A.K. Skvortsov	A1, "*F. sp.* N-America"
IPAE-Fomes-105	РФ, Сахалинская область, о. Сахалин	*Betula sp.* L.	A1, "*F. sp.* N-America"
IPAE-Fomes-47	РФ, Приморский край, Лазовский район	*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.	A1, "*F. sp.* N-America"
IPAE-Fomes-64	РФ, Приморский край, Лазовский район	*Betula dahurica* Pall.	A1, "*F. sp.* N-America"
IPAE-Fomes-68	РФ, Приморский край, Хасанский район	*Alnus hirsuta* (Spach) Rupr.	A1, "*F. sp.* N-America"
IPAE-Fomes-70	РФ, Приморский край, Шкотовский район	*Alnus hirsuta* (Spach) Rupr.	A1, "*F. sp.* N-America"
IPAE-Fomes-116	РФ, Республика Саха, окрестности г. Якутск	*Betula platyphylla* Sukaczev	A1, "*F. sp.* N-America"
IPAE-Fomes-65	РФ, Приморский край, Уссурийский заповедник	*Ulmus propinqua* (Koidz.)	A2, *F. fomentarius* s. lat.
IPAE-Fomes-34	Япония, о. Хонсю	*Fagus sp.* L.	B1, "*F. sp.* Asia", Iran"
IPAE-Fomes-35	Япония, о. Хонсю	*Fagus sp.* L.	B1, "*F. sp.* Asia", "Iran"

Примечание. 1 – по данным J. Judova et al. (2012), J. Gaper et al. (2016) и V.A. Mukhin et al. (2018); 2 – по данным U. Peintner et al. (2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как показывает филогенетический анализ последовательностей внутреннего транскрибируемого спейсера рибосомальной ДНК изученные плодовые тела *F. fomentarius* s. lat. относятся к трем филогенетическим сублиниям: A1, A2 и B1 (табл.). Большая часть из них принадлежит кладе с рефенсными последовательностями сублинии A1 и "*Fomes sp.* N-America" (12), 2 изолята – кладе сублинии B1 и "*Fomes sp.* Asia", и "*Fomes sp.* Iran", одна последовательность объединяется в группу с референсными последовательностями сублинии A2 и *F. fomentarius* s. str.

В предыдущих исследованиях клада сублинии A1 и "*Fomes sp.* N-America" описывалась как американская (McCormick et al., 2013; Peintner et al., 2019), так как в анализ не включались последовательности HM584810 (China), KC505546 (China) и KR673666 (South Korea) также относящиеся к данному кластеру (Mukhin et al., 2018). Добавление в группу 12 последовательностей из Приморского края (4), Сахалинской области (2) РФ и Японии (5) служат весомым аргументом в пользу азиатско-американского распространения представителей сублинии A1. Однако последовательность, полученная из плодового тела из окрестностей Якутска, отодвигает западный край ареала филогенетической линии. Подавляющее большинство представителей сублинии A1 были собраны с древесины рода *Betula* L. (McCormick et al., 2013). Представители сублинии A1 с Дальнего Востока встречаются преимущественно на древесине родов *Fagus* L. (5 из 12) и *Betula* (3 из 12), также на *Chosenia* (Pall.) A.K.Skvortsov (1), *Quercus* L. (1) и *Alnus* Mill. (2), тем самым увеличивая долю альтернативных по отношению к *Betula* субстратов и ставя в один ряд с ней древесину *Fagus*.

Представители сублинии A2 или *F. fomentarius* s. str. распространены по всему Северному полушарию в бореальной и умеренной зонах (Mukhin et al., 2018; Peintner et al., 2019). Добавление к массиву данных последовательности из Приморского края подтверждает данную точку зрения. Кроме того, обширный список субстратов сублинии A2: *Acer*, *Alnus, Betula, Fagus, Picea, Quercus* (Mukhin et al., 2018, Peintner et al., 2019), – пополняется новым родом *Ulmus*.

В гетерогенной кладе сублинии B1, "*Fomes sp.* Asia" и "*Fomes sp.* Iran" минимальное по сравнению с остальными филогенетическими линиями количество аннотированных последовательностей. На основе этого небольшого массива данных можно заключить, что в настоящий момент грибы сублинии B1 собраны в азиатской части Евразии, и среди них есть базидиокарпы, собранные с древесины *Fagus*, что согласуется с ранее проведенным обзором этой группы (Mukhin et al., 2018).

Отсутствие в коллекции изолятов европейской сублинии B2 или *F. inzengae* также согласуется с возможной восточной границей распространения этой сублинии на стыке субконтинентов Евразии (Mukhin et al., 2018; Peintner et al., 2019; Badalyan et al., 2022).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Недостаток исследованных образцов из значительных частей ареала, отсутствие подробных аннотаций, игнорирование имеющихся в открытом доступе молекулярно-генетических данных – все это приводит к искажению представлений о размере ареалов и субстратной приуроченности филогенетических линий настоящего трутовика. Добавление 15 высококачественных аннотированных последовательностей ITS с Дальнего Востока значительно расширило представления об особенностях его филогенетических линий. Очевидна необходимость продолжения работы с привлечением данных из Азиатской части Евразии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке РФФИ в рамках проекта 20-34-90054 и государственного соглашения ИЭРиЖ УрО РАН 122021000092-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бондарцев А.С. Трутовые грибы Европейской части СССР и Кавказа. М.: Издательство Академии Наук СССР, 1953. 1106 с.

Северцов А.С. Введение в теорию эволюции. М.: Издательство Московского университета, 1981. 320 с.

Badalyan S.M., Zhuykova E.V., Mukhin V.A. The phylogenetic analysis of Armenian collections of medicinal tinder polypore *Fomes fomentarius* (Agaricomycetes, Polyporaceae) // Italian Journal of Mycology. 2022. Vol. 51. P. 23–33.

Gaper J., Gaperova S., Pristas P., Naplavova K. Medicinal value and taxonomy of the tinder polypore, *Fomes fomentarius* (Agaricomycetes): a review // International Journal of Medicinal Mushrooms. 2016. Vol. 18. № 10. P. 851–859.

GenBank NCBI. URL: https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank (30.04.2022)

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

Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A. Dictionary of Fungi. 10th ed. UK: CABI, 2008. 771 pp.

Kumar S., Stecher G., Tamura K. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0 for bigger datasets // Molecular Biology and Evolution. 2016. Vol. 33. № 7. P. 1870–1874.

Lécuru C., Courtecuisse R., Moreau P-A. Nomenclatural novelties // Index Fungorum. 2019. Vol. 384. P. 1–2.

McCormick M.A., Grand F.L., Post D.J., Cubeta A.M. Phylogenetic and phenotypic characterization of *Fomes fasciatus* and *Fomes fomentarius* in the United States // Mycologia. 2013. Vol. 105. P. 1525–1534.

Mukhin V.A., Zhuykova E.V., Badalyan S.M. Genetic variability of the medicinal tinder bracket polypore, *Fomes fomentarius* (Agaricomycetes), from the Asian Part of Russia // International Journal of Medicinal Mushrooms. 2018. Vol. 20. № 6. P. 561–568.

Peintner U., Kuhnert-Finkernagel R., Wille V. et al. How to resolve cryptic species of polypores: an example in Fomes // IMA Fungus. 2019. Vol. 10. № 17. P. 1–21

Pristas P., Gaperova S., Gaper J., Judova J. Genetic variability in *Fomes fomentarius* reconfirmed by translation elongation factor 1-α DNA sequences and 25S LSU rRNA sequences // Biologia. 2013. Vol. 68. № 5. P. 816–820.

Ryvarden L., Gilbertson R.L. European Polypores. Part 1 (Abortiporus-Lindtneria). Oslo, Norway: Fungiflora, 1993. 387 pp.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-64-69

Внутривидовая изменчивость ирисов биоресурсной коллекции Ботанического сада УрО РАН

Н.В. Забоева

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: ирисовые, внутривидовая изменчивость, интродукция, биоресурсные коллекции

Ирисы – распространенная культура в озеленении городов Среднего Урала, популярные и широко используемые декоративные травянистые многолетники. В сообщении приведены итоги определения внутривидовой изменчивости видов семейства Ирисовые (Iridaceae) биоресурсной коллекции Ботанического сада УрО РАН. **Цель работы**: изучение внутривидовой морфологической изменчивости видов ирисов в интродукции. **Задачи**: 1. Сравнительно оценить декоративно значимые морфологические признаки в интродукционных популяциях 10 видов и 16 культиваров ирисов. 2. Выявить таксоны с наиболее стабильными признаками. Также была сформулирована гипотеза, предполагающая, что у видовых представителей коллекции ирисов вариабельность ниже, чем у сортовых.

Исследования проводили на плантациях иридария (участок декоративных многолетников). Для каждого параметра количество измерений зависело от фактического числа цветущих экземпляров и составило не менее 30 замеров листьев и не менее 10 замеров по цветкам для каждого таксона.

Среди сортов ириса гибридного (Iris × hybrida hort.), представленных в биоресурсной коллекции Ботанического сада УрО РАН, можно выделить среднерослые и высокие (Киселева, Забоева, 2020). К среднерослым (40–70 см) относятся сорта: «Lorelei», «Sherwin-Wright» и «Sierra Blue». Остальные сорта можно отнести к высоким. Сорт «Бразилия» не удалось классифицировать по высоте, так как минимальная и максимальная высота цветоноса различались почти в 3 раза (30–82). Максимальная высота цветоноса зафиксирована у сортов «Blue Monarch» (111 см) и «Fatum» (108 см).

Наименьшее варьирование (коэффициент вариации) по длине листа и высоте цветоноса зафиксировано у ириса сибирского (*Iris sibirica* L.) – 1% по высоте цветоноса и 2% по длине листа. Это говорит

об устойчивости признаков (Краткие итоги..., 1970). Небольшое варьирование высоты цветоноса ириса сибирского (0–4%) зафиксировано у представителей: видовой, «Cambrige», «Perrys Blue», f. alba, «Синий» и «Фиолетовый». По длине листа небольшое варьирование у представителей: видовой, «Синий» и «Фиолетовый». Эти таксоны проявили наибольшую устойчивость признаков в условиях интродукции.

Среди других представителей семейства Ирисовые небольшое варьирование по высоте цветоноса у ириса карталинского (*Iris carthaliniae* Fomin), ириса кроваво-красного (Iris sanguinea Donn) «Snow Queen», ириса пестрого (*Iris variegata* L.) «Rudskiy», ириса солелюбивого (*Iris halophila* Pall) и парданканды Норриса (*Pardancanda norrisii* L.W. Lenz); по характеристикам куста – у ириса карталинского и ириса спурия (*Iris spuria* L.) «Frigia». Другие показатели цветка и габитуса куста находятся в «нижней» норме нормального варьирования (5–24%).

Рабочая гипотеза не подтвердилась. Диапазон изменчивости декоративно-значимых признаков у видовых и сортовых ирисов перекрываются. Изменчивость высоты листа значительно выше изменчивости признаков цветков и соцветий. На изменчивость признаков влияет географическое происхождение таксонов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН на базе УНУ №673947 «Коллекции растений открытого и закрытого грунта Ботанического сада УрО РАН».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Киселева О.А. Забоева Н.В. Культура ириса на среднем Урале // Субтропическое и декоративное садоводство. 2020. № 74. С. 30–40.

Краткие итоги интродукции декоративных травянистых растений (Из опыта работы Ботанического сада Института экологии растений и животных) // Труды Института экологии растений и животных. 1970. Вып. 81. 64 с.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-70-71

Влияние катастрофического ветровала на древостои малонарушенных южнотаежных лесов: опыт оценки по дистанционным данным

Н.В. Иванова[1], А.В. Лебедев[2,3], В.Н. Шанин[4], М.П. Шашков[1]

[1]Институт математических проблем биологии РАН – филиал ИПМ им. М.В. Келдыша РАН, г. Пущино
[2]Российский государственный аграрный университет, г. Москва
[3]Государственный заповедник «Кологривский лес», г. Кологрив
[4]Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, г. Пущино

Ключевые слова: заповедник «Кологривский лес», NDVI, цифровая модель высот, ортофотоплан, аллометрические уравнения

Массовые ветровалы оказывают значительное влияние на структуру и сукцессионную динамику лесных экосистем (Ulanova, 2000; Gardiner, 2021). В последние годы шквалы регулярно случались в Европе (Dorland et al., 1999; Usbeck et al., 2010). Считается, что из-за глобальных изменений климата частота этих катастрофических явлений будет возрастать в будущем (Seidl et al., 2011), в связи с чем актуально развитие методов, направленных на оперативное выявление затронутых ветровалом участков и оценку состояния поврежденных древостоев. Для решения такого рода задач широко применяются дистанционные методы, поскольку наземные исследования поврежденных ветровалом территорий часто затруднены или вовсе невозможны.

Целью работы стала оценка повреждений древостоев малонарушенных южнотаежных лесов в результате катастрофического ветровала. Работа выполнена в «ядре» заповедника «Кологривский лес» (Костромская область) на основе анализа данных аэрофотосъемки с квадрокоптера и спутниковой съемки Sentinel-2. Массовый ветровал в «ядре» заповедника произошел 15 мая 2021 г. в результате шквального ветра, достигавшего скорости 30–31 м/с (Лебедев, Чистяков, 2021б). На основе результатов исследований других участков массовых ветровалов в Костромской области (Петухов и др., 2011) мы предположили, что от шквала пострадали все древостои «ядра» заповедника, вне зависимости от их состава. Для проверки этой гипотезы были поставлены следующие задачи: (1) визуальная оценка ветровальных повреж-

дений по ортофотоплану (аэрофотосъемка); (2) количественная оценка повреждений по фотограмметрическим моделям высот и данным Sentinel-2; (3) количественная оценка запасов углерода и запаса древесины в упавших древостоях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Описание района исследований. Исследованный участок располагается в 20 км к западу от г. Кологрив в бассейне р. Вонюх (правый приток р. Унжа). Общая площадь массива «ядра» заповедника составляет 918 га. Территория принадлежит ландшафту моренной холмистой лессово-суглинистой равнины. До ветровала «ядро» заповедника представляло собой массив малонарушенных разновозрастных сложных ельников липняковых с фрагментами одновозрастных березняков, образовавшихся на месте гарей и узколесосечных рубок первой половины XX в. (рис. 1). По всей видимости, «ядро» заповедника является наиболее длительно покрытой лесом территорией в регионе, согласно литературным данным, еловые древостои не подвергались антропогенным воздействиям последние 300–400 лет. Возраст отдельных деревьев ели превышает 250 лет (Еремин, 1986; Хорошев и др., 2013; Ivanova, Shashkov, 2022).

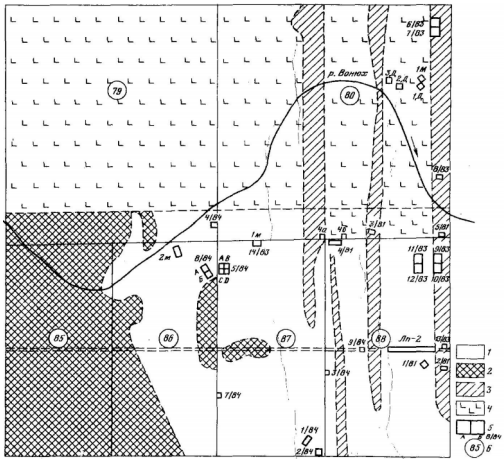


Рисунок 1. Схема «ядра» заповедника «Кологривский лес» (по Еремин, 1986). 1 – старовозрастные еловые древостои, 2 – березняки на гарях 1938 г., 3 – березняки на узких лесосеках 1928 г., 4 – вырубка 1980–1983 гг., 5 – постоянные пробные площади.

В составе древостоев малонарушенных лесов, помимо ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) и липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.), участвуют береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.), пихта сибирская

(*Abies sibirica* Ledeb), ильм (*Ulmus glabra* Huds.), клен остролистный (*Acer platanoides* L.). Единично присутствие рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.) и ивы козьей (*Salix caprea* L.), которые часто достигают высоты древесного яруса. Древостои разновозрастные и многоярусные, в популяциях позднесукцессионных древесных видов часто присутствуют несколько поколений. В пологе леса имеются многочисленные окна, образованные при падении деревьев; площадь таких разрывов может достигать 500 м^2. Согласно данным мониторинга на постоянных пробных площадях, в последнее десятилетие происходил интенсивный естественный распад еловых древостоев, на некоторых участках в древостоях доминировала липа (Иванов и др., 2012; Немчинова и др., 2012; Криницын, Лебедев, 2019; Лебедев, Чистяков, 2021а; Ivanova, 2015).

Методы полевых исследований и анализа данных. Аэрофотосъемку проводили 27 и 28 августа 2021 г. квадрокоптером DJI Phantom 4 в режиме mosaic flight с высоты 336 м с 80% перекрытием фотографий. Площадь съемки составила 400 га (2×2 км). Фотограмметрическую обработку выполняли в программе Agisoft Metashape v1.7 (2019), где были построены цифровая модель высот (разрешением 100 см/пиксель) и ортофотоплан (~10 см/пиксель). Поврежденные ветровалом древостои детектировали автоматически по модели высот, которую предварительно нормировали по данным SRTM (Farr et al., 2007). Также по модели высот детектировали неповрежденные ветровалом древостои. Снимки Sentinel-2 получены через сервис Copernicus Open Access Hub (https://scihub.copernicus.eu/). Расчеты проводили по снимкам уровня 2A, прошедшим атмосферную коррекцию. Поврежденные площади детектировали на основе расчетов разности значений вегетационного индекса NDVI (Rouse et al., 1974) до (съемка от 6 июня 2020 г.) и после (съемка от 19 июня 2021 г.) катастрофического ветровала. Такой подход широко применяется для оценки ветровальных нарушений (Einzmann et al., 2017; Olmo et al., 2021). В качестве поврежденных рассматривали затронутые ветровалом участки площадью от 0.05 га. Для интерпретации и оценки качества полученных результатов использовали ортофотоплан. На участках с разной степенью поврежденности ветровалом дистанционно выделяли по 10 учетных площадей размером 50×50 м, на которых выполняли ручную векторизацию стволов всех упавших деревьев. Далее сравнивали число упавших деревьев в разных классах поврежденности при помощи однофакторного дисперсионного анализа и *post hoc* критерия Тьюки.

Оценку запасов древесины и углерода упавших деревьев проводили с использованием аллометрических уравнений по данным оценки их высот, полученным в результате ручной векторизации ортофотоплана.

Визуальный анализ ортофотоплана показал, что более 75% упавших в результате шквала деревьев составляет ель. Поэтому, а также с учетом невозможности достоверной идентификации вида для каждого из деревьев по материалам аэрофотосъемки, для расчетов запаса древесины и углерода для упавших деревьев использовали эмпирические зависимости для ели. Поскольку по результатам анализа съемки с квадрокоптера в условиях массового ветровала для упавших деревьев возможно достоверное определение только высоты, мы применяли регрессионные зависимости для объема и биомассы деревьев, использующие в качестве предиктора только данный показатель. Была использована следующая эмпирическая модель (1):

$$ln(Y) = a_0 + a_1 ln(H) + a_2 ln^2(H), \quad (1)$$

, где Y – объем ствола (м^3) или общая биомасса дерева (кг), H – высота дерева (м), a_0–a_2 – эмпирические коэффициенты.

Оценка параметров уравнений для объема стволов была выполнена методом наименьших квадратов на основе данных по 75 модельным деревьям, исследованным на границе памятника природы «Кологривский лес» в 1980-е годы (до создания заповедника). Оценка параметров уравнений для общей биомассы древостоя была выполнена на основе базы данных, сформированной В.А. Усольцевым (Usoltsev, 2020). Всего использованы данные по 75 модельным деревьям таежной зоны европейской части России. Биомасса была пересчитана в углерод с помощью конверсионного коэффициента, принятого равным 0.5.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате обработки дистанционных данных показано, что ветровальные повреждения имеют гетерогенную структуру. Участки, на которых древостой полностью разрушен, соседствуют с менее поврежденными фрагментами, на которых древостой в той или иной степени сохранился.

Оценки поврежденных ветровалом площадей, полученные разными методами, различаются (рис. 2). Согласно результатам дешифрирования по модели высот в результате катастрофического ветровала повреждено 211.4 га (53% от общей площади исследуемого участка в 400 га). Согласно оценке на основе вегетационного индекса NDVI площадь повреждений меньше и составляет 148.5 га на участке в 400 га (37% от общей площади) и 166.3 га во всем «ядре» заповедника.

Сопоставление этих результатов с данными ручной векторизации упавших деревьев на учетных площадях в древостоях с разной степенью повреждения показало, что по данным Sentinel-2 были детектированы только сильно поврежденные участки, где сохранились

лишь единичные стоящие деревья. На таких участках число упавших деревьев составило 302±71 (среднее ± стандартное отклонение) стволов / га. По фотограмметрической модели высот в качестве поврежденных были детектированы как сильно поврежденные участки, так и участки со средней степенью повреждения, где сохранились отдельные деревья или группы деревьев. По нашей оценке, общая площадь древостоев со средней степенью повреждения составляет 60 га, число упавших деревьев – 154±36 стволов / га. Вероятно, до ветровала эти участки представляли собой распадающиеся ельники с низкой сомкнутостью древостоя. Остальная исследуемая территория, по всей видимости, представляет собой еловые древостои, распавшиеся до катастрофического ветровала, а также фрагменты неповрежденных ветровалом древостоев. В распавшихся ельниках детектировано 55±28 упавших стволов / га. На неповрежденных ветровалом участках – 29±24 упавших стволов / га. Наши предположения, сделанные на основе визуального анализа ортофотоплана, подтвердили результаты однофакторного дисперсионного анализа числа упавших деревьев в разных классах поврежденности древостоев. Они показали статистическую значимость различий между анализируемыми классами (p <0.001). Попарные сравнения при помощи post hoc критерия Тьюки показали, что значимые различия отсутствуют между неповрежденными древостоями и участками распавшихся ельников (p >0.5), различия между остальными парами были статистически значимы (p <0.001) (рис. 4). Таким образом, полученные результаты подтверждают гетерогенный характер нарушений в результате катастрофического ветровала, как в пространственном масштабе, так и по интенсивности нарушений.

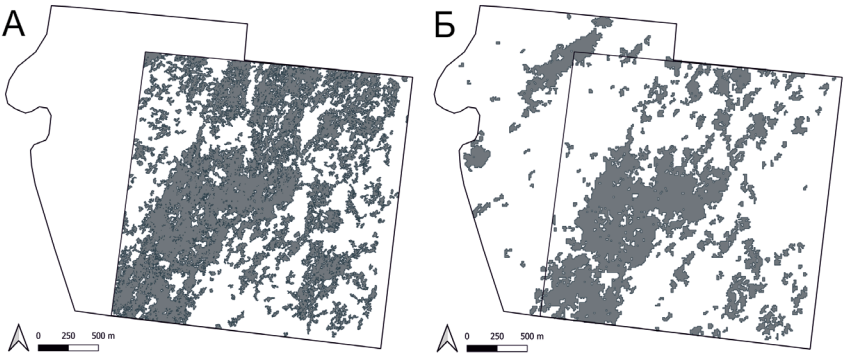


Рисунок 2. Повреждения в результате катастрофического ветровала, полученные разными методами: А – на основе фотограмметрической модели высот, Б – на основе разности значений вегетационного индекса NDVI.

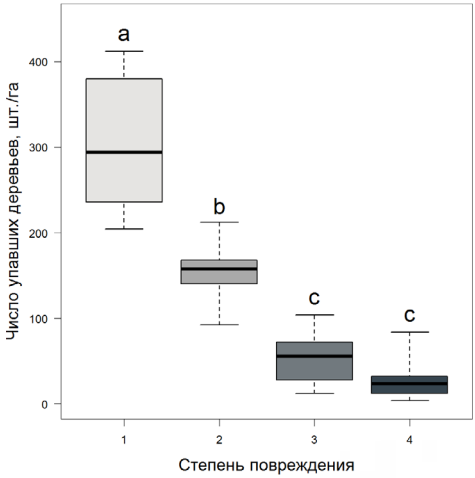


Рисунок 3. Число упавших деревьев в древостоях с разной степенью повреждения. 1 – сильная степень повреждения, 2 – средняя степень повреждения, 3 – участки ельников, распавшихся до катастрофического ветровала, 4 – неповрежденные ветровалом древостои. Буквами a, b и c показаны значимо различающиеся группы.

В целом результаты дешифрирования показали, что вследствие катастрофического ветровала значительным повреждениям подверглась существенная доля древостоев «ядра» заповедника. Общий запас поваленных в результате шквала деревьев на исследованном участке в 400 га, по нашей оценке, составил 3660 м^3 или 1045 т углерода в общей биомассе древостоя. Необходимо отметить, что при векторизации поваленных деревьев, по всей видимости, нами были учтены и деревья, упавшие до шквала, т.к. оценка давности падения стволов по ортофтоплану не представляется возможной (Hyvönen, Heinonen, 2018). В случае малонарушенных лесов, в которых, как правило, высоки объемы валежа, это может оказывать существенное влияние на результаты, что ограничивает применимость использованного нами метода. Для более полных выводов о запасах древесины в упавших древостоях, требуются дополнительные наземные исследования.

В результате анализа модели высот и доступных данных о составе древостоев до катастрофического ветровала также выяснено, что среди неповрежденных ветровалом древостоев преобладают березняки (рис. 1, 4). Наибольшим повреждениям подверглись ельники, фрагменты елово-широколиственных древостоев сохранились в южной части исследованного участка «ядра» заповедника.

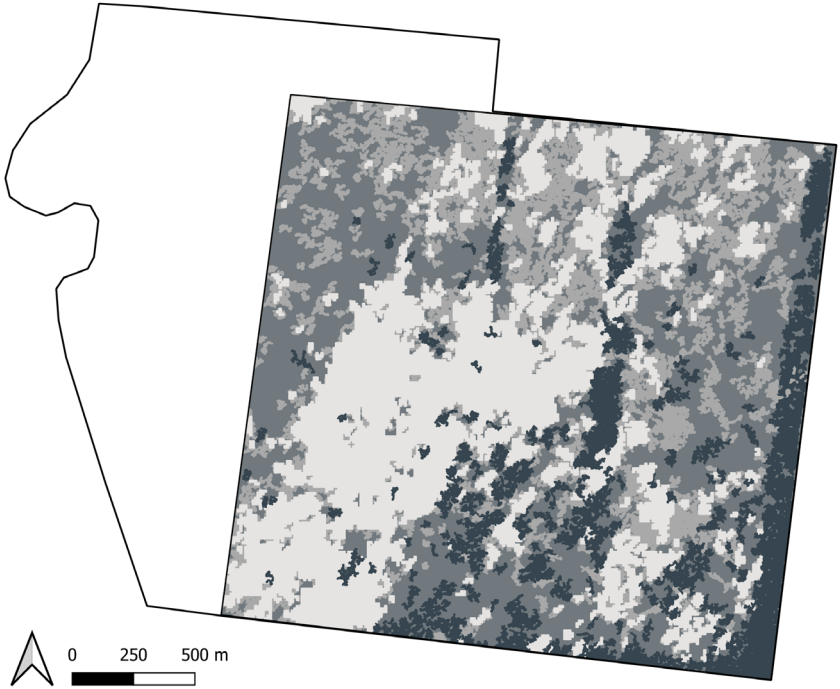


Рисунок 4. Состояние древостоев «ядра» заповедника после катастрофического ветровала. Цвета соответствуют легенде на рис. 3.

Полученные результаты в целом согласуются с имеющимися литературными данными о низкой ветроустойчивости ели (Taylor et al., 2019) и высокой ветроустойчивости широколиственных видов деревьев (Ruel, 1995; Бобровский, Стаменов, 2020). Кроме того, в наших предыдущих исследованиях в «ядре» заповедника показано, что древостои с участием липы, по всей видимости, менее подвержены влиянию катастрофического ветровала из-за особенностей их структуры и видового состава деревьев (Ivanova, Shashkov, 2022). В то же время, на настоящий момент у нас отсутствуют сведения о составе сильно поврежденных еловых древостоев, поэтому выводы о большей сохранности среди ельников фрагментов смешанных хвойно-широколиственных древостоев, являются предварительными. Причины высокой сохранности березняков требуют дополнительных исследований. Из литературы известно о низкой ветроустойчивости этой древесной породы (Петухов и др., 2011; Бобровский, Стаменов, 2020). Вероятно, высокая сохранность этих древостоев объясняется их неоднородной пространственной структурой (Лебедев, Чистяков, 2021а), которая связана с естественной сукцессионной сменой березовых древостоев еловыми.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполнена оценка повреждений древостоев малонарушенных южнотаежных лесов «ядра» заповедника «Кологривский лес» вследствие катастрофического ветровала. На основе анализа дистанционных данных выявлена гетерогенность ветровальных нарушений на исследованном участке, что отвергает первоначальную гипотезу о полном разрушении древостоев. В результате шквала полностью или частично упали древостои на >50% от общей площади исследованного участка. Общий запас поваленных деревьев составляет 3660 м^3 или 1045 т углерода. Среди неповрежденных ветровалом древостоев преобладают березняки, наибольшим повреждениям подверглись еловые древостои. Выдвинуто предположение о большей сохранности среди еловых древостоев участков смешанных хвойно-широколиственных лесов с участием липы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобровский М.В., Стаменов М.Н. Влияние катастрофического ветровала 2006 года на структуру и состав лесной растительности заповедника «Калужские засеки» // Лесоведение. 2020. № 6. С. 523–236.

Еремин П.К. Кологривский лес: (Экологические исследования). Москва: Наука, 1986. 128 с.

Иванов А.Н., Буторина Е.А., Балдина Е.А. Многолетняя динамика коренных южно-таежных ельников в заповеднике Кологривский лес // Вестник Московского университета серия 5. География. 2012. № 3. С. 74–79.

Криницын И.Г., Лебедев А.В. Экологическая характеристика местообитаний ценопопуляций липы сердцевидной и ели обыкновенной в заповеднике «Кологривский лес» // Природообустройство. 2019. № 3. С. 121–126.

Лебедев А.В., Чистяков С.А. Долговременные наблюдения на пробных площадях в древостоях ядра заповедника «Кологривский лес» // Вклад ООПТ в экологическую устойчивость регионов. Современное состояние и перспективы: материалы конференции. Кологрив: ГПЗ «Кологривский лес», 2021а. С. 31–43.

Лебедев А.В., Чистяков С.А. Оценка последствий ветровала 2021 года на территории биосферного резервата «Кологривский лес» // Вклад ООПТ в экологическую устойчивость регионов. Современное состояние и перспективы: материалы конференции. Кологрив: ГПЗ «Кологривский лес», 2021б. С. 71–77.

Немчинова А.В., Петухов И.Н., Кощеева А.С. и др. Эколого-ценотическая индикация свойств южно-таежных ландшафтов на примере лесов заповедника «Кологривский лес» // Вестник Костромско-

го государственного университета им. Н.А. Некрасова. 2012. Т. 18. № 4. С. 17–21.

Петухов И.Н., Немчинова А.В., Грозовский С.А., Иванова Н.В. Характер и степень повреждения лесных фитохор на участке массового ветровала Костромской области // Вестник КГУ им. Н.А. Некрасова. 2011. Т. 17. № 5–6. С.23–32.

Хорошев А.В., Немчинова А.В., Кощеева А.С., Иванова Н.В. и др. Ландшафтные и сукцессионные факторы соотношения неморальных бореальных свойств травяного яруса в заповеднике Кологривский лес // Вестник Московского университета. Серия 5 География. 2013. № 5. С. 11–18.

Agisoft L.L.C. Agisoft Metashape (Version 1.5). Software. URL: https:// www.agisoft.com/ (2022-05-27)

Dorland C., Tol R.S.J., Palutikof J.P. Vulnerability of the Netherlands and Northwest Europe to storm damage under climate change // Climatic Change. 1999. Vol. 43. P. 513–535.

Einzmann K., Immitzer M., Böck S. et al. Windthrow detection in European forests with very high-resolution optical data // Forests. 2017. Vol. 8. № 21. P. 1–26.

Farr T.G., Rosen P.A., Caro E. et al. The Shuttle Radar Topography Mission // Reviews of Geophysics. 2007. Vol. 45. № RG2004. P. 1–33.

Gardiner B. Wind damage to forests and trees: a review with an emphasis on planted and managed forests // Journal of Forest Research. 2021. Vol. 26. № 4. P. 248–266.

Hyvönen P., Heinonen J. Estimating storm damage with the help of low-altitude photographs and different sampling designs and estimators // Silva Fennica. 2018. Vol. 52. № 3.7710. P. 1–20.

Ivanova N.V. Factors limiting distribution of the rare lichen species Lobaria pulmonaria (in forests of the Kologriv Forest Nature Reserve) // Biology Bulletin. 2015. Vol. 42. № 2. P. 145–153.

Ivanova N.V., Shashkov M.P. Tree stand assessment before and after windthrow based on open-access biodiversity data and aerial photography // Nature Conservation Research. 2022. Vol. 7. Suppl. 1. P. 52–63.

Olmo V., Tordoni E., Petruzzellis F. et al. Use of Sentinel-2 satellite data for windthrows monitoring and delimiting: the case of «Vaia» storm in Friuli Venezia Giulia region (North-Eastern Italy) // Remote sensing. 2021. Vol. 13. № 1530. P. 1–19.

Rouse J.W., Haas R.H., Schell J.A. Monitoring vegetation systems in the Great Plains with ERTS // Third ERTS-1 Symposium NASA, NASA SP-351. Washington DC: NASA, 1974. P. 309–317.

Ruel J.-C. Understanding windthrow: silvicultural implications // The Forestry Chronicle. 1995. Vol. 71. № 4. P. 434–445.

Seidl R., Schelhaas M-J., Lexer M.J. Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe // Global Change Biology. 2021. Vol. 17. P. 2842–2852.

Taylor R.A., Dracup E., MacLean D.A. et al. Forest structure more important than topography in determining windthrow during Hurricane Juan in Canada's Acadian Forest // Forest Ecology and Management. 2019. Vol. 434. P. 255–263.

Ulanova N.G. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review // Forest Ecology and Management. 2000. Vol. 135. P. 155–167.

Usbeck T., Wohlgemuth T., Dobbertin M. et al. Increasing storm damage to forests in Switzerland from 1858 to 2007 // Agricultural and Forest Meteorology. 2010. Vol. 150. № 1. P. 47–55.

Usoltsev V.A. Single-tree biomass data for remote sensing and ground measuring of Eurasian forests: digital version. 2th ed. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University; Botanical Garden of Ural Branch of RAS, 2020.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-72-81

Изменение биомассы дождевых червей Омской области в зональном градиенте

С.Ю. Князев, К.А. Бабий, Е.В. Голованова

Омский государственный педагогический университет, г. Омск

Ключевые слова: люмбрициды, юг Западной Сибири, Омская область, распределение биомассы, природные зоны

Изменение климатических условий приводит к трансформации состава сообществ дождевых червей (Hendrix et al., 2008; Singh et al., 2019), а так как люмбрициды являются экосистемными инженерами, то это сказывается на функциях и экосистемных услугах почв (Blouin et al., 2013; Ferlian et al., 2020). Поэтому необходимы модели, которые дадут возможность спрогнозировать, как будет меняться состав сообществ дождевых червей в связи с изменением климата. Макроклиматические вариации вдоль широтных градиентов представляют собой прекрасную естественную «лабораторию» (De Frenne et al., 2013) для исследования роли потенциального воздействия изменения климата на дождевых червей. При этом биомасса люмбрицид в большинстве случаев оказывается ведущим фактором, определяющим ряд показателей почвы (Fronte et al., 2009; Craven et al., 2017; Ferlian et al., 2020). Территория Омской области имеет четкое зональное деление и позволяет изучить процессы распределения биомассы дождевых червей в нескольких природных зонах.

Цель работы: изучить широтное распределение биомассы дождевых червей в Омской области.

Задачи:

1. Оценить изменяется ли биомасса дождевых червей в зависимости от широты.
2. Выяснить сходны ли широтные закономерности изменения биомассы между основными экологическими группами дождевых червей.
3. Определить отношение биомассы нативных к инвазионным видам дождевых червей в широтном градиенте.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран на территории Омской области в широтном градиенте от южной границы области на 53°26′ с. ш. до северной границы

на 58°32′ с. ш. Количественные учеты дождевых червей проведены по методике Гилярова (1987) в летний период с 2009–2018 гг., в период максимальной численности дождевых червей с июня по июль в зависимости от зоны. Всего исследовано 28 из 35 зональных ландшафтов в пяти зонах согласно Атласу Омской области (Булатов, 1999). В каждом ландшафте сбор дождевых червей был произведен в лесных и луговых биотопах минимум в трёхкратной повторности. Собранных червей фиксировали в 70 % этиловом спирте, взвешивали и проводили видовую идентификацию по определителю Т.С. Всеволодовой-Перель (1997) и материалам статьи Т.С. Перель (1985). Всего обнаружено 10 видов и 2 подвида дождевых червей. Большая часть – это космополитные виды-вселенцы: подстилочные *Bimastos rubidus tenuis* (Eisen, 1874) и *B. r. subrubicundus* (Eisen, 1874), почвенные *Octolasion lacteum* (Orley, 1885) и *Aporrectodea caliginosa* (Savigny, 1826), подстилочный *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826). Остальные виды относятся к роду *Eisenia*: почвенно-подстилочные *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi* (Eisen, 1879) и *E. atlavinyteae* Perel & Graphodatsky, 1984, почвенный *E. nordenskioldi pallida* Malevic, 1956 и амфибиотический *E. balatonica* (Pop, 1943), а также эндемики Рудного Алтая почвенно-подстилочный *E. nana* Perel, 1985 и почвенные *E. ventripapillata* Perel, 1985 и *E. tracta* Perel, 1985. Жизненные формы люмбрицид представлены согласно классификации Перель (1979). Нормальность выборки оценена критерием Шапиро-Уилка. Для оценки значимости различий между выборками использовали непараметрический критерий Краскела-Уоллиса при $p < 0.05$. Все расчеты были выполнены с помощью пакета программы Statistica 13.0 и Microsoft Excel 2016.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В Омской области биомасса дождевых червей растет с юга на север по природным зонам и достигает максимума в северной лесостепи и немного снижается в южной тайге (рис. 1). Данная закономерность очевидно характерна для Западной Сибири, так как по результатам исследований (Порядиной, Стригановой, 2005) на территории соседней Тюменской области биомасса люмбрицид также увеличивается при движении с юга на север.

Во всех зонах кроме степной обнаружены представители подстилочных, почвенно-подстилочных и собственно почвенных червей. Почвенные виды преобладают по биомассе за счет широко распространившегося в Омской области *A. caliginosa* (Голованова и др., 2020) во всех зонах, кроме южнотаежной, где биомасса почвенно-подстилочных видов преобладает, за счет *E. n. nordenskioldi*. Соотношение экологических групп является важной характеристикой так как часто различия

во влиянии на характеристики почвы между экологическими группами выше, чем между разными видами дождевых червей (Kim et al., 2015). Установлено, что биомасса почвенно-подстилочных видов положительно связана с содержанием углерода в гумусовом горизонте, но нет корреляции содержания углерода почвы с собственно почвенными видами (Гераськина, 2020).

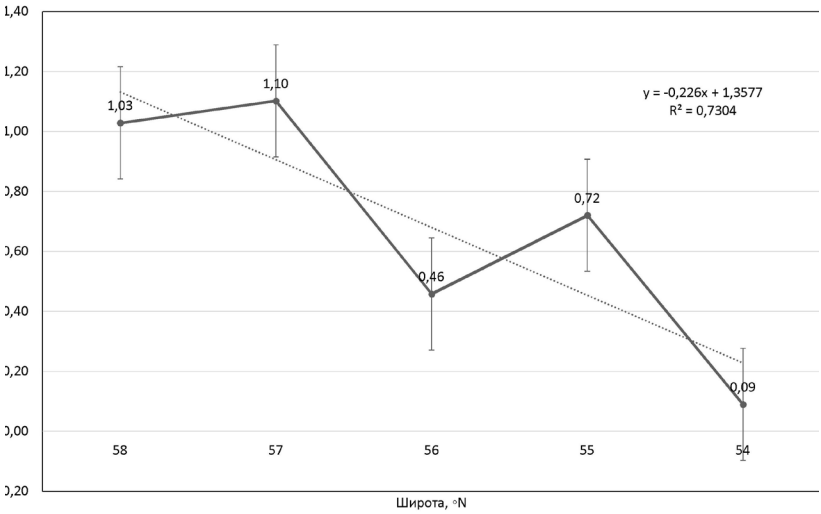


Рисунок 1. Широтный тренд биомассы (среднее ± стандартная ошибка) дождевых червей в почвах Омской области.

Биомасса видов вселенцев преобладала над биомассой видов нативного комплекса *E. nordenskioldi* во всех зонах, кроме таежной, где биомасса аборигенов была больше средней биомассы вселенцев (рис. 2). Преобладание видов вселенцев в настоящее время – характерное состояние для сообществ дождевых червей Западной Сибири (Голованова, 2019). В Тюменской области биомасса вселенцев превышала биомассу нативного *E. nordenskioldi* (Стриганова, Порядина 2005), который ранее считался основным видом для Западной Сибири (Всеволодова-Перель, 1997; Всеволодова-Перель, Лейрих, 2014), как и в Новосибирской области, где виды-вселенцы преобладают в лесостепной зоне (Ермолов, 2020). Такой процесс смены нативной фауны на виды-вселенцы фиксируется по всему миру (Hendrix et al., 2008).

ВЫВОДЫ

Биомасса дождевых червей зависит от широтного градиента и увеличивается при движении на север Омской области. Достоверные зональные различия биомассы дождевых червей характерны для подсти-

лочных и почвенно-подстилочных, но не для собственно почвенных. Общая биомасса видов-вселенцев превышает биомассу нативных видов комплекса *Eisenia nordenskioldi* и имеет широтные особенности.

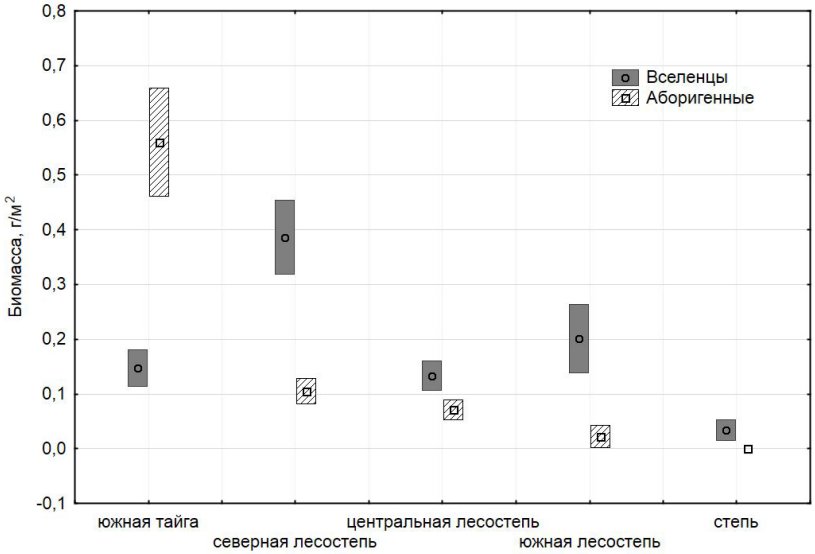


Рисунок 2. Зональное соотношение биомассы видов-вселенцев и аборигенных видов в почвах Омской области. Варианты с разными буквами демонстрируют значительные различия (α = 0.05 Краскела-Уоллиса). Большими буквами показаны различия между зонами; строчными буквами, между группами в пределах каждой отдельной зоны. Средние значения с учетом SE.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РНФ № 22-14-20034.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Булатов В.И. Атлас Омской области: Ландшафты. Омск: Омская картографическая фабрика, 1999. 59 с.

Всеволодова-Перель Т.С. Дождевые черви фауны России: Кадастр и определитель. Москва: Наука, 1997. 102 с.

Всеволодова-Перель Т.С., Лейрих А.Н. Распространение и экология дождевого червя *Eisenia nordenskioldi pallida* (Oligochaeta, Lumbricidae), массового на юге Сибири и Дальнего Востока // Зоологический журнал. 2014. Т. 93. № 1. С. 45–52.

Гераськина А.П. Влияние дождевых червей разных морфо-экологических групп на аккумуляцию углерода в лесных почвах // Вопросы лесной науки. 2020. Т. 3. № 2. С. 1–20.

Гиляров М.С. Учет крупных беспозвоночных (мезофауна) // Количественные методы в почвенной зоологии. Москва: Наука, 1987. С. 9–26.

Голованова Е.В. Дождевые черви-вселенцы в Западной Сибири // Экология и эволюция: новые горизонты: материалы Международного симпозиума, посвященного 100-летию академика С.С. Шварца. Екатеринбург: Гуманитарный университет, 2019. С. 494–495.

Голованова Е.В., Князев С.Ю., Бабий К.А., Цвирко Е.И. Распространение чужеродного вида дождевых червей *Aporrectodea caliginosa* в естественных местообитаниях Омской области // Познание и деятельность: от прошлого к настоящему. Омск: Изд-во Омского государственного педагогического университета, 2020. С. 299–302.

Ермолов С.А. Сообщества дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) хвойных и мелколиственных лесов лесостепного Приобья // Вопросы лесной науки. 2020. Т. 3. № 2. С. 1–24.

Перель Т.С. Особенности фауны дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в Алтайских рефугиумах неморальной растительности // Доклады академии наук СССР. 1985. Т. 283. № 3. С. 752–756.

Перель Т.С. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. Москва: Наука, 1979. 272 с.

Стриганова Б.Р., Порядина Н.М. Животное население почв бореальных лесов Западно-Сибирской равнины. Москва: КМК, 2005. 234 с.

Blouin M., Hodson M.E., Delgado E.A. et al. A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services // European Journal of Soil Science. 2013. Vol. 64. P. 161–182.

Craven D., Thakur M.P., Cameron E.K. et al. The unseen invaders: introduced earthworms as drivers of change in plant communities in North American forests (a meta-analysis) // Global Change Biology. 2017. Vol. 23. № 3. P. 1065–1074.

De Frenne P., Graae B.J., Rodríguez-Sánchez F. et al. Latitudinal gradients as natural laboratories to infer species' responses to temperature // Journal of Ecology. 2013. Vol. 101. P. 784–795.

Ferlian O., Thakur M.P., San Emeterio L.M. et al. Soil chemistry turned upside down: a meta-analysis of invasive earthworm effects on soil chemical properties // Ecology. 2020. Vol. 101. № 3. e02936. P. 1–12.

Hendrix P.F., Callaham M.A., Drake J.M. et al. Pandora's box contained bait: the global problem of introduced earthworms // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2008. Vol. 39. № 1. P. 593–613.

Kim Y-N., Robinson B., Boyer S. et al. Interactions of native and introduced earthworms with soils and plant rhizospheres in production landscapes of New Zealand // Applied Soil Ecology. 2015. Vol. 96. P. 141–150.

Singh J., Schädler M., Demetrio W. et al. Climate change effects on earthworms – a review // Soil Organisms. 2019. Vol. 91. № 3. P. 114–138.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-82-86

Фауна крупных млекопитающих из местонахождения Родановo (Прикамье)

К.Ю. Коновалова[1,2]

[1]Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь
[2]Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: териофауна, археозоология, животноводство, поздний голоцен, возраст

Изучение скелетных остатков млекопитающих из археологических памятников позволяет решать задачи двух направлений: воссоздание экологических условий прошлого и реконструкция хозяйственной деятельности древнего населения. Работа посвящена анализу материалов из раскопок Родановa городища.

Родановo городище располагается в Юсьвинском районе Пермского края на территории деревни Городище, датируется X–XIV веками, что соответствует позднему голоцену. Район исследования относится к подзоне южной тайги, где распространены пихтово-еловые леса с включением осиновых и березовых лесов (Овеснов, 2009).

В советское время памятник был исследован А.В. Шмидтом, Н.В. Прокошевым, М.В. Талицким. На основании раскопок городища была выделена родановская археологическая культура. Площадка городища располагается на высоком берегу Камского водохранилища, на протяжении многих десятилетий происходит подмывание берега, вследствие чего большая часть площади городища разрушилась (Памятники ..., 1994).

Несмотря на довольно активное исследование, в литературе крайне мало информации об археозоологических материалах Родановa городища, В.И. Цалкиным был описан лишь 131 фрагмент остатков млекопитающих (Талицкий, 1951). Такой объем выборки считается недостаточным для отражения характеристики костных материалов на памятнике, таких как видовой состав и соотношение видов животных, использующихся в хозяйстве (Антипина, 2003). Имеющиеся литературные данные не дают возможности для корректной оценки использования млекопитающих.

Цель работы заключается в оценке использования млекопитающих средневековым населением Прикамья. Для этого был поставлен ряд задач: 1) выполнить таксономическую идентификацию костных остатков; 2) охарактеризовать особенности животноводческой деятельности средневекового населения; 3) выявить возможные изменения состава фауны.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужила остеологическая коллекция из раскопок Роданова городища 2019 г., проводимых под руководством А.Н. Сарапулова. Раскоп состоял из двух секторов (E и F), исследована площадь 72 м^2. Вскрытие культурного слоя осуществлялось ручным инструментом методом сплошной горизонтальной зачистки (один условный горизонт 0.1 м). Мощность культурного слоя 70 см (Сарапулов, 2020). Объем выборки костей составил 3578 экземпляров.

Таксономическая идентификация костных остатков проводилась с использованием эталонной коллекции музея Института экологии растений и животных УрО РАН. Для определения возраста крупного рогатого скота была использована методика Грант (Grant, 1982). Были проанализированы степень стертости 30 изолированных нижних зубов и 21 нижнего зубного ряда. Остеологическая коллекция передана на хранение в музей ИЭРиЖ (№ 2942).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Подавляющее большинство остатков принадлежит млекопитающим (3538 экз.), также в коллекции было обнаружено 28 костей птиц и 12 костей рыб. Для 1623 фрагментов млекопитающих не удалось установить видовую принадлежность.

Значительную долю (более 84%) идентифицированных остатков (табл. 1) составляют домашние копытные: крупный рогатый скот, лошадь, мелкий рогатый скот и свинья. Среди диких видов наиболее многочисленны остатки бобра и лося (45% и 39% соответственно от всех костей диких видов).

В составе фауны были обнаружены остатки северного оленя и сибирской косули. В настоящее время северная граница ареала косули проходит южнее Кирова, по р. Вятка и р. Кама, по границе Башкирии и Пермского края на Нижний Тагил (Данилкин, 1999). Северный олень ныне распространен в более северных широтах, южная граница ареала проходит вблизи г. Сыктывкара по правобережью р. Вычегды (Данилкин, 1999). На территории Пермского края небольшие стада регистрируются лишь в Гайнском, Красновишерском и Чердынском районах (Красная книга..., 2018)

Таблица. Таксономический состав фауны местонахождения Родановo

Таксон	костей, экз.	доля, %
Крупный рогатый скот (*Bos taurus*)	927	48.4
Лошадь (*Equus caballus*)	583	30.4
Мелкий рогатый скот (*Ovis aries* et *Capra hircus*)	82	4.3
Свинья (*Sus scrofa domesticus*)	28	1.5
Собака (*Canis familiaris*)	6	0.3
Лось (*Alces alces*)	113	5.9
Северный олень (*Rangifer tarandus*)	12	0.6
Бобр (*Castor fiber*)	132	6.9
Белка (*Sciurus vulgaris*)	8	0.4
Заяц-беляк (*Lepus timidus*)	10	0.5
Лисица (*Vulpes vulpes*)	5	0.3
Куница или соболь (*Martes sp.*)	6	0.3
Бурый медведь (*Ursus arctos*)	2	0.1
Косуля сибирская (*Capreolus pygargus*)	1	0.1

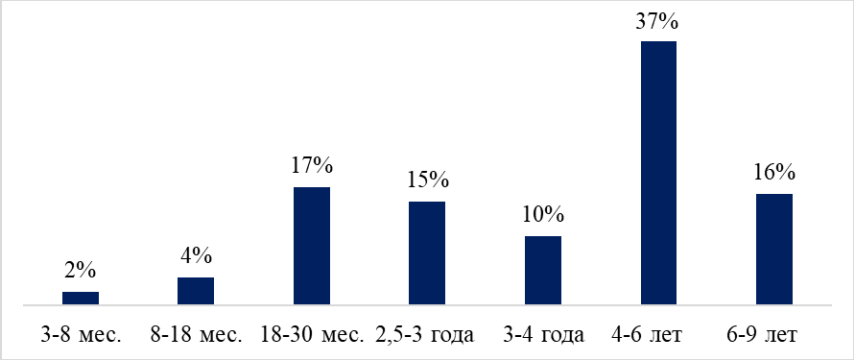


Рисунок. Структура забоя крупного рогатого скота на местонахождении Родановo, %

Значительная доля остатков крупного рогатого скота в остеологической коллекции свидетельствует о высокой хозяйственной значимости этого вида. Для лучшего понимания особенностей использования крупного рогатого скота был определен индивидуальный возраст особей.

Особи, в возрасте до 2–2.5 лет, как правило, представляют активно растущих животных, которых забивают ради получения мяса, т.к. более длительное их содержание ради получения мясной продукции стано-

вится нецелесообразным. На их долю приходятся 23% выборки (особи 3–30 месяцев). Более взрослые особи перестают набирать мышечную массу, и как правило, составляют маточное и молочное стадо. Большая часть взрослых особей была забита в возрасте 4–6 лет.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе работы с коллекцией из раскопок Роданова городища было идентифицировано 1915 фрагментов костей млекопитающих. Выявлены остатки 14 видов, которые относятся к отрядам Carnivora, Cetartiodactyla, Lagomorpha, Perissodactyla, Rodentia.

Роль промысла невелика. Значимую часть выборки составляют остатки крупного рогатого скота. Превалирование взрослых особей в структуре крупного рогатого скота может свидетельствовать о развитом мясомолочном направлении в животноводстве.

За последние 600–700 лет изменился состав териофауны региона. На территории больше не обитают северный олень и сибирская косуля.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипина Е.Е. Археозоологические исследования: задачи, потенциальные возможности и реальные результаты // Новейшие археозоологические исследования в России: К столетию со дня рождения В.И. Цалкина: сборник статей. Москва: Языки славянской культуры, 2003. С. 7–33.

Данилкин А.А. Млекопитающие России и сопредельных регионов. Оленьи (Cervidae). М.: ГЕОС, 1999. 552 с.

Красная книга Пермского края. Пермь: Алдари, 2018. 232 с.

Овёснов С.А. Местная флора. Флора Пермского края и ее анализ: учеб. пособие по спецкурсу. Пермь: Перм. гос. ун-т, 2009. 171 с.

Памятники истории и культуры Пермской области. Т.1. Ч.1. Материалы к археологической карте Пермской области. Пермь: изд-во «Арабеск», 1994. 309 с.

Сарапулов А.Н. Отчет о раскопках Полютово (Роданово) городища в Юсьвинсеком районе Пермского края в 2019 г. // Архив МАЭ ПГГПУ. Пермь, 2020. 184 с.

Талицкий М.В. Верхнее Прикамье в X–XIV вв. // Материалы Института археологии. 1951. №22. С. 4–58.

Grant A. The use of Tooth Wear as a Guide to the Age of Domestic Ungulates // Wilson B., Grigson C. & S. Payne (eds.) Ageing and Sexing Animal Bones from Archaeological Sites. BAR (British Series) 109. Oxford, 1982. P. 91–108.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-87-90

Влияние особенностей ландшафта на маршруты дальних передвижений мелких млекопитающих

Е.И. Куваева[1,2]

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

Ключевые слова: фрагментация, ландшафтный кондуит, мелкие млекопитающие, ловчие заборчики, массовое мечение

Фрагментация ландшафтов признана одной из существенных угроз для сохранения биологического разнообразия. Основным предлагаемым методом борьбы с фрагментацией является создание и поддержание «коридоров» (ландшафтных кондуитов) между частично изолированными участками местообитаний. Однако, наличие ландшафтной связанности между местообитаниями не гарантирует функциональную связность локальных популяций. **Целью исследования** – оценить связующую роль поймы малой реки для популяций нескольких видов мышевидных грызунов и землероек. Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Выяснить, какие лесные виды мелких млекопитающих перемещались из леса по пойме и по полю;
2. Определить наиболее предпочтительный для передвижений биотоп.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проведено в окрестностях д. Хомутовка Свердловской области, Россия. Выбрано место, где два массива елово-пихтового леса разделены обрабатываемыми полями шириной 500–700 м, засеянные тимофеевкой. Между лесными участками протекает река с поймой шириной 120 м. Гипотеза – лесные виды мелких млекопитающих будут передвигаться между участками леса преимущественно по пойме реки, а не по полям. Для проверки предположения в обоих лесных массивах проведено групповое мечение животных с помощью приманки с родамином В (производство КНР) (рисунок 1). Приманку опрыскивали нерафинированным подсолнечным маслом и распределяли на двух участках площадью по 3 га, из расчета 4 кг приманки на гектар. Для обеспечения постоянного потока меченых животных процедуру

повторяли раз в две недели, что соответствует минимальному сроку сохранения приманки (Tolkachev, 2019).

В период с 12 июля по 10 сентября 2021 г. животных отлавливали с помощью цилиндров с заборчиками, которые были организованы в шесть стометровых линий, расположенных по обеим сторонам реки перпендикулярно руслу (рис. 1). Заборчики были изготовлены из армированного полиэтилена толщиной 200 мкм и имели высоту 30 см. Диаметр цилиндров составлял 30 см, а глубина – 50 см. Цилиндры были на четверть заполнены фиксатором «Альдофикс» (производитель ООО «Новохим», Россия) и прикрыты крышками от дождя. Проверки цилиндров проводили раз в пять дней. В ходе проверки каждый зверек помещался в индивидуальный пластиковый пакет с маркировкой. В лабораторных условиях проводили поиск родаминовой метки по методике, описанной ранее (Толкачёв, Беспамятных, 2019). Затем животных вскрывали для уточнения их пола, возраста и репродуктивного статуса. Видовая диагностика проведена с использованием краниального материала.

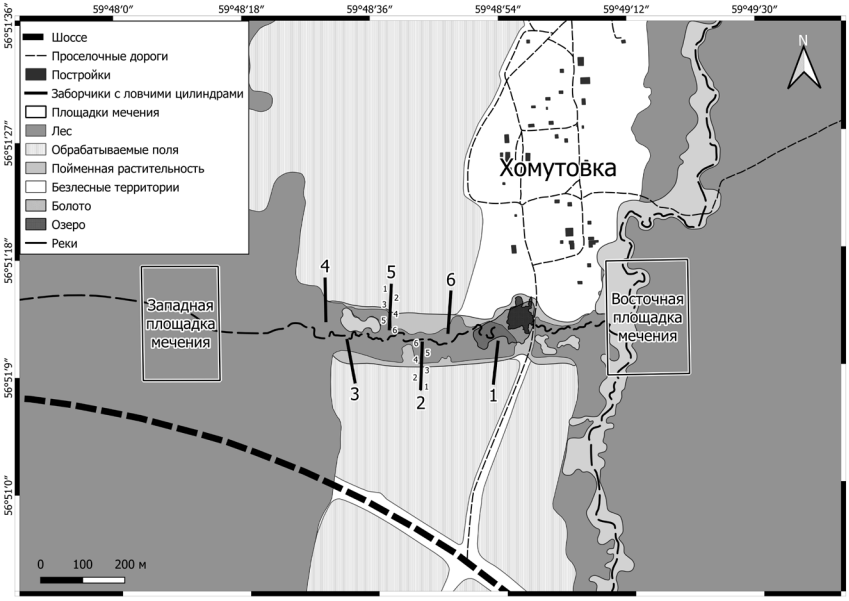


Рисунок 1. Пространственный план эксперимента. Крупные цифры – номера ловчих линий; маленькие цифры – номера ловчих цилиндров

Сравнение долей меченых особей в двух биотопах выполнили с помощью точного критерия Фишера (двустороннего). Определение факторов, определяющих общее обилие мелких млекопитающих в конкретной точке, провели методом LME (Модель линейных смешанных

эффектов). Набор факторов включал: биотоп, индивидуальный номер ловушки и вид животного. В качестве группирующей переменной учитывали номер повторности отлова. Тесты отношения правдоподобия использованы для определения общей значимости модели и при определении необходимости включения в модель взаимодействий факторов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В течение 11 туров отловлено 338 животных 14 видов, из которых 42 имели метку (таблица 1). Впервые выявлено дисперсное передвижение равнозубой бурозубки (дистанция – около 300 м от ближайшей площадки мечения). Доля меченых в поле и пойме не различалась (точный тест Фишера, $p = 0.82$). Однако общее число зверьков, отловленных в двух биотопах, различалось, более чем в пять раз. В пойме отловили 285 зверьков (35 меченых), а в поле – 55 (7 меченых). В ловушках, установленных в поле, уловистость росла по мере приближения к пойме (рис. 2).

Таблица 1. Число отловленных и меченых животных разных видов в двух биотопах

Биотоп	Вид	Отловлено, ос.	Меченых, ос.
Поле	*Microtus agrestis*	3	1
	Microtus arvalis	31	3
	Myodes glareolus	3	0
	Myodes rutilus	1	0
	Sicista betulina	7	2
	Sorex araneus	8	1
	Sorex caecutiens	1	0
	Sorex minutus	1	0
Пойма	*Apodemus agrarius*	3	1
	Micromys minutus	4	0
	Microtus agrestis	5	2
	Microtus arvalis	98	7
	Microtus oeconomus	20	0
	Myodes glareolus	51	8
	Myodes rufocanus	2	0
	Myodes rutilus	7	2
	Sicista betulina	37	7
	Sorex araneus	14	1
	Sorex caecutiens	11	2
	Sorex isodon	1	1
	Sorex minutus	19	2
	Sylvaemus uralensis	11	2

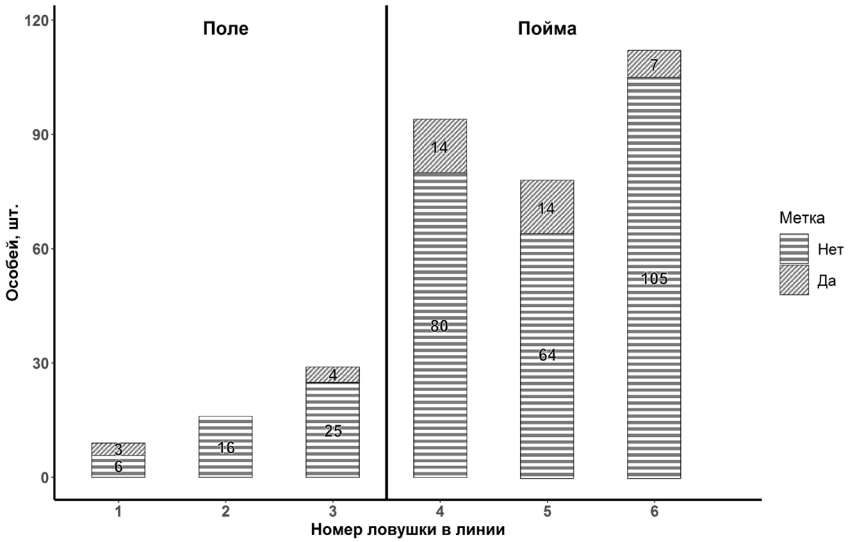


Рисунок 2. Суммарное число отловленных и помеченных животных в зависимости от положения ловушки в линии.

Очевидно, пойма является более благоприятным местообитанием для мелких млекопитающих охваченного спектра видов благодаря особым микроклиматическим условиям и разнообразию растительности. Вывод подтверждается моделированием. Лучшая модель, объясняющая количество пойманных в разных точках животных, включает только факторы «биотоп» и «вид» (таблица 2). Эта модель значимо отличалась от редуцированной (p <0.001) и от модели без рандомного эффекта (p <0.001).

Сходная доля меченых в двух биотопах может иметь два объяснения. Во-первых, животные, поселившиеся в пойме, могут совершать рекогносцировочные экскурсии в случайных направлениях и таким образом попадать на поле (Szacki, Liro, 1991). В этом случае, отлавливаемые на поле зверьки, являются выборкой из пойменного сообщества. Во-вторых, мигранты, двигающиеся со стороны участков мечения, могут попадать на малонаселенное поле при попытке обойти заборчик, причем движение в сторону поймы с благоприятными условиями более вероятно. Выбор направления осложняется тем, что в пойме условия лучше, численность мелких млекопитающих в ней выше, и потому небольшая часть мигрантов движется в сторону поля. Существуют доказательства того, что животные могут перемещаться вопреки градиенту плотности, т. е. из менее населенных местообитаний в места с большей плотностью (Szacki, Liro, 1991).

Таблица 2. Полный спектр моделей, объясняющих число отловленных животных. β_0 – свободный член регрессионного уравнения, AICc – информационный критерий Акаике, скорректированный для малых выборок; ΔAICc – величина отличия от лучшей модели; Wi – относительный вес модели

β_0	Биотоп	Вид	ID цилиндра	Биотп*Вид	Вид*ID цилиндра	AICc	ΔAICc	Wi
-0.05	+	+				2702	0	0.9
0.01		+				2708	6	0.1
-0.01	+	+		+		2746	44	0.0
-0.02		+	+			2867	164	0.0
-0.02	+	+	+			2869	167	0.0
0.02	+	+	+	+		2914	211	0.0
0.08	+					3074	371	0.0
0.14						3077	374	0.0
0.11			+			3234	532	0.0
0.11	+		+			3237	535	0.0
0.04		+	+		+	3789	1087	0.0
0.04	+	+	+		+	3793	1090	0.0
0.04	+	+	+	+	+	3828	1125	0.0

ВЫВОДЫ

В ходе эксперимента было выяснено, какие виды мелких млекопитающих перемещались из леса по пойме и по полю. Впервые получены данные о дальних передвижениях равнозубой бурозубки. Гипотеза о том, что лесные виды мышевидных грызунов и землероек будут перемещаться преимущественно в пределах границ пойменной растительности, подтвердилась – пойма реки 2-я Листвянка функционирует как ландшафтный кондуит для мелких млекопитающих, совершающих дальние передвижения в процессе дисперсии.

Результаты исследования рекомендуется учитывать при принятии решений об использовании различных природных участков в хозяйственной деятельности: сохранение подобных ландшафтных кондуитов позволит избежать локального снижения видового разнообразия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Толкачев О.В., Беспамятных Е.Н. Новый метод детекции родаминовой метки и возможности его применения в зоологических исследованиях // Журн. Сиб. федер. ун-т. Биология. 2019. № 12 (4). С. 352–365.

Szacki J., Liro A. Movements of small mammals in the heterogeneous landscape // Landscape Ecology. 1991. Vol. 5. № 4. P. 219–224.

Tolkachev O. A new baiting scheme and simple method of rhodamine B detection could improve biomarking of small mammals // European Journal of Wildlife Research. 2019. Vol. 65. № 10. P. 1–10.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-91-95

Структура зарослей рябинника рябинолистного *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Braun в лесопарках Екатеринбурга

Ю.А. Липихина

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: инвазионное растение, биоморфология, побег, вегетативное возобновление

Современное состояние окружающей среды и усиливающаяся урбанизация – ключевые факторы вторжения чужеродных растений (McKinney, 2002). Интродукционная деятельность человека также приводит к пополнению списков адвентивных видов, часть из которых становится инвазионными растениями (Виноградова и др., 2010). Знание скорости инвазий необходимо для понимания того, какие сообщества наиболее подвержены трансформации, и следовательно, уязвимы (Shields et al., 2014). Важно представлять, как скорость и характер инвазий связаны с признаками жизненности инвазионных растений (Ehrenfeld, 1999; Charles-Dominique et al., 2010; Shiflett et al., 2017), так как одной из причин исчезновения аборигенных растений при взаимодействии с чужеродными видами является конкуренция за ресурсы (Haubensak, Parker, 2004). Рябинник рябинолистный (Sorbaria sorbifolia (L.) A. Braun) выращивается как декоративное растение в скверах и парках Екатеринбурга. В основном он размножается вегетативно из мест посадок, но нами также отмечен и самосев вида. Рябинник интродуцирован в Европу в середине XVIII в., в 1744 г. появился в Санкт-Петербурге. Во вторичном ареале он отличается высокой семенной продуктивностью и всхожестью (Фирсов, Ткаченко, 2016), устойчив в условиях техногенного загрязнения (Li-qiang et al., 2004; Shikhova, 2008). Цель работы: охарактеризовать высоту, диаметр и плотность расположения побегов Sorbaria sorbifolia в лесопарках Екатеринбурга.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Данные собраны в южно-таежной подзоне бореальной зоны Среднего Урала на территории г. Екатеринбурга. В окрестностях города преобладают сосновые травяные, травяно-кустарничковые и зеленомошные леса на дерново-подзолистых почвах и буроземах (Куликов

и др., 2013). Сообщества с *S. sorbifolia* исследованы в лесопарках "Уктусский" и "Юго-Западный". Преобладающая растительность на этих территориях – остатки условно-коренных относительно одновозрастных лесов из Pinus sylvestris, возникших до начала городской застройки, с деревьями основного поколения 90–120 лет (Золотарева и др., 2012; Веселкин и др., 2018; Веселкин, Коржиневская, 2018).

Природный ареал рябинника рябинолистного охватывает Сибирь, Дальний Восток, Камчатку, Японию, Корею, Китай и Центральную Азию (Флора СССР, 1939; Флора Сибири, 1988). Рябинник занесен в Черную книгу Флоры Средней России (Виноградова и др., 2010), считается трансформером в Европейской части России (Панасенко, 2013). На Среднем Урале его относят к видам, расселяющимся в нарушенных местообитаниях, которые в дальнейшем смогут внедриться в естественные сообщества (Третьякова, 2016). В лесопарках Екатеринбурга выявлены обширные заросли рябинника. Такие заросли неоднородны в горизонтальном измерении, и в них можно выделять две зоны: центральную и периферийную. В центральных частях травяно-кустарничковый ярус практически отсутствует (общее проективное покрытие менее 1%); в периферийных зонах покрытие этого яруса в среднем составляет 15% (Veselkin et al., 2020).

Исследования провели на трех участках. На каждом участке в каждой зоне зарослей заложили по 10 площадок размером 0.25 м^2 (3 участка × 2 зоны × 10 площадок = 60 площадок). Плотность расположения побегов исследовали на всех 60 площадках. У каждого из 395 побегов, росших на учетных площадках, измерили высоту и диаметр. Диаметр измеряли на уровне высоты почвы штангенциркулем. Для дальнейших расчетов определили средние высоту и диаметр на каждой площадке. Для сравнения средних значений признаков использовали однофакторный дисперсионный анализ ANOVA в пакете STATISTICA 8.0 (StatSoft Inc., USA, 1984–2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Центр и периферия зарослей рябинника значимо различаются по плотности расположения побегов. На периферии зарослей плотность побегов почти в 1.5 раза выше, чем в центральной части (рис. 1). Это убедительно иллюстрирует клональный характер разрастания рябинника, который, распространяясь тесным фронтом, достигает пространственного доминирования (Зитте и др., 2007).

Центр и периферия зарослей рябинника значимо различаются по высоте и диаметру побегов. Побеги в центральной части зарослей в 2.0 раза выше, их диаметр также больше в 2.0 раза, чем у побегов на периферии (рис. 2). Таким образом, центральная часть зарослей образована

более мощными побегами, а на периферии побеги ниже и тоньше. Ясно, что центральная часть зарослей рябинника, образованная более высокими и толстыми, но относительно редко расположенными побегами, наиболее старая.

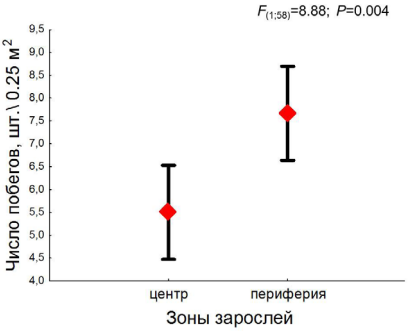


Рисунок 1. Среднее (± доверительный интервал) число побегов на 0.25 м^2 в зонах зарослей S. sorbifolia.

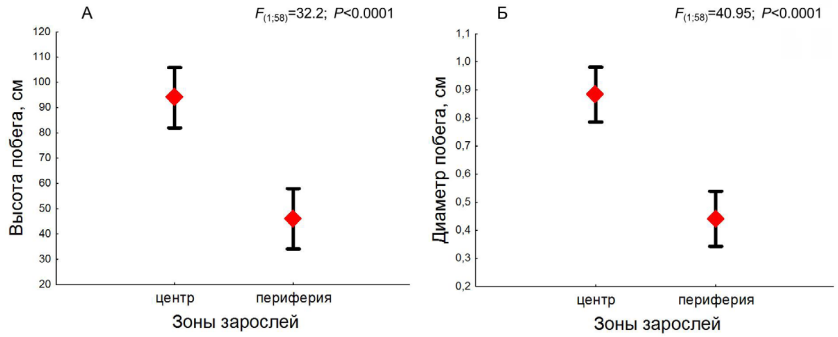


Рисунок 2. Средние (± доверительный интервал) высота (А) и диаметр (Б) побегов S. sorbifolia в центре и на периферии зарослей.

Известно, что уменьшение видового разнообразия в сообществах, образованных инвазионными растениями, в значительной степени обусловлено их морфологическими особенностями – проективным покрытием и высотой (Hejda et al., 2009). По литературным данным, в зарослях инвазионного кустарника *Prunus laurocerasus* L. видовое богатство было снижено и отрицательно связано с густотой побегов (Rusterholz et al., 2018). Исследования, проведенные нами ранее, показали, что влияние рябинника на разнообразие растений в центральной части зарослей закономерно сильнее, чем на периферии: число видов травяно-кустарничкового яруса в центре зарослей S. sorbifolia в 4 раза меньше (Veselkin et al., 2020; Веселкин и др., 2021). Таким образом,

наиболее вероятно, что сила влияния *S. sorbifolia* на растения подчиненных ярусов в большей степени связана с морфологией побегов и длительностью воздействия, но не с густотой расположения побегов. В отличие от ряда других видов со сходной жизненной формой (Давлетшина, Уланова, 1996; Сагалакова, Бардонова, 2011) листовой полог рябинника не изреживается с течением времени: в центре и на периферии его зарослей поддерживается активное вегетативное возобновление. Вегетативный тип размножения выгоден в том случае, когда успех вида в меньшей степени зависит от числа генеративных особей, чем от возможности их длительного выживания (Зитте и др., 2007). Исследование структуры зарослей *S. sorbifolia* дает предпосылки для дальнейшего анализа инвазионности вида и скорости его распространения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Во вторичном ареале в Екатеринбурге рябинник образует обширные жизнеспособные заросли и способен удерживать занятые местообитания долгое время. Несмотря на то, что в Свердловской области рябинник пока не относят к опасным инвазионным растениям, он может выступать сильным эдификатором, влияя на структуру естественных сообществ, в которых поселяется.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана РФФИ (проект № 20-44-660013) и Правительством Свердловской области.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Веселкин Д.В., Дубровин Д.И., Рафикова О.С. и др. Затенение и перехват света в зарослях инвазионных видов *Acer negundo* и *Sorbaria sorbifolia* // Российский журнал биологических инвазий. 2021. Т. 14. № 4. С. 30–42.

Веселкин Д.В., Коржиневская А.А. Пространственные факторы адвентизации подлеска в лесопарках крупного города // Известия РАН. Серия географическая. 2018. № 4. С. 54–64.

Веселкин Д.В., Коржиневская А.А., Подгаевская Е.Н. Состав и численность адвентивных и инвазивных кустарников и деревьев подлеска в лесопарках г. Екатеринбурга // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2018. № 42. С. 102–118.

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

Давлетшина Г.Т., Уланова Н.Г. Малина обыкновенная // Биологическая флора Московской области. Вып. 12 . М.: Аргус, 1996. С. 89–112.

Зитте П., Вайлер Э.В., Кадерайт Й.В. и др. Ботаника: В 4 т. Т.4. Экология. М.: Академия, 2007. 248 с.

Золотарёва Н.В., Подгаевская Е.Н., Шавнин С.А. Изменение структуры напочвенного покрова сосновых лесов в условиях крупного промышленного города // Изв. Оренбургского гос. аграр. ун-та. 2012. № 5(37). С. 218–221.

Куликов П.В., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н. Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области. Екатеринбург: "Гощицкий", 2013. 610 с.

Панасенко Н.Н. Растения – "трансформеры": признаки и особенности выделения // Вестник Удмуртского ун-та. 2013. Сер. 6. Вып. 2. С. 17–22.

Сагалакова Л.С., Бардонова Л.К. Онтогенез *Hippophae rhamnoides* // Вестник Бурятского государственного университета. Биология, География. 2011. № 4. С. 88-92.

Третьякова А.С. Закономерности формирования и экологическая структура флоры урбанизированных территорий Среднего Урала (Свердловская область) // Дисс. докт. биол. наук. Екатеринбург, 2016. 384 с.

Фирсов Г.А., Ткаченко К.Г. О качестве семян *Sorbaria sorbifolia* и *Sorbaria kirilowii* (Rosaceae), интродуцированных на северо-западе России // Бюл. Ботанического сада-института. 2016. № 16. С. 22–28.

Флора Сибири. Rosaceae. Новосибирск: Наука, 1988. 200 с.

Флора СССР. Т. IX. Москва-Ленинград: Изд-во АН СССР, 1939. 313 с.

Charles-Dominique T., Edelin C., Bouchard A. Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub of Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy // Annals of Botany. 2010. Vol. 105. № 2. P. 205–220.

Ehrenfeld J.G. Structure and dynamics of populations of japanese barberry (*Berberis thunbergii* DC.) in deciduous forests of New Jersey // Biological Invasions. 1999. Vol. 1. P. 203–213.

Haubensak K.A., Parker I.M. Soil changes accompanying invasion of the exotic shrub *Cytisus scoparius* in glacial outwash prairies of western Washington (USA) // Plant Ecology formerly "Vegetatio". 2004. Vol. 175. № 1. P. 71–79.

Hejda M., Pyšek P., Jarošík V. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities // Journal of Ecology2009. Vol. 97. № 3. P. 393–403.

Li-qiang M., Hai-yan S., Ning Z. Absorption capacity of major urban afforestation species in northeastern China to heavy metal pollutants in the atmosphere // Journal of Forestry Research. 2004. Vol. 15. № 1. P. 73–76.

McKinney M.L. Urbanization, biodiversity and conservation // Bioscience. 2002. Vol. 52. № 10. P. 883–890.

Rusterholz H., Schneuwly J., Baur B. Invasion of the alien shrub *Prunus laurocerasus* in suburban deciduous forests: effects on native vegetation and soil properties // Acta Oecologica. 2018. Vol. 92. P. 44–51.

Shields J.M., Jenkins M.A., Saunders M.R. et al. Age distribution and spatial patterning of an invasive shrub in secondary hardwood forests // Forest Science. 2014. Vol. 60. № 5. P. 830–840.

Shiflett S.A., Zinnert J.C., Young D.R. Functional traits of expanding, thicket-forming shrubs: contrasting strategies between exotic and native species // Ecosphere. 2017. Vol. 8. № 1. P. 1–15.

Shikhova N.S. Shrubs of Vladivostok: percentage in green plantings and resistance in urban ecosystems // Contemporary Problems of Ecology. 2008. Vol. 1. № 4. P. 509–516.

Veselkin D.V., Zolotareva N.V., Lipikhina Y.A. et al. Diversity of plants in thickets of invasive Sorbaria sorbifolia: differences in the effect on aboveground vegetation and seed bank // Russian Journal of Ecology. 2020. Vol. 51. № 6. P. 518–527.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-96-101

Микростациальное распределение наземных членистоногих в лесах Свердловской области

Д.А. Малых[1], А.Н. Созонтов[1,2]

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

Ключевые слова: членистоногие, микростации, биоразнообразие, таксономическое разнообразие, функциональное разнообразие, лесная подстилка

В связи с пространственной неоднородностью лесной подстилки, отдельные её участки являются микростациями с уникальным набором абиотических и биотических характеристик. Логично предположить, что это влияет на сообщества напочвенных членистоногих. Проверяемая гипотеза: разнообразие и структура населения наземных членистоногих коррелируют с параметрами и структурой напочвенной подстилки.

Материал собирали в окрестностях биостанции УрФУ просеиванием и разбором подстилки, почвенными ловушками Барбера. Из условий среды фиксировали уровень освещенности, мощность и влажность напочвенной подстилки, проективное покрытие травянисто-кустарничкового яруса (=ТКЯ). Структуру подстилки описывали через соотношения массовых долей таких фракций как хвоя, ветки, кора, шишки, листья злаков, широкие листья (листья прочих трав, кустарников и деревьев), корни, мох и мелкие компоненты лесной подстилки, разделенные на 7 фракций по размеру. Таксоны идентифицировали до функциональных групп, соответствующих уровню отряда или, в отдельных случаях, семейства. Функциональные характеристики идентифицированных таксонов определяли на основе литературных данных (Иванов, 1965; Тихомирова, 1973; Соколов и др., 1984; Бабенко, 1991; Minelli, 2011; Minelli, Goilovatch, 2017; Колесникова и др., 2017) и экспертной оценки. В анализ вошли данные по мезофауне (особи размером 2–30 мм). Обилие выражали через число особей, таксономическое разнообразие – через видовое богатство и индекс Шеннона. Оценивали такие компоненты функционального разнообразия, как богатство, выравненность и расхождение (квадратная энтропия Рао) (Schleuter et al., 2010).

Собрано и полностью обработано 36 образцов почвенной подстилки и 35 почвенных ловушек. Методом просеивания проб подстилки поймано 559 особей, 35 % из которых составляет семейство Муравьи (Formicidae), 24 % – отряд Пауки (Aranei),

19 % – Полужесткокрылые (Hemiptera). Методом почвенных ловушек поймано 2117 особей, 29 % из которых приходится на Муравьев. 28 % – отряд Жесткокрылых (Coleoptera), 19 % составляют Двукрылые (Diptera), 12 % – Пауки, 6 и 1 % приходится на отряды Перепончатокрылые (Hymenoptera) и Полужесткокрылые соответственно.

Наибольшее обилие и разнообразие стратобионтных членистоногих обнаружено на участках с глубокой и влажной подстилкой, что ожидаемо. Неожиданным результатом стала положительная связь обилия и разнообразия с освещенностью ($0.18 < r < 0.30$). Мы предполагаем, что это влияние оказывается не напрямую, а косвенно (через мощность подстилки и растительность ТКЯ). Аналогичные максимумы для герпетобионтных членистоногих наблюдаются в случае густого ТКЯ и мощного слоя подстилки. Это может объясняться бóльшим пространством для распределения в подстилке и разнообразием субстратов для потенциальных жертв, а также присутствием хортобионтных животных из ТКЯ, которые тоже могут быть добычей для хищников.

Структура животного населения членистоногих, представленная в виде координат по осям PCoA, зависит от глубины и уровня освещенности лесной подстилки. Мы считаем интересным механизм такой реакции сообщества (за счет каких таксонов и функциональных групп это происходит) и планируем изучить его в дальнейшем.

Соотношение обилий таксонов членистоногих коррелирует с соотношением компонентов подстилки, хоть и в существенно меньшей степени, чем мы ожидали изначально. Возможно, в этом аспекте большую связь удастся выявить для соотношения не таксонов, а функциональных групп.

Функциональный аспект разнообразия зачастую связан с таксономическим аспектом, но почти никогда с обилием. Драйвером разнообразия функций у обитающих в толще подстилки животных является освещенность, а влажность и мощность подстилки оказывают противоположный эффект. Такой же тесной связи между параметрами подстилки и функциональным разнообразием герпетобионтного комплекса не выявлено. Влияние структуры подстилки на функциональное разнообразие нам выявить не удалось.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бабенко А.С. Экология стафилинид Кузнецкого Алатау. Томск: изд-во Томского университета, 1991. 191 с.

Иванов А.В. Пауки, их строение, образ жизни и значение для человека. Л.: изд-во ЛГУ, 1965. 304 с.

Колесникова А.А., Долгин М.М., Конакова Т.Н. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) // Фауна европейского северо-востока России. Т. 8. Ч. 4. Сыктывкар: ИБ Коми НЦ УрО РАН, 2017. 340 с.

Соколов В.Е., Гиляров М.С., Правдина Ф.Н. (ред.). Жизнь животных. Том 3. Членистоногие: трилобиты, хелицеровые, трахейнодышащие. Онихофоры. Изд. 2-е. М.: Просвещение, 1984. 463 с.

Тихомирова А.Л. Морфоэкологические особенности и филогенез стафилинид (с каталогом фауны СССР и сопредельных территорий). М.: Наука, 1973. 191 с.

Minelli A. Treatise on Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology. The Myriapoda, Volume 1. Leiden, Boston: Brill. 2011. 546 pp.

Minelli A., Goilovatch. S.I. Myriapods // Reference Module in Life Sciences. 2017. P. 1–13.

Schleuter D., Daufresne M., Massol F., Argillier C. A user's guide to functional diversity indices // Ecological Monographs. 2010. Vol. 80. № 3. P. 469–484.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-102-104

Оценка условий для развития растений в загрязненных экосистемах с помощью тест-растений

Д.А. Молчанова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: тест-растения, прорастание семян, лесная подстилка, тяжелые металлы

Загрязнение почв тяжелыми металлами – это угроза состоянию природных экосистем и здоровью человека (Vidic et al., 2006; Копцик и др., 2019; Лянгузова и др., 2018). Тяжелые металлы негативно влияют на рост растений, нарушают физиологические процессы, тормозят накопление биомассы подземных и надземных органов (Лайдинен и др., 2021; Ярмишко, Игнатьева, 2021). Длительное воздействие атмосферных выбросов SO_2 совместно с пылью тяжелых металлов (Cu, Zn, Cd, Pb и др.) от металлургических предприятий приводит к деградации растительного и почвенного покрова вплоть до формирования техногенных пустошей.

Для разработки способов восстановления нарушенных экосистем необходимо представлять, как загрязнение почвы тяжелыми металлами влияет на разные характеристики растений и их сообществ, в частности, на ранние этапы онтогенеза растений. Исследования о влиянии загрязнения почвы тяжелыми металлами на почвенный банк семян (Huopalainen et al., 2000, 2001; Salemaa, Uotila, 2001; Wagner et al., 2006) показали, что семена некоторых видов могут сохранять жизнеспособность в почве, несмотря на сильное загрязнение. При анализе всходов из почвенного банка семян вблизи Карабашского медеплавильного комбината (Молчанова, 2021) сделан вывод о снижении разнообразия и обилия почвенного банка семян в условиях загрязнения тяжелыми металлами, и о том, что подстилки обеднены семенами по сравнению с гумусовым почвенным горизонтом.

Целью работы было оценить успешность прорастания искусственно посеянных семян в зависимости от загрязнения тяжелыми металлами почв, отобранных в градиенте загрязнения воздействия Карабашского медеплавильного комбината. Проверены две **гипотезы**: 1) успешность прорастания семян снижается на почвах с территорий, загрязненных выбросами Карабашского медепла-

вильного комбината; 2) всхожесть семян на материале почв из гумусового горизонта выше, чем на материале из лесной подстилки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование провели на Южном Урале, в Челябинской области. Образцы дерново-подзолистых почв для эксперимента из почвенных горизонтов (А0 и А1) были собраны с четырех пробных площадей, расположенных на расстояниях 6–9 км в северо-восточном направлении от Карабашского медеплавильного комбината (КМК) (импактная зона) в березово-сосновых лесах, и с четырех пробных площадей на территории Ильменского государственного заповедника (ИГЗ) (фоновая зона), расположенных в 48–50 км в южном направлении от медеплавильного комбината, в сосновых зеленомошных и зеленомошно-разнотравных лесах. Эксперимент проводили на территории Ильменского заповедника в течение 72 суток с 6 июня по 16 августа 2018 г.

В 64 сосуда размером 40×20×10 см с материалом из загрязненных и незагрязненных подстилок и гумусовых горизонтов были посеяны семена тест-растений. В 32 сосуда была посеяна сосна (*Pinus sylvestris* L.) по 100 семян, в остальные овсяница (*Festuca rubra* L.) по 100 семян вместе с горчицей (*Sinapis alba* L.) по 10 семян. Общий дизайн эксперимента: 2 зоны (импактная и фоновая) × 4 площади × 2 почвенных горизонта × 2 варианта посева × 2 повторности = 64 вегетационных сосуда. Полив осуществляли по мере высыхания субстрата фиксированным объемом воды (500 мл) в каждый ящик. Овсяница прорастала до конца периода учета. Горчица с 27 суток стала быстро отмирать. Количество всходов сосны с 27 суток почти не изменялось. Поэтому в данной работе мы рассматривали всхожесть по 27 сутки прорастания. Учеты проростов выполнены 12 раз, на 3, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19, 21, 23 и 27 сутки.

Анализ содержания Cu, Zn, Cd и Pb в кислотных вытяжках проведен в центре коллективного пользования ЮУ ФНЦ МиГ УрО РАН. Рассчитан индекс техногенной нагрузки как среднее превышение (количество раз) концентраций металлов на каждой площади по сравнению с наименее загрязненной фоновой площадью (Воробейчик и др., 1994).

Закономерности всхожести тест-растений от суток, зоны нагрузки и почвенного горизонта проанализированы с помощью одно-, двух- и трехфакторного дисперсионного анализа (ANOVA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Пробы из гумусового горизонта с площадей КМК в 3–18 раз сильнее загрязнены по сравнению с пробами из гумусового горизонта с площадей ИГЗ, а пробы из подстилки – в 36–98 раз.

Как видно из графиков (рис. 1), вопреки нашим ожиданиям, между двумя зонами загрязнения всхожесть семян тест-растений различалась не сильно. Семена горчицы и овсяницы чуть лучше всходили на субстратах из импактной зоны, чем в почве с фоновой территории. Фактор «зона нагрузки» влиял на прорастание семян на низком уровне значимости (вид: $F_{(2;1080)} = 913.94$; $p < 0.0001$; зона: $F_{(1;1080)} = 3.96$; $p = 0.0469$; сутки: $F_{(11;1080)} = 128.54$; $p < 0.0001$; приведены значения F и p, полученные в трехфакторном ANOVA с полной оценкой взаимодействия факторов, но оценки для взаимодействия факторов не приведены).

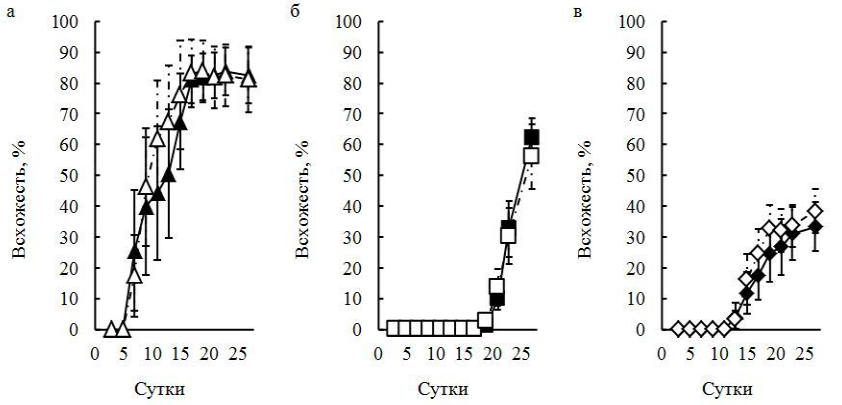


Рисунок 1. Всхожесть Sinapis alba (а), Pinus sylvestris (б) и Festuca rubra (в) на протяжении 27 суток на почве, собранной в Ильменском государственном заповеднике (черные маркеры) и вблизи Карабашского медеплавильного комбината (белые маркеры); здесь и далее вертикальные отрезки – стандартная ошибка.

В зависимости от того, прорастали семена на материале из гумусового горизонта или подстилки (рис. 2), результаты следующие: у всех тест-растений лучшая всхожесть была на материале из гумусового горизонта. Это видно во все периоды регистрации всхожести. Видовые особенности также хорошо заметны (вид: $F_{(2;1080)} = 1342.90$; $p < 0.0001$; горизонт: $F_{(1;1080)} = 207.90$; $p < 0.0001$; сутки: $F_{(11;1080)} = 188.86$; $p < 0.0001$; приведены значения F и p, полученные в трехфакторном ANOVA с полной оценкой взаимодействия факторов, но оценки для взаимодействия факторов не приведены).

На 27 сутки лучшую всхожесть показала горчица (81.9±8.2%), среднюю – сосна (59.0±8.1%), хуже всходила овсяница (35.8±7.3%) ($F_{(2;45)} = 38.81$; $p < 0.0001$; приведены значения F и p, полученные в однофакторном ANOVA).

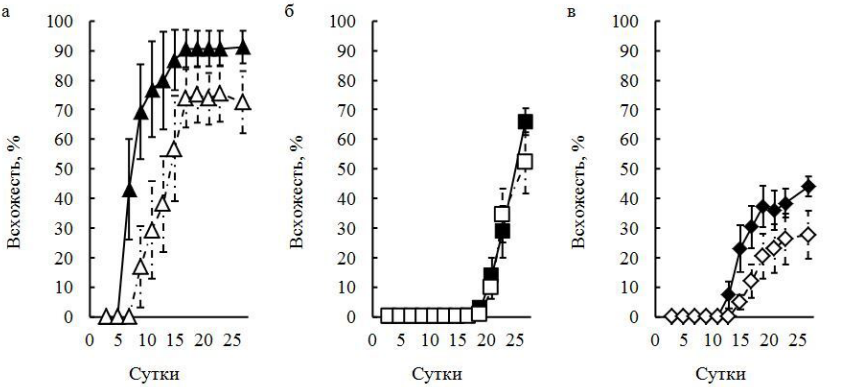


Рисунок 2. Всхожесть Sinapis alba (а), Pinus sylvestris (б) и Festuca rubra (в) на протяжении 27 суток в зависимости от почвенного горизонта, из которого отобран материал: А1 – черные маркеры; А0 – белые маркеры.

В среднем на 27 сутки всхожесть тест-растений на почве из района КМК (горчица: 81.3±14.8%; сосна: 55.9±16.4%; овсяница: 38.4±10.8%) не отличалась от всхожести на почве из района ИГЗ (82.5±11.6%, 62.1±7.8% и 33.3±12.4%, соответственно) (рис. 3а). Степень загрязнения почвы тяжелыми металлами не влияла на долю проросших семян (вид: $F_{(2;42)} = 37.21$; $p < 0.0001$; зона: $F_{(1;42)} = 0.03$; $p = 0.8567$; приведены значения F и p, полученные в двухфакторном ANOVA с оценкой взаимодействия факторов).

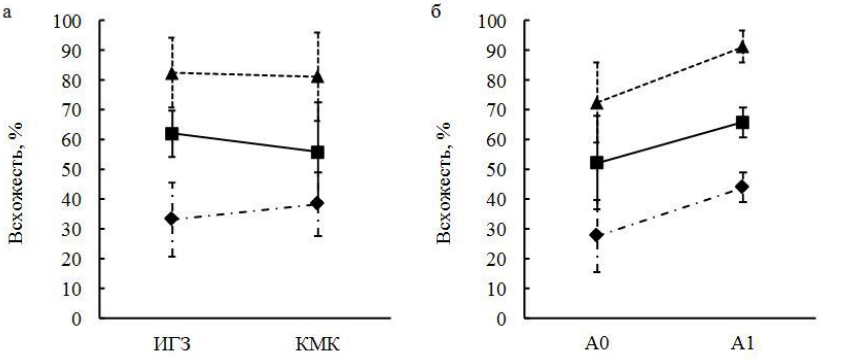


Рисунок 3. Зависимость всхожести Sinapis alba (▲), Pinus sylvestris (■) и Festuca rubra (♦) на 27 сутки от зоны нагрузки (а) и почвенного горизонта, из которого отобран субстрат для проращивания семян (б).

В зависимости от почвенного горизонта (рис. 3б) наблюдали низкую всхожесть тест-растений на материале из подстилки (горчица: 72.5±13.6%; сосна: 52.2±15.7%; овсяница: 27.7±12.2%) и высокую – на

субстрате из гумусового горизонта (91.3±5.4%, 65.9±5.0% и 44.0±5.1%, соответственно). Эти различия были статистически значимы (вид: $F_{(2;42)} = 53.86$; $p < 0.0001$; горизонт: $F_{(1;42)} = 20.14$; $p < 0.0001$; приведены значения F и p, полученные в двухфакторном ANOVA с оценкой взаимодействия факторов).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Почва из сильно загрязненных тяжелыми металлами экосистем вблизи Карабашского медеплавильного комбината не продемонстрировала сильного угнетающего влияния на прорастание семян тест-растений. Таким образом, первая гипотеза о снижении успешности прорастания семян на почвах с территорий, нарушенных в результате загрязнения выбросами крупного медеплавильного комбината, не подтвердилась. На материале из гумусового горизонта искусственно посеянные семена прорастали лучше, чем на материале из подстилки. Это, вероятно, объясняется сильной загрязненностью подстилки по сравнению с нижележащими горизонтами и с ее неблагоприятным водно-воздушным режимом. Продолжение исследований в этом направлении может способствовать разработке способов восстановления техногенно нарушенных экосистем.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность за помощь в проведении эксперимента сотрудникам Ильменского заповедника: с.н.с., к.б.н. Куянцевой Н.Б., м.н.с. Мумберу А.Г., вед. инженеру Потапкину А.Б.

Работа выполнена в рамках темы государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН № 122021000092-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Huopalainen M., Tuittila E.-S., Vanha-Majamaa I. et al. Effects of Long-Term Aerial Pollution on Soil Seed Banks in Drained Pine Mires in Southern Finland // Water, Air, & Soil Pollution. 2001. Vol. 125. P. 69–79.

Huopalainen M., Tuittila E.-S., Vanha-Majamaa I. et al. The potential of soil seed banks for revegetation of bogs in SW Finland after long-term aerial pollution // Annales Botanici Fennici. 2000. Vol. 37. P. 1–9.

Salemaa M., Uotila T. Seed bank composition and seedling survivalin forest soil polluted with heavy metals // Basic and Applied Ecology. 2001. Vol. 2. № 3. P. 251–263.

Vidic T., Jogan N., Drobne D., Vithar B. Natural revegetation in the vicinity of the former lead smelter in Žerjav, Slovenia // Environmental Science & Technology. 2006. Vol. 40. № 13. P. 4119–4125.

Wagner M., Heinrich W., Jetschke G. Seed bank assembly in an unmanaged ruderal grassland recovering from long-term exposure to industrial emissions // Acta Oecologica. 2006. Vol. 30. № 3. P. 342–352.

Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонтов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с.

Копцик С.В., Коротков В.Н., Копцик Г.Н. Ремедиация техногенных территорий в окрестностях промышленных предприятий на крайнем Севере // Научный вестник Арктики. 2019. № 6. С. 51–59.

Лайдинен Г. Ф., Казнина Н. М., Батова Ю.В., Титов А. Ф. Влияние промышленного загрязнения почвы тяжелыми металлами на растения *Phleum pratense* (Poaceae) в условиях Северной Карелии // Растительные ресурсы. 2021. Т. 57. № 4. С. 359–369.

Лянгузова И.В., Ярмишко В.Т., Евдокимов А.С., Беляева А.И. Состояние сосновых лесов Кольского полуострова на фоне снижения объемов атмосферных выбросов предприятием цветной металлургии // Растит. ресурсы. 2018. Т. 54. № 4. С. 516–531.

Молчанова Д.А. Почвенный банк семян лесных экосистем в районе Карабашского медеплавильного комбината // Экология: факты, гипотезы, модели. Материалы конф. молодых ученых, 12–15 апреля 2021 г. Екатеринбург: Альфа Принт. 2021. С. 112–116.

Ярмишко В.Т., Игнатьева О.В. Сообщества *Pinus sylvestris* L. в техногенной среде на Европейском Севере России: Структура, особенности роста, состояние // Сибирский лесной журнал. 2021. № 3. С. 44–55.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-105-110

Содержание азота и фосфора в листьях растений разновозрастных золоотвалов Среднего Урала

П.С. Некрашевич, А.В. Малахеева, А.Н. Кондратенко, С.А. Черепанов

Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург

Ключевые слова: золоотвалы, макроэлементы, содержание азота, содержание фосфора, золоотвалы Среднего Урала

Азот (N) и фосфор (P) являются важнейшими элементами минерального питания (ЭМП), доступность которых для растений определяет продуктивность и структуру их сообществ (Bui, Henderson, 2013).

Содержание N и P в листьях растений зависит от множества факторов, в числе которых: содержание доступных форм химических элементов в почве, принадлежность растений к таксономической, функциональной группе, жизненной форме и к типам микориз (которые определяют доступ к разным источникам ЭМП и влияют на углеродный, азотный и фосфорный баланс живых и мертвых листьев) (Clark, Zeto, 2000).

Для оценки уровня накопления макроэлементов в листьях растений также важна степень их доступности в почве. Доступность ЭМП в разных экосистемах может сильно варьировать. Особенно это проявляется на разных этапах сукцессий, где продуктивность сообщества может быть ограничена низкой доступностью N или P. В глобальном и региональном масштабах показано, что листья растений, адаптированных к дефициту ЭМП, как правило, характеризуются низким содержанием N, по сравнению с растениями богатых почв (Cross, Lambers, 2017).

Самозарастающие зоолоотвалы государственных районных электростанций (ГРЭС) – это удобные модели для изучения адаптации растений к дефициту ЭМП. Зола электростанций представляет собой хорошо изученный субстрат (Пасынкова, 1974), в котором полностью отсутствует N.

Для изучения накопления N и P в листьях растений разных групп удобно использовать нерекультивированные разновозрастные участки. По мере их зарастания происходит накопление N, а в зависимости от интересов исследователя можно подобрать условия с высоким или низким значением водородного показателя (pH) и разной обеспеченностью подвижных форм фосфора (P_2O_5).

Несмотря на наличие представлений об экологических факторах, определяющих содержание N и P в листьях растений, остается неясным вопрос об изменчивости N и P в листьях растений разных жизненных форм и таксономического положения в экосистемах с разной доступностью главных ЭМП. Мало известно о взаимосвязях между содержанием N и P в растениях и в почвах, и о том, как это влияет на функционирование экосистемы.

Целью работы было изучение факторов, влияющих на содержание N и P в листьях на примере растений Среднего Урала разных жизненных форм и таксономического положения, произрастающих в контрастных эдафических условиях золоотвалов Среднего Урала. Для достижения цели были поставлены и решены следующие задачи: сравнить содержание N и P в листьях растений разного таксономического положения и разных жизненных форм; сравнить содержание и соотношение N:P в зольном субстрате разновозрастных золоотвалов и на этой основе выявить особенности накопления этих макроэлементов в листьях растений разного таксономического положения. Проверяли следующие **гипотезы**: 1) у растений разного таксономического положения и разных жизненных форм имеются различия в содержании N и P в листьях; 2) закономерности накопления и распределения N и P в почвах и листьях растений совпадают.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проводилось на пробных площадях многолетнего наблюдения за динамикой растительного покрова. В качестве модельных участков были выбраны разновозрастные золоотвалы Верхнетагильской государственной районной электростанции (ВТГРЭС), сложенные золой бурых углей с высокой щелочностью и неблагоприятными физическими свойствами (Пасынкова, 1974). Выделили два участка, возраст каждого характеризовали, учитывая длительность зарастания в годах. На «молодом» золоотвале был выделен один участок на начальных этапах почвообразования. На золе формировались простые растительные группировки однолетних растений и сложные растительные группировки многолетних растений. На втором золоотвале зарастание началось в 1965–1968 годах, поэтому на нем представлены разновозрастные участки более поздних этапов сукцессии: разнотравно-злаковый луг и мелколиственный лес. Для характеристики сообществ на каждом участке выделили площадь 10000 м^2, однородную по рельефу и растительности, в которой заложили по три пробных площади размером 10×10 м (в луговых сообществах) и 20×20 м (в лесном сообществе).

На всех участках собирали листья растений, имеющих наибольшее проективное покрытие надземных частей. Всего было собрано и изуче-

но 34 вида растений по 15–19 видов на каждом участке. Общий N и P в листьях определяли по Къельдалю в трехкратной повторности после сжигания на дигесторе Velp с титриметрическим и спектрофотометрическим окончанием соответственно.

Для анализа особенностей содержания N и P у растений разновозрастных участков использовали однофакторный ANOVA. Учётной единицей во всех случаях было среднее по трем повторностям образцов значение признака у вида на каждом участке.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Верхние слои почв изученных участков различались по химическому составу: на участке I величина pH верхнего горизонта была на 1.15 ед. сдвинута в щелочную область по сравнению со II участком (7.73±0.13 и 6.66±0.30 соответственно). Также территории различались по содержанию N и P в почве: низкая концентрация N была у почв на I участке, а P – у почв на II участке (см. табл.).

Таблица. Средневзвешенные характеристики химического состава верхнего (0–10 см) слоя почв исследованных участков

Территория	**N**	**pH H_2O**	**Nобщ, %**	**P_2O_5, мг/100 г**	**Обозначения**
Молодой отвал ВТГРЭС	4	7.73±0.13	0.1±0.01	7.9±2.9	I (N min)
Старый отвал ВТГРЭС	6	6.66±0.30	0.32±0.06	0.4±0.1	II (P min)

Содержание азота в листьях изученных растений не зависело от содержания N в почве, в то время как содержание P сильно изменялось в листьях растений на разных территориях (F = 18.92, p <0.001). Повышенное содержание P было у растений на почвах с низким содержанием P, а пониженное на почвах с высоким содержанием P. Это отразилось на соотношении N:P в листьях: на I участке оно было более чем в 2 раза выше, чем на II (F=5.76, p = 0.0395). Из этих данных следует, соотношения N:P в почвах влияет на соотношение N:P в листьях только в природных условиях. Это подтверждается в работах, где изучены различные факторы, которые вероятнее всего влияют на соотношение N:P в листьях (в том числе влияние соотношения N:P в почве на соотношение N:P в листьях) (Chen et al., 2013; Pan et al., 2013). На техногенных почвах такая закономерность не подтверждается. Это можно объяснить тем, что на I участке практически полное отсутствие N могло быть скомпенсировано активностью симбиотической или свободноживущей ризосферной микрофлорой растений. В таких условиях растения адаптированы к быстрому и эффективному усвоению мини-

мального количества азота, полученного от азотфиксирующих микроорганизмов. Высокое содержание P в субстрате не свидетельствует о его доступности для растений. Известно, что сильнощелочная реакция среды может ограничивать биодоступность многих макроэлементов, в том числе фосфора.

Различия между участками могут быть связаны с различиями таксономического состава растений и в соотношении растений разных функциональных групп и жизненных форм. Среди 34 изученных видов на золоотвалах 24 относится к двудольным (Eudicots), 10 – однодольным (Monocots).

Среди двудольных растений на двух участках наиболее высокое содержание N отмечено у бобовых (без деревьев) ($F = 26.53$, $p < 0.001$). Эти растения симбиозируют с азотфиксирующими ризобиями и получают N из источника не доступного для других растений. В связи с этой способностью бобовые растения имеют и самое высокое содержание N в листьях (3.49±0.10%) по сравнению с остальными травами (2.22±0.11%). Содержание P в листьях бобовых и растений других семейств растений не различалось. Учитывая уникальность бобовых, из дальнейшего анализа эту группу исключили.

Анализ содержания N и P в листьях двудольных травянистых растений, приуроченных к разным эдафическим условиям, показал статистически значимое различие между участками ($F = 35.88$, $p < 0.001$) по содержанию фосфора, но не азота ($F = 0.16$, $p = 0.69$). Минимальное содержание P в листьях было обнаружено у видов на I участке, максимальные значение было у видов на II участке.

Изученные двудольные растения относились к разным жизненным формам: травянистые и древесные растения, к последним мы отнесли полукустарнички и деревья. У травянистых растений содержание P в листьях сильно изменялось в зависимости от условий местообитаний. Чтобы экологическая изменчивость не влияла на различия в содержании N и P у растений разных жизненных форм, в анализ мы включили деревья и травы с одного участка. Результаты дисперсионного анализа показали, что содержание N и P не изменялось между деревьями и травами.

Среди однодольных наиболее высокое содержание N ($F = 7.21$, $p = 0.0313$) и P ($F = 6.33$, $p = 0.0401$) отмечено у орхидных. Эти растения симбиозируют с базидиальными грибами и могут получать макроэлементы из органических источников, которые не доступны для других однодольных. В связи с этой способностью орхидные растения имеют и самое высокое содержание N и P в листьях (2.73±0.50% и 6.64±2.25 мг/г соответственно) по сравнению с остальными однодольными (1.66±0.17%, 2.83±0.59 мг/г).

Анализ содержания N и P в листьях неорхидных однодольных растений, приуроченных к разным эдафическим условиям, не показал статистически значимых различий между участками по содержанию N и P в листьях.

На следующем этапе мы сравнили содержания N и P в листьях однодольных и двудольных растений. Среди двудольных для дальнейшего анализа исключили шесть видов деревьев и четыре вида бобовых, а среди однодольных - два вида орхидных.

По результатам дисперсионного анализа эти группы значимо различаются по содержанию N ($F = 7.12$, $p = 0.0434$), а по содержанию P значимых различий у исследованных видов однодольных и двудольных не отмечено. Различия в содержании N в листе между однодольными и двудольными могут быть связаны с особой анатомией листа злаков с высокой долей механических и проводящих тканей, таких как ксилема и склеренхима (Wahl, Ryser, 2000) и низкой долей фотосинтетических тканей, содержащих N.

ВЫВОДЫ

1. Содержание N в листьях существенно не различается у растений на почвах с разной обеспеченностью N, а содержание P в листьях обнаружило обратную зависимость с содержанием P в почвах.
2. У двудольных растений N в листьях больше, чем у однодольных.
3. У двудольных растений для содержания N в листьях определяющее значение имеет принадлежность к семейству Fabaceae, а у однодольных – к семейству Orchidaceae. В обоих случаях это особые типы корневых симбиозов, предоставляющие доступ к источникам N, который невозможен для других видов.
4. Для содержание P определяющее значение имеют эдафические условия для двудольных растений, а для однодольных они не значимы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Пасынкова М.В. Зола как субстрат для выращивания растений // Растения и промышленная среда. Свердловск: УрГУ, 1974. С. 29–44.

Bui E.N, Henderson B.L C:N:P stoichiometry in Australian soils with respect to vegetation and environmental factors // Plant and Soil. 2013. Vol. 373. № 1–2 P. 553–568.

Chen Y., Han W., Tang L. et al. Leaf nitrogen and phosphorus concentrations of woody plants differ in responses to climate, soil and plant growth form // Ecography. 2013. Vol. 36. P. 178–184.

Clark R., Zeto S. Mineral acquisition by arbuscular mycorrhizal plants // Journal of Plant Nutrition. 2000. Vol. 23. № 7. P. 867–902.

Cross A.T, Lambers H. Young calcareous soil chronosequences as a model for ecological restoration on alkaline mine tailings // Science of The Total Environment. 2017. Vol. 607–608. P. 168–175.

Pan F., Zhang W., Liu S. et al. Leaf N:P stoichiometry across plant functional groups in the karst region of southwestern China// Trees. 2015. Vol. 29. P. 883–892.

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

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-111-116

Распространение малого пещерного медведя (*Ursus* ex gr. *savini-rossicus*) в Западной Сибири и прилегающих территориях

М.В. Павлова[1], Д.О. Гимранов[2]

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

Ключевые слова: малый пещерный медведь, распространение, Западная Сибирь, плейстоцен

В настоящее время на основе морфологических и молекулярных данных в группе больших пещерных медведей выделяют от трех до четырех видов: *U. spelaeus*, *U. ingressus*, *U. eremus* и *U. kanivetz* (Knapp et al., 2009; Stiller et al., 2014; Baryshnikov, Puzachenko, 2019, 2020; Barlow et al., 2021). В группе малых пещерных медведей различают *U. savini* и *U. rossicus* (Борисяк, 1932; Spassov et al., 2017; Baryshnikov, Puzachenko, 2019, 2020; Barlow et al., 2021). В позднем плейстоцене территорию Западной Европы населяли как большие (*U. spelaeus*, *U. ingressus*, *U. eremus*), так и малые пещерные медведи (*U. savini*). На территории Кавказа были распространены два вида *U. kudarensis* и *U. rossicus*. На территории Урала совместно обитали *U. kanivetz* и *U. rossicus*. На территорию Западной Сибири большой пещерный медведь не проникал, в отличие от малого пещерного медведя (Барышников, 2007; Sher, 2010). В данной работе малые пещерные медведи рассматриваются как группа *savini-rossicus* (*U.* ex gr. *savini-rossicus*) не разделенная на виды.

По сравнению с большими пещерными медведями, малые пещерные медведи являются почти неизученной группой. Таксономическая позиция мелкой формы медведей до сих пор остается до конца неустановленной (Гимранов, Косинцев, 2021). В том числе, не полностью описанным остается их географическое распространение. Благодаря предыдущим исследованиям, частично изучено распространение малого пещерного медведя на территории Урала (Гимранов и др., 2021). Работ, посвященных распространению пещерных медведей в Западной Сибири, немного (Sher, 2010). Поэтому целью нашей работы является изучение распространения пещерных медведей в Западной Сибири. В задачи исследования входит: сбор и анализ литературных источников о находках пещерных медведей на территории Западной Сибири,

поиск новых диагностических признаков на костном материале с использованием методов морфологического и морфометрического анализа, проведение таксономической дифференциации костных остатков представителей рода *Ursus* и собственно характеристика распространения малого пещерного медведя на территории Западной Сибири.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В настоящее время в музее Института экологии растений и животных УрО РАН хранится большое количество ранее не опубликованных остатков медведей из аллювиальных позднеплейстоценовых местонахождений Западной Сибири. Нами было проанализировано 144 кости. Из них 91 относится к местонахождениям бассейна реки Тобол. Изучено 47 экземпляров из местонахождений бассейна реки Иртыш. Остальные 6 неописанных костных экземпляров происходят из местонахождений Урала. Все местонахождения по составу обнаруженной в них фауны крупных и мелких млекопитающих относятся к концу позднего плейстоцена. Только два Рахимовское 1 (Косинцев, Ситников, 1998) и Батурино (Стефановский, Бородин, 2002) относятся к среднему и раннему плейстоцену соответственно. Находки медведей из этих местонахождений были подробно рассмотрены с целью определения таксономической принадлежности.

Большинство костных остатков ископаемых медведей, из изучаемых нами местонахождений, достаточно хорошо идентифицируются до вида. Во-первых, в позднем плейстоцене бурые медведи были значительно крупнее, чем современные это позволяет хорошо отличать костные остатки бурых медведей от малых пещерных медведей. Во-вторых, большая часть краниального и дентального материала надежно идентифицируется до вида (Барышников, 2007). Для определения таксономической принадлежности были привлечены эталонные коллекции современных бурых медведей, больших пещерных медведей (Прокошева; № 2726) и малых пещерных медведей (Иманай; №2284), хранящиеся в музее ИЭРиЖ УрО РАН. В изученном нами материале присутствовали атланты медведей из местонахождений Нижняя Тавда 1 и Иртыш широтный, чтобы определить их таксономическую позицию был проведен морфометрический анализ, который базировался на измерении ширины и высоты отделов атлантов (рис. 1). Взятие промеров производилось с помощью штангенциркуля, с точностью 0.1 мм.

Также для определения таксономической позиции был применён морфологический анализ, который заключался в сравнении внешних характеристик анатомических особенностей строения костей. В местонахождениях Батурино и Рахимовское 1 были найдены локтевые кости ископаемых медведей. Так как эти местонахождения характеризуются

возрастом раннего и среднего плейстоцена соответственно, важно было детально изучить эти остатки, чтобы определить их таксономическую принадлежность.

Рис. 1. Схема промеров первого позвонка (атланта) медведя

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате изучения атлантов были обнаружены диагностические признаки. На основе измерения ширины вырезки дорсального участка тела позвонка и расстояния между латеральными отверстиями тела позвонка были построены двумерные графики (рис. 2).

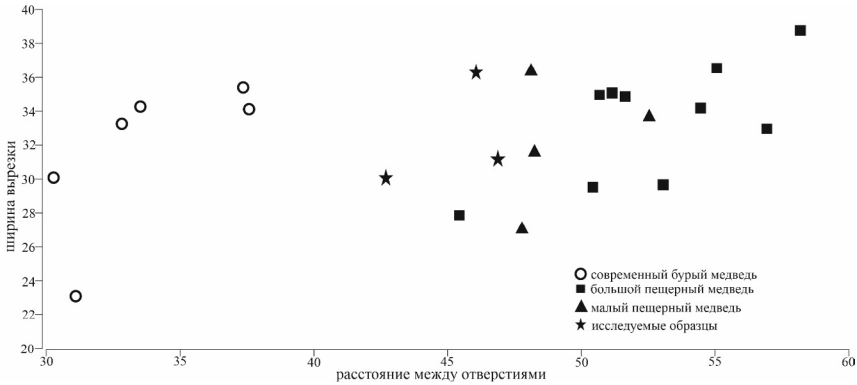


Рис. 2. Размеры атлантов современного бурого медведя и пещерных медведей

На графике изображены размеры атлантов ископаемых медведей, а также современного бурого медведя. Отличительным признаком между бурыми и пещерными медведями является расстояние между латеральными отверстиями. На построенном графике видно, что бурые медведи образуют отдельное облако с меньшим расстоянием отверстий чем у пещерных медведей, у которых расстояние между латеральными отверстиями тела атлантов больше. На графике также видно, что малые и большие пещерные медведи не различаются по обсуждаемому признаку. Два из трех исследуемых атлантов (Нижняя Тавда 1) попали

в диапазон изменчивости пещерных медведей. Один из исследуемых позвонков из местонахождения Иртыш широтный располагается между облаками распределения бурых и пещерных медведей, поэтому мы его не определяем до вида (*Ursus sp.*). Предполагалось, что ширина вырезки дорсального участка тела позвонка также может является хорошим признаком для определения таксономической принадлежности. На рисунке 2 видно, что существенных различий в ширине вырезки дорсального участка тела атланта у бурых и пещерных медведей не наблюдается. Однако мы решили отобразить изменчивость этого признака на рис. 2, поскольку считаем этот признак важным в дальнейших исследованиях древних медведей.

При проведении морфологического анализа костных остатков были установлены отличительные признаки в строении локтевой кости у пещерных медведей и бурых медведей (рис. 3). Одним из отличительных признаков является рельеф латеральной стороны олекранона локтевой кости (рис. 3 а-б). У бурых медведей латеральная сторона олекранона ровная, а у пещерных медведей эта сторона имеет вздутие. При изучении отростка лучевой вырезки локтевой кости было установлено, что у пещерных медведей этот отросток выпрямлен, тогда как у бурых медведей этот отросток сильно загнут (рис. 3 д-е). Проксимальный гребень локтевой кости у пещерных медведей достаточно узкий, а у бурых медведей проксимальный гребень широкий (рис. 3 в-г). Центральный бугор проксимального гребня у бурых медведей расположен ближе к суставной вырезке локтевой кости, а у пещерных медведей располагается по центру (рис. 3 ж-з).

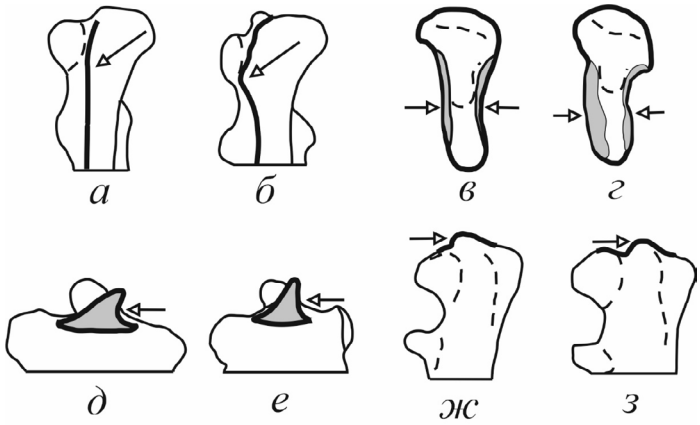


Рисунок 3. Варианты строения элементов локтевой кости; а,в,д,ж – бурый медведь; б,г,е,з – пещерные медведи; а,б – латеральная сторона олекранона; в,г – проксимальный гребень локтевого отростка; д,е – отросток лучевой вырезки; ж,з – центральный бугор проксимального гребня

Благодаря анализу литературных источников мы установили, что в бассейне реки Иртыш расположено 10 местонахождений с остатками малого пещерного медведя (Беляева, 1935а; Бондарев, Кассал, 2010; Бондарев и др., 2011; Тлеубердина и др., 1989;G, 2018а;). В бассейне реки Обь расположено 11 местонахождений с остатками малого пещерного медведя (Baryshnikov, Foronova, 2001; Бондарев и др., 2011; Шпанский, Черноус, 2012; Косинцев, Васильев, 2009; Васильев и др, 2016, 2018, 2020).

В результате проведенных исследований 72 кости были отнесены к *Ursus arctos*, 55 костей к *Ursus savini-rossicus* и 17 к *Ursus* sp.). В бассейне реки Тобол находиться 6 местонахождений из которых фауна крупных позвоночных ранее не была описана (Андронова, Антипино, Нижняя Тавда 1, Мальково, Тюмень, Меримы). В бассейне Иртыша расположено 4 местонахождения (Блинниково, Иртыш-широтный, Иртыш, Епанчино). Также установлено наличие пещерного медведя на территории Западной Сибири в раннем плейстоцене (Батурино) и среднем плейстоцене (Рахимовские 1).

В итоге нами было установлено 31 местонахождение в которых были определены костные остатки малого пещерного медведя на территории Западной Сибири. Самым северным местонахождением является Красный Яр (57.14 с.ш., 84.51 в.д.), а самым южным местонахождением является Зыряновка (49.83 с.ш., 84.12 в.д.).

ВЫВОДЫ

В ходе исследования посткраниальных элементов (атлант и локтевая кость) были впервые описаны признаки, позволяющие определить таксономическую принадлежность остатков.

В Западной Сибири и прилегающих территориях в позднем плейстоцене обитали малый пещерный медведь и бурый медведь, тогда как присутствие большого пещерного медведя не установлено.

Впервые установлено присутствие пещерных медведей в раннем плейстоцене (Батурино) и среднем плейстоцене (Рахимовское 1) Западной Сибири. На данный момент диагностировать эти остатки более точно не представляется возможным.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы выражаем благодарность П.А. Косинцеву и частному коллекционеру Л. Петрову за предоставленный материал. Мы благодарим А.В. Бондарева и Д.Г. Маликова за поиск литературных источников и возможность проверки опубликованных данных. Мы признательны сотрудникам музея ИЭРиЖ УрО РАН А.А. Воробьеву и Н.Г. Ерохину за помощь в рабе с музейными коллекциями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Barlow A., Paijmans J., Alberti F. Middle Pleistocene genome calibrates a revised evolutionary history of extinct cave bears // Current Biology. 2021. Vol. 31. № 8. P. 1771–1779

Baryshnikov G., Foronova I. Pleistocene small cave bear (Ursus rossicus) from the South Siberia, Russia // Cadernos Lab. Xeoloxico de Laxe Coruna. 2001. Vol. 26. P. 373 – 398

Baryshnikov G.F., Puzachenko A.Y. Morphometry of lower cheek teeth of cave bears (Carnivora, Ursidae) and general remarks on the dentition variability // Boreas. 2020. Vol. 49. № 3. P. 562–593

Baryshnikov G.F., Puzachenko A.Y. Morphometry of upper cheek teeth of cave bears (Carnivora, Ursidae) // Boreas. 2019. Vol. 48. P. 581–604.

Knapp M. From a molecules' perspective – contributions of ancient DNAresearch to understanding cave bear biology // Historical biology. 2019. Vol. 31. № 4. P. 442–447.

Sher A.V., Weinstock J., Baryshnikov G.F. et al. The first record of «spelaeoid» bears in Arctic Siberia // Quaternary Science Reviews. 2010. Vol. 30. № 17–18. P. 2238–2249.

Spassov N., Hristova L., Ivanova S., Georgiev I. First record of the "small cave bear" in Bulgaria and the taxonomic status of bears of the *Ursus savini* Andrews – *Ursus rossicus* Borissiak group // Fossil Imprint. 2017. Vol. 73. P. 275–291.

Stiller M., Molak M., Prost S. et al. Mitochondrial DNA diversity and evolution of the Pleistocene cave bear complex // Quaternary International. 2014. Vol. 339–340. P. 224–231.

Барышников Г.Ф. Семейство медвежьи (Carnivora, Ursidae). СПб.: Наука, 2007. 541 с.

Беляева Е.И. Некоторые данные о четвертичной фауне млекопитающих на р. Иртыш // Труды Палеонтологического института АН СССР. 1935. Т.4. С. 149-157.

Бондарев А.А., Заулицкая В.Г., Лобачев Ю.В. Новые находки *Ursus (Spelearctos) savini* на юге Западной Сибири // Материалы Международного совещания «Териофауна России и сопредельных территорий». М., 2011. С. 71.

Бондарев А.А., Кассал Б.Ю. Новые находки представителей рода *Ursus* позднего плейстоцена Среднего Прииртышья // Материалы IV Международного симпозиума «Эволюция жизни на Земле». Томск, 2010. С. 535–537.

Борисяк А.А. Новая раса пещерного медведя из четвертичных отложений Северного Кавказа // Труды палеозоологического института. 1932. Т. 1. С. 137–201.

Васильев С.К., Козликин М.Б., Шуньков М.В. Фаунистические остатки из плейстоценовых отложений в южной галерее Денисовой пещеры (материалы 2019 года) // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. Т. XXVI. Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2020. С. 37–42.

Васильев С.К., Кривошапкин А.И., Зенин В.Н., Шалагина А.В. Предварительныеитоги исследования остатков мегафауны из отложений пещеры Страшной (Северо-Западный Алтай) // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. 2016. Т. 22. С. 15– 22

Васильев С.К., Середнёв М.А., Милютин К.И. Остатки плейстоценовой мегафауны из аллювиальных местонахождений Бибиха, Тараданово на р. Оби (Новосибирская область) и р. Чумыш (Алтайский край) // Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. 2018. Т. 24. С. 47–51.

Гимранов Д.О., Косинцев П.А. Пещерные медведи (*Ursus spelaeus* sensu lato) Урала // Палеонтологический журнал. 2021. № 1, С. 97–106

Гимранов Д.О., Павлова М.В., Нанова О.Г. Косинцев П.А. Новые данные о распространении малого пещерного медведя (*Ursus* ex gr. *savini-rossicus*) на Урале // Доклады академии наук. Науки о жизни. 2021. Т. 499. С. 9–12.

Косинцев П.А., Васильев С.К. Фауна крупных млекопитающих позднего неоплейстоцена Западной Сибири. // Бюллютень комиссии по изуч. четвертич. периода, № 69. М.: Геос, 2009. С. 94-105.

Косинцев П.А., Ситников П.С. Уникальные местонахождения четвертичной фауны «Рахимовское 1 и 2» на реке Вагай // Тез. рег. конф. «Словцовские чтения 98». Тюмень, 1998. С.171–172.

Стефановский В.В., Бородин А.В. Опорный разрез эоплейстоцена и нижнего неоплейстоцена Южного Зауралья // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2002. Т. 10. № 4. С. 79–90.

Тлеубердина П.А., Кожамкулова Б.С., Кондратенко Г.С. Каталог кайнозойских млекопитающих Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1989. 159 с.

Шпанский А.В. Четвертичные крупные млекопитающие Западно-Сибирской равнины: условия обитания и стратиграфическое значение. дис. д-ра геол.-минерал. наук. Томск, 2018. 313 с.

Шпанский А.В., Черноус А.В. Ископаемые медведи (Carnivora, Ursidae) из местонахождения Красный Яр (Кривошеинский район, Томская область). Ч. 1. Краниальные остатки // Вестник Томского государственного университета. 2012. № 358. С. 232–238.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-117-123

Структура изменчивости хлоропластной ДНК сидячецветных дубов в Крыму

С.М. Подергина, С.А. Семерикова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: популяционно-генетическая структура, хлоропластная ДНК, сидячецветные дубы, хлоропластные микросателлитные локусы, широкомасштабное генотипирование

В работе представлены результаты исследования изменчивости хлоропластной ДНК (хпДНК) в популяциях двух наиболее распространенных видов дуба *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Q. pubescens* Willd. на Крымском полуострове. Ввиду сложной геологической истории, изолированного географического положения и высокого разнообразия климатических и эдафических условий Крымско-Кавказский регион создает уникальные возможности для эволюции умеренной и бореальной биоты. Общей картины распределения хлоропластных гаплотипов робуроидных дубов в восточной части ареала, в Причерноморском и крымско-кавказском регионах, до настоящего времени не было получено.

Цель исследования заключалась в описании изменчивости хлоропластной ДНК сидячецветных дубов на полуострове Крым и дальнейшем выявлении филогенетических связей между географически родственными регионами.

Были поставлены задачи: исследовать изменчивость хлоропластных маркеров в популяциях двух видов дуба *Q. petraea* и *Q. pubescens* на Крымском полуострове, определить филогенетические отношения выявленных гаплотипов, описать географическое распределение гаплотипов в исследуемом регионе, сопоставить структуру изменчивости хпДНК между разными таксонами, провести сравнение географического распределения гаплотипов с ранее полученными данными разных исследований и близлежащими регионами (Малая Азия, Кавказ, Балканы).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объем исследованного материала составил 410 особей из 24 популяций двух видов сидячецветных робуроидных дубов: дуб скальный

Quercus petraea (Matt.) Liebl. и дуб пушистый *Q. pubescens* Willd. (род *Quercus* L., sect. *Quercus*, Fagaceae). Для поиска изменчивости и генотипирования использовались четыре микросателлитных локуса (cpSSR): μdt1, μdt3, μdt4, μcd4 (Deguilloux et al., 2003), для которых ранее было показано наличие изменчивости в популяциях дуба черешчатого северо-восточной части ареала (Семерикова и др., 2020). Широкомасштабное генотипирование с помощью cpSSR было проведено для всех особей. Для подтверждения результатов типирования сочетались методики секвенирования пяти фрагментов хпДНК (ASq, CDq, TFq, *trnH-psbA* и *trnK-matK*) (Taberlet et al., 1991; Demesure et al., 1995; Piredda et al., 2011; Семерикова и др., 2021) общей длиной более 10000 пар нуклеотидов и рестриктного анализа ПЦР фрагментов (PCR-RFLP). В результате секвенирования пяти фрагментов получены нуклеотидные последовательности для 26 образцов разных cpSSR-гаплотипов из разных популяций.

Для определения филогенетических соотношений гаплотипов, их происхождения и родственных связей, была построена сеть гаплотипов в программе NETWORK, с привлечением данных GenBank. Анализ филогенетического взаимоотношения гаплотипов осуществлялся с помощью байесовского подхода и метода максимальной экономии. Полученные результаты сравнивались с данными изменчивости по пяти фрагментам хпДНК в популяциях дубов из восточной части основного ареала и Кавказа (Семерикова и др., 2021; Семерикова, в печати), и составом гаплотипов в популяциях дуба черешчатого в Крыму (Семерикова, неопубл.). Кроме того, проводилось сравнение с последовательностями фрагментов *trnK-matK* и *trnH-psbA* для видов дубов из Грузии (Ekhvaia et al., 2018) и фрагмента *trnT-trnF* в популяциях дубов Турции (Tekpinar et al., 2021).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате работы в популяциях скального и пушистого дубов на полуострове Крым выявлено пять гаплотипов (K, T, Z, EI, EIII), принадлежащих к нескольким дивергентным филогенетическим линиям. Всего в пяти фрагментах у крымских гаплотипов дуба без учета внешней группы обнаружено 22 мутации, из них 18 точковых, 4 индела (инсерций, делеций и инверсий). Установлено соответствие наборов аллелей cpSSR локусов с данными секвенирования, что показало возможность типирования гаплотипов с использованием cpSSR-маркеров в крымском регионе.

На основе распределения хлоропластных гаплотипов в Крыму выделяется две географические группы популяций. Гаплотипы внутри Крымского полуострова распределены неравномерно, выявлена отчет-

ливая дифференциация запад-восток. В западной, центральной части и на южном побережье преимущественно распространен гаплотип К, встречается гаплотип Т. В восточной части Крыма гаплотипы: в основном Z, а также EI и EIII. Наиболее распространенными в популяциях Крыма оказались гаплотипы К и Z. Гаплотипы хпДНК, обнаруженные в Крыму, филогенетически значительно отличаются между собой, несколько гаплотипов входит в разные клады. Сниженная хпДНК изменчивость в популяции сидячецветных дубов в Крыму, с преобладанием нескольких гаплотипов из неродственных линий, при отсутствии близкородственных им гаплотипов, свидетельствует о значительном историческом сокращении численности популяций дуба на полуострове.

При сравнении с данными изменчивости дуба черешчатого в Крыму было установлено, что полиморфизм хпДНК у видов дуба не связан с таксономической принадлежностью. Соотношение гаплотипов в популяциях сидячецветных дубов и дуба черешчатого может быть различным. Например, гаплотип Т, достаточно частый в Крыму у дуба черешчатого, встретился только в одной популяции сидячецветных дубов на северном макросклоне, но в нескольких популяциях разных районов Крыма у дуба черешчатого. Также в выборках дуба черешчатого не найдены гаплотипы EI и EIII. Причиной совпадения гаплотипов дубов трех видов может быть длительный существующий генетический поток между видами дуба, при ограничении текущего потока в некоторых популяциях.

При сравнении с данными из других регионов (Tekpinar et al., 2021; Семерикова, неопубл.), в крымских популяциях были выявлены гаплотипы, общие с западным Кавказом (Z, EI, EIII), а также общие (Т) или близкородственные (К) с Турцией, что показывает наличие филогенетических связей между регионами, указывает на происхождение популяций дуба в Крыму. Гаплотипов дуба из более северной (основной) части ареала в Крыму не обнаружено.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наличие эндемичных гаплотипов К и Т в центральных и западных областях свидетельствует о древнем происхождении дубов в Крыму, связанных своей историей с Малой Азией. При этом распространение в восточном Крыму западно-кавказских гаплотипов доказывает кавказское, возможно недавнее, происхождение популяций дуба на востоке полуострова.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана грантом РНФ № 22-24-00667.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Семерикова С.А., Исаков И.Ю., Семериков В.Л. Изменчивость хлоропластной ДНК и филогеография дуба черешчатого *Quercus robur* L. в восточной части ареала // Генетика. 2021. Т. 57. № 1. С. 56–71.

Deguilloux M.F., Dumolin-Lapegue S., Gielly L. et al. A set of primers for the amplification of chloroplast microsatellites in *Quercus* // Molecular Ecology Notes. 2003. Vol. 3 № 1. P. 24–27.

Demesure B., Sodzi N., Petit R.J. A set of universal primers for amplification of polymorphic noncoding regions of mitochondrial and chloroplast DNA in plants // Molecular Ecology. 1995. Vol. 4. № 1. P. 129–131.

Ekhvaia J., Simeone M.C., Silakadze N., Abdaladze O. Morphological diversity and phylogeography of the Georgian durmast oak (*Q. petraea* subsp iberica) and related Caucasian oak species in Georgia (South Caucasus) // Tree Genetics & Genomes. 2018. Vol. 14. №. 2. P. 1–15.

Piredda R., Simeone M.C., Attimonelli M. et al. 2011. Prospects of barcoding the Italian wild dendroflora: oaks reveal severe limitations to tracking species identity // Molecular Ecology Resources. 2011. Vol. 11. № 1. P. 72–83.

Taberlet P., Gielly L., Pautou G., Bouvet J. Universal primers for amplification of 3 non-coding regions of chloroplast DNA // Plant molecular biology. 1991. Vol. 17. № 5. P. 1105–1109.

Tekpinar A.D., Aktas C., Kansu C. et al. Phylogeography and phylogeny of genus *Quercus* L. (Fagaceae) in Turkey implied by variations of trnT((UGU))-L-(UAA)-F ((GAA)) chloroplast DNA region // Tree Genetics & Genomes. 2021. Vol. 17. № 5. P. 1–18.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-124-127

Выживаемость проростков местных растений под пологом инвазивного *Acer negundo* в полевом эксперименте

О.С. Рафикова

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: аллелопатия, выживаемость проростков, механизмы инвазивности, инвазивные растения

Инвазионный или инвазивный вид – это расселившийся в результате деятельности человека биологический вид, распространение которого угрожает биологическому разнообразию (Антипенко и др., 2006). В связи с этим особое значение приобретает определение механизмов внедрения чужеродных видов в местные экосистемы. Одна из гипотез успешности чужеродных инвазивных растений предполагает выделение ими аллелопатически активных веществ (Виноградова, 2009), т.н. гипотеза «нового оружия» (Novel Weapon Hypothesis, Callaway, Ridenour, 2004). Согласно этой гипотезе, некоторые инвазивные виды выделяют уникальные химические соединения, новые для местных сообществ. Высвобождение соединений, к которым местные виды не адаптированы, может дать конкурентное преимущество чужеродным растениям (Callaway, Ridenour, 2004; Weidenhamer, Callaway, 2010).

В метаанализе, опубликованном в 2021 г., обобщены результаты 384 исследований, в которых измерялись аллелопатические эффекты (Zhang et al., 2021). Авторы пришли к выводу, что аллелопатия снижает продуктивность растений на 25%, однако вариабельность аллелопатических эффектов была высокой. В целом, аллелопатия может способствовать успеху чужеродных растений. Также, местные растения больше угнетались водными смывами с натурализованных чужеродных растений, чем смывами с местных видов. Однако не все инвазивные растения аллелопатически активны (Olson, Wallander, 2002; Gruntman et al., 2017). Не получено подтверждения аллелопатических эффектов в отношении чужеродных *Euphorbia esula* L. и *Centaurea stoebe* L. (Olson, Wallander, 2002); *Solidago gigantea* Ait., *Impatiens glandulifera* Royle и *Erigeron annuus* (L.) Pers. (Del Fabbro et al., 2014); *Impatiens glandulifera* Royle (Gruntman et al., 2017); *Thymus vulgaris* L. (Nielsen et al., 2015).

Доказательства гипотезы о «новом оружии» в основном получены в результате вегетационных тепличных экспериментов, но в полевых экспериментах не все инвазивные растения демонстрируют подавление прорастания семян по сравнению с местными растительными сообществами (Del Fabbro et al., 2014). Поэтому есть предположение, что инвазивные виды выделяют аллелопатические соединения в той же степени, что и местные (Del Fabbro et al., 2014; Chobot et al., 2009). Такая разница в результатах доказывает необходимость проведения полевых экспериментов при изучении аллелопатии как механизма инвазивности для каждого конкретного чужеродного вида.

Объект исследования – инвазивный в Евразии *Acer negundo* L. – вид-трансформер, который может преобразовывать аборигенные экосистемы (Виноградова и др., 2010; Веселкин и др., 2021). Существуют различные оценки аллелопатической активности *A. negundo*. Имеются данные об ингибировании местных видов (Csiszar, 2009; Еременко, 2012; Csiszar et al., 2013; Александров, Калашников, 2019), есть описания неясных эффектов или их отсутствия (Панасенко и др., 2018; Веселкин и др., 2019; Веселкин, Рафикова, 2022). Некоторые исследования показали, что аллелохимические вещества из опавших листьев *A. negundo* подавляют прорастание семян и рост проростков. Однако эффект зависит от концентрации аллелохимических веществ. Для концентраций экстрактов, принятых за близкие к природным (1:100), отрицательного действия на тест-объекты не выявлено (Nikolaeva et al., 2021). Известны также случаи стимуляции прорастания семян растений-реципиентов соединениями *A. negundo* (Цандекова, 2019, 2020). При этом ряд результатов был получен при использовании в качестве контрольной обработки только воды (Еременко, 2012; Александров, Калашников, 2019; Nikolaeva et al., 2021) без сравнения с аборигенными видами растений (Панасенко и др., 2018). Таким образом, известно несколько исследований аллелопатической активности *A. negundo*, но их результаты противоречивы. Для надежной оценки аллелопатических эффектов *A. negundo* необходимо накопление методически строгих результатов опытов различного дизайна. Поэтому необходима проверка предположения об аллелопатическом влиянии *A. negundo* на выживаемость местных видов растений в условиях, приближенных к природным сообществам. **Цель работы** – в полевом эксперименте проверить гипотезу о более низкой выживаемости семян местных растений в зарослях инвазивного *Acer negundo* L.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Растение-донор. *Acer negundo* L. – клен ясенелистный или американский, листопадное дерево семейства Sapindaceae. Его первичный

ареал находится в Северной Америке. Во вторичном ареале он представляет угрозу биологическому разнообразию, в т.ч. снижая видовое богатство (Веселкин, Дубровин, 2019; Veselkin et al., 2021). Клен ясенелистный занесен в Черную книгу флоры Средней России и Сибири (Виноградова и др., 2010; Эбель и др., 2016).

Растения-реципиенты. *Festuca rubra* L. – травянистый многолетник семейства Poaceae; *Sinapis alba* L. – травянистый однолетник семейства Brassicaceae; *Trifolium repens* L. – травянистый многолетник семейства Fabaceae.

Исследование проведено в г. Екатеринбурге (56°50′ с.ш., 60°35′ в.д.). Было выбрано 3 участка в черте города на территории крупных урбанизированных лесных насаждений (ЦПКиО им. Маяковского, Ботанический сад УрО РАН, Юго-Западный лесопарк). На каждом участке заложено по 2 варианта участков, один в зарослях инвазивного *Acer negundo* (An+), другой в сообществе с доминированием других видов деревьев (An–). Сомкнутости крон на участках с *A.negundo* и без него были близкими. В каждом из вариантов намечали по 8 квадратов 50 × 50 см. Их перекапывали на глубину 3–5 см, очищали от подстилки, сорняков и крупного мусора. Высеваемый в квадрат вид растения-реципиента назначали случайно. Затем в центре квадрата 50 × 50 см обозначали квадрат 25 × 25 см, в который высевали по 100 семян. В каждом варианте каждый вид растений-реципиентов посеять в двух повторностях.

Выживаемость – это доля живых проростков, наблюдаемых к моменту окончания учета, от числа высеянных семян. Продолжительность эксперимента составила 30 сут. Выживаемость фиксировали на 30 сутки. Схема эксперимента: 3 проращиваемых вида × 3 участка × 2 варианта местообитаний × 2 повторности на каждый вид. Статистический анализ выполнен с использованием ANOVA, учетной единицей был засеянный квадрат.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Самая высокая средняя выживаемость отмечена у *S. alba* (0.48±0.09), ниже она была у *F. rubra* (0.36±0.05), самая низкая доля сохранившихся проростков отмечена у *T. repens* (0.17± 0.05). Эти видовые различия значимы в однофакторном ANOVA, фактор «вид растений-реципиентов», $F_{(2; 30)} = 7.23$; $p = 0.0028$. Для всех видов выживаемость была выше в зарослях *A. negundo*. В двухфакторном ANOVA (факторы: вариант опыта; вид растений-реципиентов) значимость различий для фактора «вариант опыта» была $F_{(1; 30)} = 21.39$; $p < 0.0001$.

Если рассматривать каждый вид отдельно, тенденция более высокой выживаемости под *A. negundo* сохраняется (см. рис.). Средняя выжи-

ваемость проростков *F. rubra* в контрольном варианте была 0.27±0.07, а в варианте An+ составила 0.44±0.05, что в 1.6 раза выше. Средняя доля выживших проростков *S. alba* в варианте An– 0.30±0.13, а в варианте An+ выживаемость проростков в 2.2 раза выше (0.66±0.08). Проростки *T. repens* также в среднем в 11.4 раза лучше выживали в варианте с инвазивным кленом (контрольный вариант 0.03±0.01, вариант An+ 0.30±0.06). В однофакторном ANOVA , фактор «вариант опыта» различия в более высокой выживаемости под *A. negundo* значимы для двух видов-реципиентов из трех: *S. alba* ($F_{(1;\ 10)}$ = 5.83; p = 0.0364); *T. repens* ($F_{(1;\ 10)}$ = 24.82; p = 0.0006). Для *F. rubra* различия не значимы ($F_{(1;\ 10)}$ = 4.32; p = 0.0643).

Итак, в полевом эксперименте не подтвердилась гипотеза о более низкой выживаемости проростков местных растений под пологом инвазивного *A. negundo*. Несмотря на видоспецифичность, у всех видов-реципиентов выживаемость была выше при выращивании на почве в инвазивных зарослях. Это подтверждается как при совместном анализе всех видов растений-реципиентов, так и при их отдельном рассмотрении. Однако, в целом, эффекты воздействия клена небольшие. Можно предположить несколько объяснений наблюдаемым результатам.

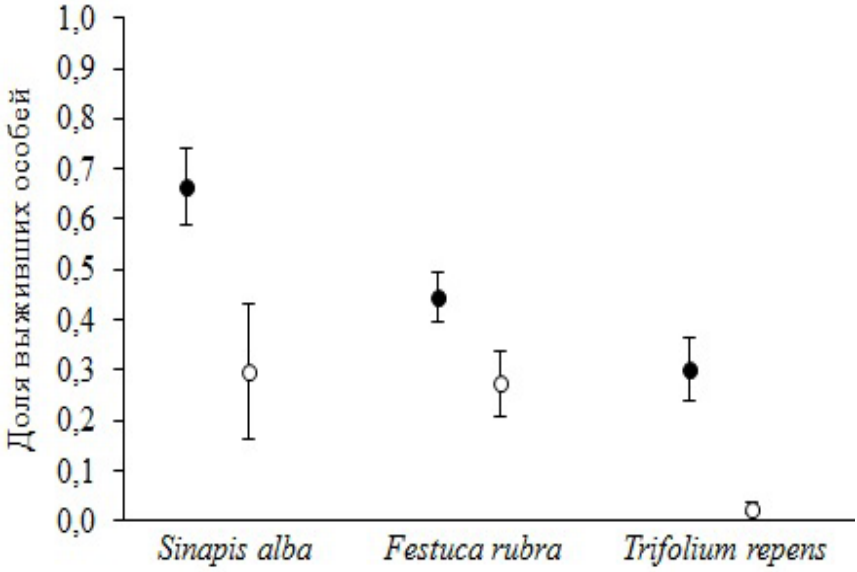


Рисунок. Выживаемость проростков Sinapis alba, Festuca rubra, Trifolium repens на 30 сутки. Светлые точки – варианты без Acer negundo, темные точки – варианты с Acer negundo; точки – среднее, интервалы – SE.

Помимо аллелопатического влияния клена, можно предполагать особенности абиотических условий. На экспериментальных участках в зарослях инвазивного клена влажность почвы выше по сравнению с контрольными участками с доминированием местных деревьев (Дубровин и др., 2019). Это может благоприятно сказываться на выживании проростков под пологом *A. negundo*.

Кроме влажности могут иметь значение и другие свойства почвы. Возможно, что высокая скорость разложения опада клена ясенелистного и быстрый круговорот веществ в его зарослях могут стимулировать прорастание семян (Janusauskaite, Straigyte, 2011). Это также может создавать благоприятные условия для выживания проростков.

Возможно также, что для объяснения особенностей почвы под кленом подходят гипотеза Янцена – Коннелла (Janzen – Connell Hypothesis, Janzen, 1970; Connell, 1971) и гипотеза «освобождения от врагов» (Enemy Release Hypothesis, Keane, Crawley, 2002). Гипотеза Янцена – Коннелла объясняет высокое биоразнообразие в тропических лесах. Согласно ей специфические для дерева-хозяина патогены делают условия под ним непригодными для выживания сеянцев. Гипотеза «освобождения от врагов» объясняет часть успеха инвазивных видов отсутствием во вторичном ареале их естественных врагов, в т. ч. патогенов, из первичного ареала. Вместе эти гипотезы могут объяснить более благоприятные условия для проростков под инвазивным кленом. Таким образом, в местах произрастания *A. negundo* может быть меньше почвенных патогенов, атакующих местные растения.

Кроме выживаемости, в будущих исследованиях необходима оценка и других параметров растений-реципиентов: подземной и надземной биомассы, микоризного симбиоза. Также возможно, что влияние *A. negundo* неодинаково проявляется в разное время вегетационного сезона и связано с погодными условиями. Экспериментальная проверка этих предположений поможет объяснить механизмы влияния инвазивных видов на местные сообщества.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе полевого эксперимента выявлено, что на почве в зарослях инвазивного *Acer negundo* выживаемость проростков *Sinapis alba*, *Festuca rubra* и *Trifolium repens* была выше по сравнению с сообществами с доминированием других видов деревьев. Эффекты воздействия условий под пологом *Acer* negundo на прорастание растений-реципиентов были значимы. Наши результаты позволяют сделать вывод о более благоприятных условиях для прорастания семян под *A. negundo*, чем на других урбанизированных участках древесной растительности.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ проект № 20-34-90084.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров Д.С., Калашников Д.В. Влияние экстрактов листового опада березы и кленов на прорастание семян и начальные этапы роста газонных культур // Вестник ландшафтной архитектуры. 2019. № 17. С. 3–6.

Антипенко Т.А. и др. Энциклопедия лесного хозяйства. Т. 1. М.: ВНИИЛМ, 2006. 416 с.

Веселкин Д.В., Дубровин Д.И. Разнообразие травяного яруса урбанизированных сообществ с доминированием инвазивного *Acer negundo* // Экология. 2019. № 5. С. 323–331.

Веселкин Д.В., Дубровин Д.И., Рафикова О.С. и др. Затенение и перехват света в зарослях инвазионных видов *Acer negundo* и *Sorbaria sorbifolia* // РЖБИ. 2021. № 4. С. 30–42.

Веселкин Д.В., Рафикова О.С. Влияние водных вытяжек из листьев клена ясенелистного и листьев местных видов деревьев на раннее развитие растений // Экология. 2022. № 2. С. 1–10.

Веселкин Д.В., Рафикова О.С., Екшибаров Е.Д. Почва из зарослей инвазивного *Acer negundo* неблагоприятна для образования микоризы у аборигенных трав // Журнал общей биологии. 2019. Т. 80. № 3. С. 214–225.

Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: Издательство ГЕОС, 2010. 503 с.

Дубровин Д.И., Рафикова О.С., Веселкин Д.В. Влажность почвы в урбанизированных сообществах с доминированием инвазивного *Acer negundo* // Проблемы антропогенной трансформации природной среды. Материалы междунар. конф. (14–15 ноября 2019 г.). Пермь: Перм. гос. нац. исслед. ун-т., 2019. С. 14–16.

Ерёменко Ю.А. Аллелопатические свойства адвентивных видов древесно–кустарниковых растений // Промышленная ботаника. 2012. № 12. С. 188–193.

Панасенко Н.Н., Володин В.В., Володченко Ю.С., Холенко М.С. Аллелопатические свойства *Acer negundo* // Ежегодник НИИ фундаментальных и прикладных исследований. 2018. №. 1. С. 34–36.

Цандекова О.Л. Особенности химического состава растительного опада *Acer negundo* L. (Sapindaceae) в условиях нарушенных пойменных фитоценозов // Химия растительного сырья. 2019. № 2. С. 197–203.

Цандекова О.Л. Роль аллелопатического влияния *Acer negundo* L. на рост травянистых растений // Вестник Нижневартовского государственного университета. 2020. № 1. С. 15–18.

Эбель А.Л., Куприянов А.Н., Стрельникова Т.О. и др. Черная книга флоры Сибири. Новосибирск: Академическое издательство «Гео», 2016. 440 с.

Callaway R.M., Ridenour W.M. Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability // Frontiers in Ecology and the Environment. 2004. Vol. 2. № 8. P. 436–443.

Chobot V., Huber C., Trettenhahn G. et al. (±)-Catechin: chemical weapon, antioxidant, or stress regulator? // Journal of chemical ecology. 2009. Vol. 35. № 8. P. 980–996.

Connell J.H. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees // Dynamics of populations. 1971. Vol. 298. P. 298–310.

Csiszár Á. Allelopathic effects of invasive woody plant species in Hungary // Acta Silvatica et Lignaria Hungarica. 2009. Vol. 5. P. 9–17.

Csiszár Á., Korda M., Schmidt D. et al. Allelopathic potential of some invasive plant species occurring in Hungary // Allelopathy Journal. 2013. Vol. 31. № 2. P. 309–318.

Del Fabbro C., Güsewell S., Prati D. Allelopathic effects of three plant invaders on germination of native species: a field study // Biological invasions. 2014. Vol. 16. № 5. P. 1035–1042.

Gruntman M., Segev U., Glauser G. et al. Evolution of plant defences along an invasion chronosequence: defence is lost due to enemy release–but not forever // Journal of Ecology. 2017. Vol. 105. № 1. P. 255–264.

Janusauskaite D., Straigyte L. Leaf litter decomposition differences between alien and native maple species // Baltic For. 2011. Vol. 17. P. 189–196.

Janzen D.H. Herbivores and the number of tree species in tropical forests // The American Naturalist. 1970. Vol. 104. №. 940. P. 501–528.

Keane R.M., Crawley M.J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis // Trends in ecology & evolution. 2002. Vol. 17. № 4. P. 164–170.

Nielsen J.A., Frew R.D., Whigam P.A. et al. Germination and growth responses of co–occurring grass species to soil from under invasive Thymus vulgaris // Allelopathy Journal. 2015. Vol. 35. № 1. P. 139–152.

Nikolaeva A.A., Golosova E.V., Shelepova O.V. Allelopathic activity of *Acer negundo* L. leaf litter as a vector of invasion species into plant communities // BIO Web of Conferences. 2021. Vol. 38. № 00088. P. 1–7.

Olson B.E., Wallander R.T. Effects of invasive forb litter on seed germination, seedling growth and survival // Basic and Applied Ecology. 2002. Vol. 3. №. 4. P. 309–317.

Veselkin D.V., Dubrovin D.I., Pustovalova L.A. High canopy cover of invasive *Acer negundo* L. affects ground vegetation taxonomic richness // Scientific Reports. 2021. Vol. 11. P. 1–12.

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

Zhang Z., Liu .Y, Yuan L. et al. Effect of allelopathy on plant performance: a meta–analysis // Ecology Letters. 2021. Vol. 24. № 2. P. 348–362.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-128-135

Нейросетевая регрессионная модель для определения потоков углерода по данным ДЗЗ

А.П. Розанов

Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург

Ключевые слова: нейронные сети, машинное обучение, потоки углерода

В условиях глобального изменения климата, вызванного ростом содержания парниковых газов в атмосфере Земли, возникает необходимость анализа и моделирования углеродного цикла экосистем, с целью оценки их эмиссионного и секвестрационного потенциалов. Рост концентрации CO_2 с 2000 года составляет 20 ppm за десятилетие, что в 10 раз быстрее, чем в любой подобный промежуток в течение последних 800 лет (Change, 2018). В связи с этим оценка способности лесных экосистем обеспечивать сток углерода из атмосферы с его долговременным хранением является актуальной задачей. Поскольку прямое измерение потоков углерода на больших территориях не является возможным, то развитие технологий непрямых (но обеспечивающих быстрое глобальное покрытие) спутниковых измерений потоков углерода в лесных экосистемах может решить задачу оценки эмиссии и стока в масштабе страны. Одним из методов решения подобных проблем является построение моделей на основе технологий машинного обучения, в частности, нейронных сетей. Среди множества других регрессионных алгоритмов нейронные сети демонстрируют высокую точность в решении задач подобного рода (Tramontana, 2018) и простоту реализации.

В ходе работы была создана нейронная сеть типа многослойный персептрон (Haykin, 1999) с двумя скрытыми слоями (т. е. всего 4 слоя: входной, два скрытых, выходной). В качестве входных данных использовались значения вегетационных индексов (NDVI, EVI, GPP, NPP, усредненные за 16, 16, 8, 365 дней соответственно) и метеорологических параметров (температура воздуха на высоте 2 м, суммарное количество осадков усредненные за 16 дней) за период 2002–2014 годов для точки с координатами 56.46° с.ш. 32.92° в.д., полученные с помощью спектрорадиометра MODIS на спутниках NASA Aqua и Terra. Для выходного слоя были взяты значения потоков углерода, полученные методом турбулентных пульсаций, предоставленные сервисом FLUXNET (Running, 1999), измеренные в той же точке за тот же период.

Тренировка производилась для нейронной сети с разным количеством нейронов в скрытых слоях (30–50). Для нее были созданы тренировочный и тестовый наборы, суммарное количество пар векторов составило 1847. Входные и выходные данные были сформированы как отклонение от ансамблевого среднего для увеличения точности и скорости обучения нейронной сети. Все протестированные конфигурации нейронной сети продемонстрировали достаточно высокий коэффициент корреляции (>0.8) между выводом обученного многослойного персептрона и выходными векторами тестового набора.

Продемонстрирована пригодность регрессионной модели на основе нейронной сети типа многослойный персептрон для определения потоков углерода по результатам спутникового дистанционного зондирования. Создано программное обеспечение в среде Python с использованием пакета PyTorch, позволяющее строить регрессионные модели, наращивая объемы учебных и тестовых наборов данных.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены при финансовой поддержке Министерства высшего образования и науки РФ, проект № FEUZ-2021-0014.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Change P.C. Global warming of 1.5 °C. Geneva, Switzerland: World Meteorological Organization, 2018.

Tramontana G., Jung M., Schwalm C.R. et al. Predicting carbon dioxide and energy fluxes across global FLUXNET sites with regression algorithms // Biogeosciences. 2016. Vol. 13. № 14. P. 4291–4313.

Haykin, S. Neural networks: a comprehensive foundation. New Jersey: Prentice Hall, 1999. 649 pp.

Running S.W., Baldocchi D.D., Turner D.P. et al. A global terrestrial monitoring network integrating tower fluxes, flask sampling, ecosystem modeling and EOS satellite data // Remote sensing of environment. 1999. Vol. 70. № 1. P. 108–127.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-136-137

Таксономический состав представителей герпетофауны Среднего Урала в начале позднего плейстоцена (по материалам пещеры Махневская Ледяная)

М.С. Тарасова[1,2], Д.О. Гимранов[2]

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

Ключевые слова: палеогерпетофауна, поздний плейстоцен, микулинское межледниковье, Средний Урал

Плейстоценовая герпетофауна Урала практически не изучена. Проблема обусловлена трудностями сбора мелкоразмерного палеогерпетологического материала, особенностями анатомической структуры костей, связанной с этим сохранностью, а также с отсутствием диагностических признаков на повреждённых остатках. Опубликованный к настоящему времени остеологический материал диагностирован только до уровня классов (Косинцев, Воробьев, 2000; Косинцев, Орлова, 2002; Бачура, 2008).

На Урале известны многочисленные местонахождения позднего плейстоцена. В их число входит Махневская Ледяная пещера (Пермский край), отложения которой датированы морской изотопной стадией 5e (MIS 5e), соответствующей микулинскому межледниковью начала позднего плейстоцена. Этот период характеризуется тёплым климатом, обусловившим присутствие на Урале некоторых представителей териофауны, нехарактерных для территории в настоящее время (Fadeeva et al., 2020). Данные о герпетофауне микулинского межледниковья на Урале отсутствуют.

Поскольку амфибии и рептилии могут выступать видами-индикаторами определённых биотопов, диагностика этих групп имеет особое значение при палеореконструкциях условий среды прошлого.

Цель работы – изучение палеогерпетофауны Среднего Урала на примере местонахождения карстового типа – пещеры Махневская Ледяная. Пещера исследовалась в 2018 году Т.В. Фадеевой и П.А. Косинцевым. Автором разобран концентрат из горизонта № 8 участка А этого раскопа. Отобрано 1846 экземпляров костей амфибий и рептилий. Исследование проводилось с использованием эталонных коллекций музея ИЭРиЖ УрО РАН и специальной литературы.

Установлен таксономический состав представителей герпетофауны из отложений Махневской Ледяной пещеры. В местонахождении определены: Salamandridae indet. (n=150), Caudata indet. (n=71), *Bufo bufo* (n=146), Bufonidae indet. (n=110), *Hyla* sp. (n=4), *Pelophylax* sp. (n=5), *Rana temporaria* (n=14), Ranidae indet. (n=26), Anura indet. (n=895), *Anguis fragilis* (n=319), Lacertidae indet. (n=5), *Natrix natrix* (n=4), *Natrix tessellata* (n=3), *Natrix* sp. (n=7), *Vipera berus* (n=1), *Vipera* sp. (n=18), Serpentes indet. (n=68).

Согласно полученным данным, в исследованном местонахождении доминируют бесхвостые амфибии. Субдоминантами являются хвостатые амфибии и ящерицы. Змеи сравнительно редки.

Преобладают виды – обитатели закрытых биотопов. Присутствие представителей группы зеленых лягушек, квакши и водяного ужа соотносится с теплыми условиями межледниковья.

Наличие костных остатков *Hyla* sp. для отложений периода MIS 5e на Урале диагностировано впервые. Ближайшие ареалы представителей рода охватывают юг Восточной Европы и юг Восточной Сибири.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность Т.В. Фадеевой и П.А. Косинцеву за предоставление материала для исследования, Н.Г. Ерохину за предоставление музейных коллекций, Е.В. Сыромятниковой и В.Ю. Ратникову за помощь в диагностике трудноразличимых костных остатков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бачура О.П. Материалы по фауне млекопитающих позднего плейстоцена и голоцена из пещеры «Жилище Сокола» (Северный Урал) // Фауна и флора Северной Евразии в позднем кайнозое. Екатеринбург-Челябинск: ООО «ЦИКР «Рифей», 2008. С. 101–123.

Косинцев П.А., Воробьев А.А. Остатки крупных млекопитающих из местонахождения Виашер на Среднем Урале // Плейстоценовые и голоценовые фауны Урала. Челябинск: Изд-во «Рифей», 2000. С. 105–122.

Косинцев П.А., Орлова (Мамяченкова) М.В. Крупные млекопитающие из местонахождений «Лобвинская пещера» и «Лобва I» // Плейстоценовые и голоценовые фауны Урала. Екатеринбург: Изд-во «Университет», 2002. С. 136–145.

Fadeeva T., Kosintsev P., Lapteva E. et al. Makhnevskaya Ledyanaya Cave (Middle Urals, Russia): Biostratigraphical reconstruction // Quaternary International. 2020. Vol. 546. P. 135–151.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-138-139

Строение поглощающих корней осок разных экологических групп

Д.Е. Тукова

Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург

Ключевые слова: осоки, поглощающие корни, экологические группы, шкала Г. Элленберга

Экологические группы растений традиционно характеризуют с помощью экологических шкал Л.Г.Раменского (1956), Г. Элленберга (Ellenberg, 1974) и Э. Ландольта (Landolt, 1977) (Миркин и др., 2001). Однако определение экологических свойств видов методом ординации, может носить субъективный характер, в силу того, что в природе нередко наблюдается взаимодействие ключевых стрессовых факторов (затенения, засухи и заболачивания). Описаны точные критерии для индикации некоторых экологических свойств видов, например, по количественным параметрам мезофилла листа (Иванова, 2014). Интересно оценить, в какой степени могут быть информативными при сравнительном исследовании растений разных экологических групп параметры поглощающих корней. В экологическом плане наиболее изменчиво внутреннее строение корней. Для исследования строения корней удобными объектами являются представители рода *Carex* L. Во-первых, осоки распространены по всему миру и имеют высокое видовое богатство в бореальной зоне Северного полушария (Kindlmann et al., 2007). Во-вторых, преобладание среди осок безмикоризных видов позволяет исключить изменчивость признаков корней, связанную с влиянием грибных симбионтов (Kong et al., 2014). Ранее были определены направления структурной перестройки признаков придаточных корней осок в градиентах освещенности, увлажнения и обеспеченности азотом (Hoffmann, 2021). **Цель работы** – сравнить признаки корневой системы и поглощающих корней у осок Среднего Урала разных экологических групп.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Растения вместе с корневыми системами собирали на территории г. Екатеринбурга и в его окрестностях в 2018–2020 гг. в период цветения осок. Всего исследовано 128 особей у 23 видов: *Carex acuta* L., *C. aquatilis*

Wahlenb., *C. arnellii* Christ ex Scheutz, *C. atherodes* Spreng., *C. brunnescens* (Pers.) Poir., *C. canescens* L., *C. digitata* L., *C. echinata* Murray, *C. elongata* L., *C. leporina* L., *C. loliacea* L., *C. montana* L., *C. nigra* (L.) Reichard, *C. pallescens* L., *C. pediformis* C.A.Mey., *C. pilosa* Scop., *C. praecox* Schreb., *C. pseudocyperus* L., *C. supina* Willd. ex Wahlenb., *C. utriculata* Boott, *C. vaginata* Tausch, *C. vesicaria* L., *C. vulpina* L. Каждому виду были присвоены баллы по следующим шкалам Г. Элленберга (Chytrý et al., 2018): обеспеченность азотом, увлажнение, кислотность почв, засоленность почв, температура. освещенность. При характеристике строения корневых систем и корней использованы стандартные методы структурной ботаники. Регистрировали: число порядков ветвления корневой системы; длину корневых волосков; диаметр среза; диаметр стелы; толщину паренхимы; число слоев клеток в паренхиме; число слоев клеток в экзодерме; толщину коры. Статистическая обработка выполнена с помощью GEE модели (Generalized estimating equation) (Agresti, 2010) с использованием SAS (SAS Institute Inc., 2016). Различия признаков у осок из разных экологических групп оценивали с помощью критерия χ^2. Данная модель применима для средних значений признаков (структура корня) и категориальных факторов (шкалы Г. Элленберга).

Результаты и выводы. В градиенте освещенности от светолюбивых к тенелюбивым видам выявлено увеличение диаметра среза ($p = 0.02$) и стелы ($p = 0.01$), толщина коры ($p = 0.02$), наоборот, уменьшается. В градиенте увлажнения от видов сильноувлажненных местообитаний до видов засушливых местообитаний выявлено увеличение числа порядков ветвления корня ($p = 0.004$) и уменьшение числа слоев экзодермы ($p = 0.03$). У осок засоленных почв выявлено уменьшение длины корневых волосков ($p = 0.02$) и диаметра стелы ($p = 0.02$) и увеличение числа слоев экзодермы ($p = 0.004$). Таким образом, признаки строения корневых систем и корней видов рода Carex, вероятно, могут быть экологически интерпретированы. Это открывает возможность для лучшего понимания биоэкологических особенностей видов растений и структур растительных сообществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иванова Л.А. Адаптивные признаки структуры листа растений разных экологических групп // Экология. 2014. № 2. С. 109–109.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. М.: Логос, 2001. 264 с.

Agresti A. Analysis of ordinal categorical data. New Jersey: John Wiley & Sons, 2010. 656 pp.

Chytrý M. et al. Ellenbergtype indicator values for the Czech flora // Preslia. 2018. Vol. 90. P. 83–103.

Hoffmann M. H., Gebauer S., Luehmann R. Root anatomy predicts ecological optima in Carex (Cyperaceae) in terms of Ellenberg indicator values // Ecological Indicators. 2021. T. 129. № 107979. P. 1–8.

Kindlmann P., Schödelbauerová I., Dixon A.F.G. Inverse latitudinal gradients in species diversity // Scaling Biodiversity. Ecological Reviews. Cambridge: Cambridge University Press, 2007. P. 246–257.

Kong X., Zhang M., De Smet I., Ding Z. Designer crops: optimal root system architecture for nutrient acquisition // Trends in Biotechnology. 2014. Vol. 32. P. 597–598.

SAS Institute Inc. SAS 9.4. Cary, NC, USA. 2016.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-140-142

Анализ охотничьего поведения паука-кругопряда *Mangora acalypha* (Walckenaer, 1802) (Aranei: Araneidae)

А.Л. Устинова

Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь

Ключевые слова: Araneidae, Mangora acalypha, охотничье поведение, стереотип поведения

Пауки-кругопряды семейства Araneidae являются перспективным объектом изучения с точки зрения возможности их использования как объектов биоиндикации, что было неоднократно доказано, в том числе и отечественными исследователями (Карташев, Карташева, 2009). Однако, неполные данные о поведении кругопрядов вносят существенные ограничения при использовании их как модельных видов.

Цель исследования: описание охотничьего поведении паука-кругопряда *Mangora acalypha* (Walckenaer, 1802). **Задача исследования** — составить схему охотничьего стереотипа *M. acalypha*.

Для анализа суточной активности пауков-кругопрядов было проведено 7 суточных учетов в период с 25 мая по 20 июля 2021 года в Государственном природном Троицком комплексном заказнике (Челябинская область). Во время наблюдений фиксировались все поведенческие акты пауков. Всего было зафиксировано поведение 39 особей вида *M. acalypha*. Для описания охотничьего стереотипа были проанализированы 37 полноценных успешных актов охоты пауков *M. acalypha*. Выделено 12 элементов поведения, каждому из которых присвоено буквенное обозначение. Была составлена схема стереотипа и рассчитаны вероятности перехода от одного элемента поведения к другому.

Как правило, стереотип начинается с движения (M) паука к жертве (рис.), но, в тех случаях, когда паук не может сразу определить местоположение жертвы, движению предшествует ощупывание (P) нитей сети, с целью обнаружить источник вибрации. За движением паука следует обездвиживание (I) жертвы путем введения яда хелицерами. После этого паук приступает к оплетению (W) жертвы паутиной иногда с остановками (S). После паук возвращается в центр сети и принимает обычное положение головой вниз с расставленными ногами (R). При этом паук может реагировать на попадание новых жертв в сеть. После отдыха в центре паук возвращается к жертве и переносит ее в центр.

Данное действие состоит из нескольких элементов поведения: вырезание жертвы из сети (C), транспортировка (T), прикрепление жертвы под центром (A). После этого паук занимает положение в центре, поднесит к себе жертву (B) и приступает к питанию (F). В некоторых случаях пауки не отдыхали в центре и сразу после оплетения переходили к переносу, а иногда перед переносом дополнительно оплетали жертву паутиной. Несколько раз транспортировке и питанию предшествовали элементы чистки тела или конечностей (G).

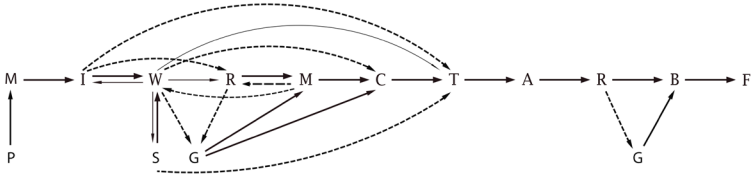


Рисунок. Схема охотничьего стереотипа пауков-кругопрядов M. acalypha. M – движение, I – обездвиживание, W – оплетение, R – отдых, C – вырезание, T – перенос, A – прикрепление, B – поднесение, F – питание, P – ощупывание, S – остановка, G – чистка. Жирными стрелками обозначены высокоустойчивые связи между элементами ($p \geq 0.5$), тонкими стрелками устойчивые связи ($0.2 < p < 0.5$), пунктирными неустойчивые ($p < 0.2$).

Если сравнивать стереотип *M. acalypha* с поведением другого кругопряда – *Argiope argentata* (Fabricius, 1775) на схожих жертв (Robinson, 1971), можно отметить, что у *M. acalypha* оплетение жертвы паутиной никогда не предшествовало укусу жертвы и не наблюдалось после переноса жертвы в центр сети, в то время как у *A. argentata* подобная последовательность наблюдалась довольно часто. Наиболее вероятное объяснение заключается в том, что мухи, которыми чаще питается *A. argentata*, имеют большую скорость полета, чем комары, которыми питается *M. acalypha* и требуют немедленной фиксации. Наблюдения могут свидетельствовать о том, что подстройка структуры охотничьего стереотипа пауков-кругопрядов служит адаптацией к размерам пищевых объектов и скорости их полета.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Карташев А.Г., Карташева А.А. Структура ловчих сетей пауков-кругопрядов: моногр. Томск: Томский государственный университет систем управления и радиоэлектроники, 2009. 120 с.

Robinson M.H. Units of Behavior and Complex Sequences in the Predatory Behavior of *Argiope argentata* (Fabricius): (Araneae: Araneidae). Washington: Smithsonian institution press, 1971. 44 pp.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-143-144

Результаты исследования копролитов гигантской короткомордой гиены *Pachycrocuta brevirostris* (Gervais, 1850) (пещера Таврида, Крым)

Д.Р. Хантемиров[1], Д.О. Гимранов[2], А.В. Лавров[3]

[1]Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург
[2]Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург
[3]Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, г. Москва

Ключевые слова: Pachycrocuta brevirostris, Крым, ранний плейстоцен, копролиты

Ископаемые экскременты животных или копролиты представляют собой разновидность ихнологического палеонтологического материала. Копролиты несут важную информацию о палеоэкологии и условиях формирования тафоценоза. Определение таксономической принадлежности непереваренных остатков в копролитах позволяет получить документированное подтверждение рациона древних животных (Wang et al., 2018). Кроме того, в копролитах может сохраняться пыльца и споры растений, которые несут информацию о древней и флоре и климате (Scott et al., 2003). Личинки и яйца древних паразитических червей тоже могут сохраняться в копролитах, что дает уникальную возможность изучить разнообразие эндопаразитов и их взаимоотношения со своими вымершими хозяевами (Jouy-Avantin et al., 1999). Концентрация и локализация копролитов являются значимыми факторами при тафономическом анализе местонахождений (Diedrich, 2012).

Современные и ископаемые виды гиен потребляют в пищу кости, из-за чего их экскременты содержат большое количество соединений кальция. Благодаря этой особенности питания каловые массы гиен часто превращаются в копролиты. Наиболее изученными являются копролиты пещерных гиен *Crocuta crocuta spelaea* (Goldfuss, 1823). Из различных местонахождений были описаны копролиты пещерных гиен, содержащие пыльцу (Scott er al., 2003), яйца и личинки паразитов (Ferreira et al., 1993; Bouchet et al., 2003), а также было составлена классификация копролитов и экскрементов *C. crocuta* на основе их формы (Diedrich, 2012). Работы по копролитам *Pachycrocuta brevirostris* (Gervais, 1850) немногочисленны. В копролитах *P. brevirostris* из местонахождения Аро (Haro) в Пакистане, возрастом 1.2 млн лет, были

найдены яйца нематод рода Toxocara (Perri et al., 2017). Также из местонахождения Коста Сан Джокомо (Costa San Giocomo) в Италии, датируемого 1.5 млн лет, известны копролиты гиеновых с личинками неидентифицированных нематод. Эти копролиты предположительно относятся к *P. brevirostris* (Ferreira et al., 1993).

Костеносный слой пещеры Таврида на п-ове Крым датируется поздним виллафранком (ранний плейстоцен, 1.5–1.8 млн лет, Лопатин и др., 2019). В них обнаружено большое количество остатков хищных млекопитающих, в том числе гигантской короткомордой гиены *P. brevirostris*. Все палеонтологические находки сосредоточены в южном коридоре пещеры. Этот тафоценоз сформировался как результат охоты и трапез хищников, для которые пещера служила естественным убежищем (Лавров и др., 2021). В южном коридоре пещеры Таврида были найдены скелетные остатки (более 100 образцов) *P. brevirostris*, принадлежащие по меньшей мере тридцати особям. Большинство костей крупных травоядных из пещеры имеют характерные погрызы гиен. Подавляющая часть найденной многочисленной костной щепы, представляет собой результат пищевой обработки костей гиенами. При этом в пещере Таврида преобладают остатки взрослых и старых особей *P. brevirostris*. Из 141 найденных посткраниальных костей 130 принадлежат взрослым особям (92 %). Среди зубного материала доля взрослых и старых животных составляет примерно 80%.

Для *P. brevirostris* из Крыма характерно сочетание архаичных и прогрессивным признаков на зубах, что говорит об их переходном положении между ранними и поздними формами *P. brevirostris* Евразии (Лавров и др., 2021, Хантемиров и др., 2021). Также в копролитах *P. brevirostris* были найдены яйца немотоды *Toxocara sp*., что является самой древней находкой паразитов в копролитах гигантских гиен (Сивкова и др., 2022).

Цель работы: изучение особенностей биологии *Pachycrocuta brevirostris* из пещеры Таврида на основе анализа копролитов

Задачи:

1. Установить количество, стратиграфическую и планиграфическую приуроченность копролитов в пещере
2. Провести морфотипический и морфометрический анализы найденных копролитов
3. Установить особенности биологии *P. brevirostris* на основании полученной информации

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Всего было изучено 881 копролитов *P. brevirostris*. Они были найдены в основном костеносном слое в южной части пещеры Таврида.

Большая часть копролитов, 820 экземпляров, была найдено в большом скоплении вблизи техногенного входа. Слой копролитов в этом месте достигал 10–20 см на площади около 5 квадратных метров (рис. 2).

Рисунок 1. Классификация копролитов P. brevirostris по форме.

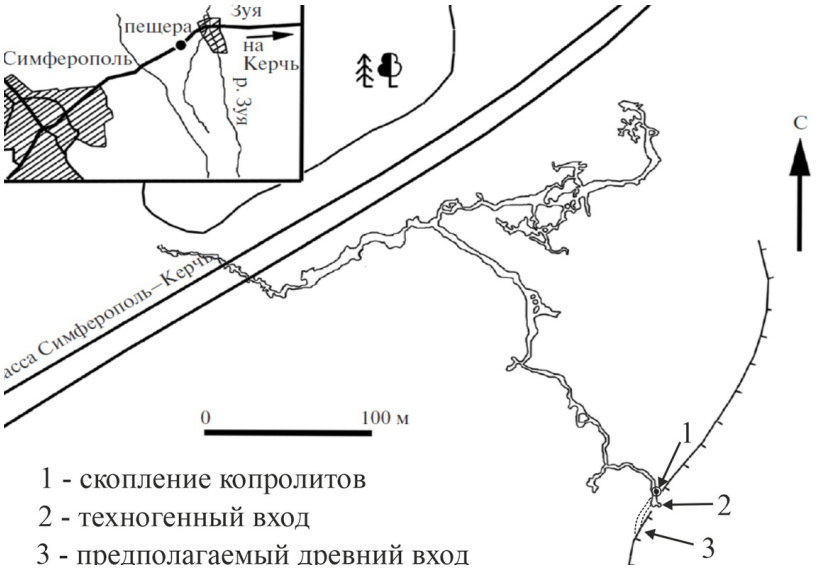


Рисунок 2. План-схема пещеры Таврида.

Для более корректного сравнения размеров копролитов они были классифицированы по форме (рис. 1). За основу была взята ранее предложенная классификация копролитов *C. crocuta* (Diedrich, 2012). Для измерения использовался электронный штангенциркуль с ценой

деления 0.01 мм. Измерялась длина копролитов, наибольший диаметр и диаметр перпендикулярный наибольшему.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основное скопление копролитов расположено примерно в 40 м от древнего естественного входа в пещеру (максимальное удаление находок костей гиен от входа в пещеру составляет 230 м).

Возможно, гигантские гиены метили свою территорию при помощи своих экскрементов, подобно современным пятнистым гиенам (Haysssen, Noonan, 2021). В процессе этой деятельности образовалось большое скопление копролитов. Высокая плотность этих находок может косвенно указывает на то, что *P. brevirostris* жили группами.

Форма копролитов *P. brevirostris* из Тавриды схожа с экскрементами и копролитами *C. crocuta*. Половину изученных образцов составили круглые и овальные копролиты, меньше всего было найдено аморфных и сцепленных 3-сегментных копролитов.

Внутри отдельных морфотипов большая часть копролитов имеет схожие размеры, однако некоторые копролиты имеют намного больший размер (рис. 3). Следует отметить, что половой диморфизм в размерах тела у современных гиен выражен слабо (Hayssen, Noonan, 2021). Анализ размеров m1 из обширного материала *P. brevirostris* из Джоукоудяня показывает, что у гигантских гиен половой диморфизм также не был выражен (Liu et al., 2021). По размерам копролитов (рис. 3) мы не наблюдаем полового диморфизма у крымских *P. brevirostris*. Как уже было сказано выше, более 80–90 % гиен являлись взрослыми животными. Большие размеры некоторых копролитов могут быть связаны с большой долей костей в рационе отдельных особей, т. к. на современных гиен показано, что этот фактор влияет на размер экскрементов (Diedrich, 2012). Увеличенный размер копролитов, также может быть последствием особо обильной трапезы.

ВЫВОДЫ

1. Самое большое скопление копролитов находится рядом с естественным древним входом. Этим скоплением гиены, возможно, маркировали границу между привходовой частью пещеры и основным логовом.
2. Большая часть копролитов внутри отдельных морфотипов имеют сходные размеры, но при этом встречаются очень крупные образцы.
3. Данные анализа копролитов подтверждают отсутствие выраженного полового диморфизма у *P. brevirostris*, наличие крупных копролитов можно объяснить потреблением крымскими гиенами большого количества костей.

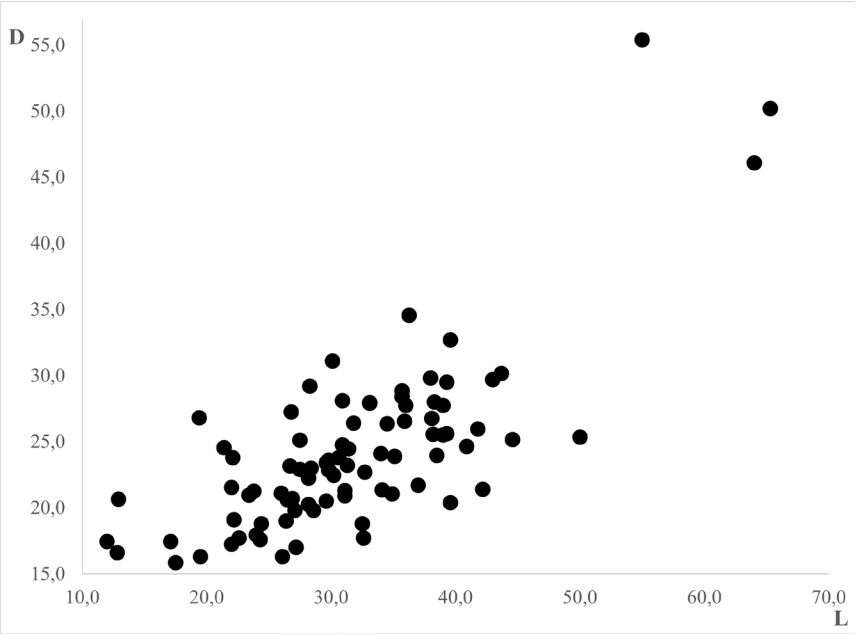


Рисунок 3. Соотношение среднего диаметра (D) и длины (L) овальных копролитов P. brevirostris из Тавриды, в мм.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят заместителя директора по науке научного спелеопалеонтологического комплекса «Пещера Таврида» Г.В. Самохина за помощь в организации раскопок пещеры Таврида

Исследование выполнено при поддержке гранта Российского Научного Фонда, № 22-14-00214

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Лавров А.В., Гимранов Д.О., Старцев Д.Б., Лопатин А.В. Гигантская гиена *Pachycrocuta brevirostris* (Hyaenidae, Carnivora) из нижнего плейстоцена пещеры Таврида, Крым // Доклады Российской Академии наук. Науки о жизни. 2021. Т. 496. С. 10–14.

Лопатин А.В., Вислобокова И.А., Лавров А.В., и др. Пещера Таврида – новое местонахождение раннеплейстоценовых позвоночных в Крыму // Доклады Академии наук. 2019. Т. 485. № 3. С. 381–385.

Хантемиров Д.Р., Гимранов Д.О., Лавров В.А., Старцев Д.Б. Первая находка гигантской короткомордой гиены *Pachycrocuta brevirostris* в Крыму (пещера Таврида) // Теоретические и прикладные аспекты палеонтологии. Материалы LXVII сессии Палеонтологического общества при РАН. СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2021. С. 138–139.

Сивкова Т.Н., Хантемиров Д.Р., Гимранов Д.О. и др. Находка яиц гельминтов Toxocara в копролитах гиены *Pachycrocuta brevirostris* из плейстоцена пещеры Таврида (Крым) // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. 2022. Т. 504. № 1. С. 245–248.

Bouchet F., Araujo A., Harter S. et al. Toxocara canis (Werner, 1782) Eggs in the Pleistocene Site of Menez-Dregan, France (300.000–500.000 Years Before Present) // Memórias do Instituto Oswaldo Cruz. 2003. Vol. 98. P. 137–139.

Diedrich G. Typology of Ice Age spotted hyena *Crocuta crocuta spelaea* (Goldfuss, 1823) coprolite aggregate pellets from the European Late Pleistocene and their significance at dens and scavenging sites // New Mexico Museum of Natural History Science Bulletin. 2012. Vol. 57. P. 369–377.

Ferreira L.F., Araújo A., Duarte A.N. Nematode Larvae in Fossilized Animal Coprolites from Lower and Middle Pleistocene Sites, Central Italy // The Journal of Parasitology. 1993. Vol. 79. № 3. P. 440–442.

Hayssen V., Noonan P. Crocuta crocuta (Carnivora: Hyaenidae) // Mammalian Species. 2021. Vol. 53. № 1000. P. 1–22.

Liu J., Liu. J., Zhang H., Wagner J. et al. The giant short-faced hyena *Pachycrocuta brevirostris* (Mammalia, Carnivora, Hyaenidae) from Northeast Asia: A reinterpretation of subspecies differentiation and intercontinental dispersal // Quaternary International. 2021. Vol. 577. P. 29–51.

Perri A.R., Heinrich S., Gur-Arieh S., Saunders J.J. Earliest Evidence of *Toxocara* in a 1.2-million-year-old Extinct Hyena (Pachycrocuta brevirostris) Coprolite from NW Pakistan // Journal of Parasitology 2017. Vol. 103. № 1. P. 138–141.

Scott L., Fernández-Jalvo Y., Carrión J., Brink J. Preservation and interpretation of pollen in hyaena coprolites: taphonomic observations from Spain and southern Africa // Palaeontologia africana. 2003. Vol. 39. P. 83–91.

Jouy-Avantin, F., Combes C., Miskovsky J. C., Moné H. Helminth eggs in animal coprolites from a Middle Pleistocene site in Europe // Journal of Parasitology. 1999. Vol. 85. P. 376–379.

Wang X., White S.C., Balisi M. et al. First bone-cracking dog coprolites provide new insight into bone consumption in Borophagus and their unique ecological niche // eLife. 2018 Vol. 7. № e34773. P. 1–28.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-145-150

Климатически обусловленные изменения фитомассы *Betula* spp. Евразии в контексте закона лимитирующего фактора

И.С. Цепордей[1,2], В.А. Усольцев[1]

[1]Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург
[2]Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург

Ключевые слова: закон лимитирующего фактора, температура и осадки, трансконтинентальный уровень, фитомасса деревьев

Лесные экосистемы играют важную роль в стабилизации климата, однако нынешние климатические сдвиги могут привести к существенным изменениям в их биологической продуктивности и выполнении ими биосферных функций. Обычно при анализе продуктивности дерева оценивается влияние одного фактора: или температуры, или осадков (Кукарских, 2006; Devi et al., 2020). Наличие евразийской базы данных (Usoltsev, 2020) позволило оценить влияние на фитомассу деревьев температур и осадков одновременно, с учетом диаметра ствола и высоты дерева, оцениваемых при наземной таксации. Были показаны условия воздействия температур и осадков на фитомассу в качестве лимитирующих факторов (Усольцев, Цепордей, 2021).

Цель работы – выявление действия закона лимитирующего фактора на динамику фитомассы деревьев рода *Betula* spp. в территориальных климатических градиентах Евразии на основе аллометрической модели, используемой при бортовом лазерном зондировании. В качестве массообразующих показателей в модель включены ширина кроны и высота дерева.

Из сформированной базы данных о фитомассе модельных деревьев (Usoltsev, 2020) было отобрано 880 деревьев рода *Betula* spp. По известным географическим координатам пробных площадей исходные данные были нанесены на карты-схемы средней температуры января и среднегодовых осадков. В качестве исходной схемы изотерм на территории Евразии мы выбрали карту средних январских температур, так как зимние температуры наиболее чувствительны к текущим изменениям климата (Laing, Binyamin, 2013). Соответственно, прогнозы будущего климата указывают на дальнейшее повышение температуры, в первую очередь, в холодное время года (Groisman et al., 2013). Данные обработаны методом множественного регрессионного анализа.

Согласно полученной модели для лазерной оценки фитомассы, подтверждено действие лимитирующего фактора Либиха, установленное в предыдущих моделях, предназначенных для наземной таксации: в теплых регионах фитомасса лимитируется недостатком влаги, а по мере перехода в холодные регионы происходит смена лимитирующего фактора, и фитомасса лимитируется избытком осадков; во влагообеспеченных регионах фитомасса лимитируется недостатком тепла, а по мере перехода во влагодефицитные регионы происходит смена лимитирующего фактора, и фитомасса ограничивается избытком тепла. Таким образом, анализ фитомассы деревьев рода Betula spp., выполненный в зависимости от температур и осадков не в отдельности по каждому фактору, а одновременно по обеим климатическим переменным, позволил установить наличие замены одного лимитирующего фактора другим при перемещении объекта исследования в территориальных градиентах температур и осадков.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ, проект FEUZ-2021-0014.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Кукарских В.В. Что влияет на радиальный прирост деревьев в условиях сухого климата // Экология в меняющемся мире: Материалы конф. молодых учёных, 24–28 апреля 2006 г. Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2006. С. 120–122.

Усольцев В.А., Цепордей И.С. Климатически обусловленные территориальные изменения фитомассы деревьев лесообразующих видов Евразии и их прогнозирование // Сибирский лесной журнал. 2021. № 6. С. 72–90.

Devi N.M., Kukarskih V.V., Galimova A.A., Mazepa V.S., Grigoriev A.A. Climate change evidence in tree growth and stand productivity at the upper treeline ecotone in the Polar Ural // Forest Ecosystems. 2020. Vol. 7. № 1. P. 1–16.

Groisman P.Ya., Blyakharchuk T.A., Chernokulsky A.V. et al. Climate changes in Siberia // Regional environmental changes in Siberia and their global consequences. Dordrecht: Springer, 2013. P. 57–109.

Laing J., Binyamin J. Climate change effect on winter temperature and precipitation of Yellowknife, Northwest territories, Canada from 1943 to 2011 // American Journal of Climate Change. 2013. Vol. 2. P. 275–283.

Usoltsev V.A. Single-tree biomass data for remote sensing and ground measuring of Eurasian forests: digital version. The second edition, enlarged. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University; Botanical Garden, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, 2020.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-151-152

Применение морфометрических характеристик для идентификации криптических видов паразитических водных клещей рода *Unionicola* (Hygrobatoidea, Prostigmata) в бассейнах рек Мьянмы

Ю.Е. Чапурина[1], А.В. Кондаков[1,2], Н.А. Зубрий[1,2], Е.С. Коноплёва[1,2]

[1]Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики УрО РАН, г. Архангельск
[2]Северный (Арктический) федеральный университет, г. Архангельск

Ключевые слова: водяные клещи, Hydrachnidia, Unionicola, криптические виды, Юго-Восточная Азия

Среди многочисленных представителей рода *Unionicola* встречаются как свободноживущие водные клещи, так и комменсалы или паразиты губок, двустворчатых и брюхоногих моллюсков, а их личинки используют имаго комаров-звонцов для расселения (Edwards, Vidrine 2013; Jones, 1978). Неоднократно сообщалось, что среди этого рода клещей существуют криптические виды (Edwards, Dimock, 1997; Ernsting et al., 2006; Ernsting et al., 2014). Проблема криптических видов стала широко обсуждаться сравнительно недавно, а количество публикаций по этой теме неуклонно возрастает; широко применяется комплексное использование морфометрических и генетических данных (Bickford et al., 2006; Pfingstl et. al., 2019; Pešić et al., 2020). Особый интерес для оценки биоразнообразия гидрахнид представляет Юго-Восточная Азия. Было показано, что в местных водоемах наблюдается высокий уровень биоразнообразия и эндемизма хозяев *Unionicola* – моллюсков семейства Unionidae (Bolotov et al., 2017; 2018). В результате проведённых генетических и морфологических исследований клещей из моллюсков Мьянмы мы выявили несколько клад, представляющих отдельные виды (Chapurina et al. 2021). Для описания и определения криптических видов было предложено учитывать значения соотношений морфометрических параметров образцов. В коллекции Российского музея центров биологического разнообразия (РМЦБ) были обнаружены клещи, морфологически сходные с южноазиатским *Unionicola brandti* Vidrine 1985, однако при построении многолокусной филогении на ос-

нове фрагментов генов COI и 28S рРНК оказалось, что они представляют собой как минимум три вида (рис.): нескорректированная COI p-дистанция для каждой клады видового уровня до ближайшего соседа составляла от 14.5 до 16.1%.

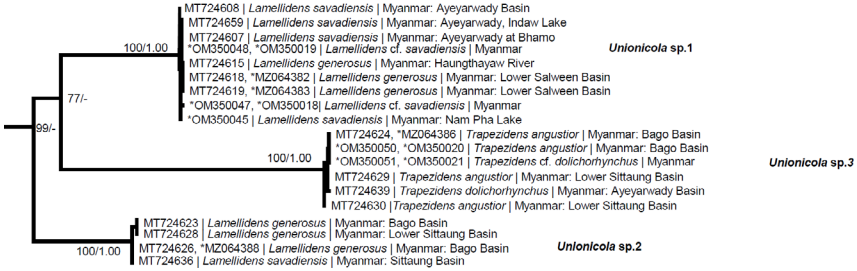


Рисунок. Фрагмент филогенетического дерева, построенного методом максимального правдоподобия (ML) по двум локусам (COI + 28S), содержащий три клады видового уровня. Каждая последовательность содержит информацию: № в GenBank | вид хозяина моллюска | точку сбора образца. Числа рядом с нодами – значения бутстрэп-поддержки и байесовские вероятности BS/BPP.

Цель данного исследования – оценить возможность применения морфометрических параметров для идентификации 3 криптических видов клещей *Unionicola* комплекса «*Unionicola brandti*». Основная гипотеза: соотношения морфометрических параметров криптических видов комплекса «*U. brandti*» применимы для видовой идентификации

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования – клещи *Unionicola* – паразиты моллюсков родов *Lamelllidens* и *Trapezidens* (Unionidae) рек Мьянмы (Иравади, Салуин, Баго, Ситаун). **Объём материала:** для вида №1 выполнили измерения у 6 самок и 5 самцов; для вида № 2 – у 5 самок и 6 самцов; у вида № 3 – у 3 самок и 3 самцов. Как для обоих полов (общая выборка), так и отдельно для самцов и самок измерили 22 морфологических параметра: длину идиосомы (ДИ), ширину генитального поля, длину задней группы коксальных щитков (дЗКЩ); длину сегментов педипальп (П-1–П-4), I (I-Н-1– I-Н-6) и IV(IV-Н-1– IV-Н-6) ходных ног, а также длину 5 и 6 сегментов III ходных ног (III-Н-1– III-Н-6). Для изготовления постоянных препаратов клещей применяли заключающую среду Фора-Берлезе, препараты делали согласно методике, описанной в (Козлов, 2014), с небольшими изменениями. Многофакторный дисперсионный анализ (MANOVA) использовали для проверки 22 измерений морфологических структур. Однофакторный дисперсионный анализ (One-Way-ANOVA) применяли для поиска различий по каждому из 22 параметров отдельно для самцов и для самок. Различия стати-

стически значимых морфологических критериев между тремя видами клещей для каждого пола были оценены с помощью One-Way-ANOVA с апостериорными попарными сравнениями на основе теста Тьюки HSD с использованием программы PAST v. 3.06 (Hammer, 2015).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам анализа было выявлено, что при видовой идентификации трёх видов клещей с использованием промеров ряда морфологических структур, необходимо учитывать половую принадлежность экземпляра (табл. 1). Так у вида 1 все изученные параметры самок крупнее, чем самцов (Wilk's Lambda = 0.00033; $F_{1,9}$= 330.14; p = 0.043). У вида 2 между самцами и самками не обнаружено статистически значимых отличий по всем тестируемым морфологическим структурам (Wilk's Lambda = 0.001; $F_{1,9}$ = 216.9; p = 0.053). Размеры таких структур как дЗКЩ, П-2, П-3, I-H-1 не имеют значимых отличий между полами. Для вида 3 также не обнаружено статистически значимых отличий между самцами и самками в длинах тестируемых морфологических структур (Wilk's Lambda = 0.008; $F_{1,5}$ = 29.9; p = 0.136), при этом только размеры П-2, П-3 значимо не отличаются между полами.

В целом, для самок разных видов обнаружено больше различающихся в длине морфологических параметров (14 из 22), чем для самцов (8 из 22). Для изучаемых видов установлено, что морфологическими структурами, которые значимо отличаются по длине у обоих полов, являются: П-4, I-H-3, I-H-5, I-H-6, IV-H-6, III-H-6 (табл. 2). Морфометрические характеристики, такие как длина сегментов ног и других линейных параметров, широко применяются для определения трудноотличимых видов среди разных групп клещей (Knee et al., 2012; Jagersbacher-Baumann, 2014).

ВЫВОДЫ

Выявлены достоверные различия между криптическими видами при измерении таких параметров как: голень педипальпы, телофемур, голень, лапка первой пары ходных ног, лапка четвёртой пары ходных ног (П-4; I-H-3,5,6; III, IV-H-6). Все три вида значительно отличаются от *U. brandti* по хетотаксии педипальп у самцов и размеру идиосомы и сегментов ног самок. Соотношение линейных размеров выбранных параметров можно использовать при идентификации данных видов клещей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены при поддержке гранта РФФИ №19-35-90085 Аспиранты.

Таблица 1. Результаты анализа One-Way-ANOVA и MANOVA длины морфологических структур трёх криптических видов клещей рода *Unionicola*

Зависимая переменная	Смешанная выборка (оба пола)			Самцы			Самки		
	Сумма квадратов, SS	$F_{2,22}$	p	Сумма квадратов, SS	$F_{2,22}$	p	Сумма квадратов, *SS*	$F_{2,22}$	p
ДИ	169512	6.5	0.006	64838	11.5	0.002	154224	3.3	0.074
ШГП	712	2.4	0.113	344	1.2	0.335	1868	6.1	0.016
дЗКЩ	569	0.7	0.522	592	0.5	0.602	915	1.6	0.253
П-1	158	8.7	0.002	117	7.4	0.009	55	2.7	0.114
П-2	1625	4.2	0.028	1153	3.2	0.078	541	1.3	0.309
П-3	345	1.2	0.313	92	0.2	0.795	371	2.2	0.159
П-4	2577	18.3	0.000	1295	5.7	0.020	1443	27.8	0.000
П-5	52	0.8	0.463	117	1.9	0.203	12	0.2	0.841
I-H-1	204	2.0	0.165	91	0.9	0.448	134	1.3	0.311
I-H-2	579	3.6	0.046	336	1.1	0.361	558	22.6	0.000
I-H-3	2694	16.4	0.000	1719	5.5	0.023	1462	108.0	0.000
I-H-4	2521	5.8	0.009	2210	2.8	0.103	2067	24.8	0.000
I-H-5	6515	14.5	0.000	3743	4.6	0.036	3953	47.7	0.000
I-H-6	3072	56.7	0.000	1515	19.0	0.000	1621	56.9	0.000
IV-H-1	876	3.6	0.044	193	0.6	0.556	862	5.0	0.029
IV-H-2	184	0.8	0.468	576	1.8	0.220	83	0.6	0.563
IV-H-3	760	0.9	0.434	2058	1.4	0.287	1281	4.5	0.037
IV-H-4	6943	3.9	0.035	3079	1.0	0.406	10033	25.8	0.000
IV-H-5	23001	9.6	0.001	6875	1.8	0.215	23022	25.2	0.000
IV-H-6	5565	27.8	0.000	2231	7.5	0.009	3754	36.7	0.000
III-H-5	1229	1.0	0.384	3241	1.6	0.256	5401	15.0	0.001
III-H-6	1283	6.5	0.006	768	3.4	0.070	1389	7.8	0.007
Итого	Wilk's Lambda = 0.000003 $F_{2,22}$=25.7; p=0.038			Wilk's Lambda = 0.0001 $F_{2,22}$=9.0; p=0.104			Wilk's Lambda = 0.0002 $F_{2,22}$=6.8; p=0.135		

Таблица 2. Попарные сравнения методом Тьюки (Tukey's pairwise) длины шести морфологических структур у трех видов клещей

Морфологическая структура	Самцы (M±SE)			Самки (M±SE)		
	Вид1	Вид2	Вид3	Вид1	Вид2	Вид3
ДИ	792.5±13.6a	945.1±29.7b	899.3±11.7b	–	–	–
П-4	109.5±4.8a	119.0±4.8ab	135.8±4.1b	147.7±1.5a	145.0±1.1a	171.0±5.7b
I-H-3.	144.6±3.7a	158.9±6.7ab	174.6±4.1b	200.7±0.7a	194.4±1.4b	221.8±2.0c
I-H-4	–	–	–	281.3±2.6a	268.5±3.5b	301.7±1.0c
I-H-5	204.0±5.7a	224.3±9.9ab	248.4±12.1b	288.2±3.1a	276.7±2.2a	322.0±3.6b
I-H-6	115.8±2.5a	119.5±3.2a	142.9±0.8b	138.9±1.9a	133.7±1.1a	162.2±2.1b
IV-H-6	302.0±5.6a	297.7±5.3a	330.0±5.6b	363.2±1.4a	339.0±3.4b	382.4±6.7c
III-H-6	204.0±4.9a	212.0±4.2ab	224.2±6.2b	249.0±2.4a	230.6±6.1b	254.6±2.5a

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Bickford D., Lohman D.J., Sodhi N.S. et al. Cryptic species as a window on diversity and conservation // Trends in Ecology and Evolution. 2006. Vol. 22. P. 148–155.

Bolotov I.N., Kondakov A.V., Vikhrev I.V. et al. Ancient river inference explains exceptional oriental freshwater mussel radiations // Scientific Reports. 2017. № 7. P. 10–14.

Bolotov I.N., Pfeiffer J.M., Konopleva E.S. et al. A new genus and tribe of freshwater mussel (Unionidae) from Southeast Asia // Scientific Reports. 2018. Vol. 8. № 1. P. 1–12.

Chapurina Y.E., Bolotov I.N., Vidrine M.F. et al. Taxonomic richness and host range of tropical Asian mussel-associated mite assemblages (Acari: Unionicolidae) with a description of a new subgenus and species of parasitic mite from freshwater pearl mussels (Unionida: Margaritiferidae) // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 2021. Vol. 59. № 3. P. 613–634.

Edwards D.D., Dimock R.V. Genetic differentiation between Unionicola formosa and U. foili (Acari: Unionicolidae): cryptic species of molluscan symbionts // Invertebrate Biology. 1997. Vol. 116. № 2. P. 124–133.

Edwards D.D, Vidrine M.F. Mites of freshwater mollusks. Eunice: Malcolm F. Vidrine, 2013. 336 pp.

Ernsting B.R., Edwards D.D., Vidrine M.F. et al. Phylogenetic relationships among species of the subgenus Parasitatax (Acari: Unionicolidae: Unionicola) based on DNA sequence of the mitochondrial cytochrome oxidase i gene // International Journal of Acarology. 2006. Vol. 32. № 2. P. 195–202.

Ernsting B.R., Edwards D.D., Timbrook T.A. et al. Preliminary evidence of cryptic species among host-associated populations of *Unionicola hoesei*

(Acari: Unionicolidae) // International Journal of Acarology. 2014. Vol. 40. № 4. P. 358–365.

Hammer Ø. PAST: Paleontological Statistics Version 3.06: Reference manual. Finland: Natural History Museum University of Oslo, 2015. 225 pp.

Jagersbacher-Baumann, J. Species differentiation of scutacarid mites (Heterostigmatina) using multivariate morphometric methods // Experimental and applied acarology. 2014. Vol. 62. № 3. P. 279–292.

Jones R.K.H. Parasitism by *Unionicola spp*. larvae on chironomids // Hydrobiologia. 1978. Vol. 60. № 1. P. 81–87.

Knee W., Beaulieu F., Skevington J.H. et al. Species boundaries and host range of tortoise mites (Uropodoidea) phoretic on bark beetles (Scolytinae), using morphometric and molecular markers // PLoS ONE. 2012. Vol. 7. № 10. P. 1–15.

Pešić V., Jovanović M., Manović A. et al. Molecular evidence for two new species of the Hygrobates fluviatilis-complex from the Balkan Peninsula (Acariformes, Hydrachnidia, Hygrobatidae) // Systematic and Applied Acarology. 2020. Vol. 25. № 9. P. 1702–1719.

Pfingstl T., Baumann J., Lienhard A. The Caribbean enigma: the presence of unusual cryptic diversity in intertidal mites (Arachnida, Acari, Oribatida) //Organisms Diversity & Evolution. 2019. Vol. 19. № 4. P. 609-623.

Козлов С.А. Вертикальное распределение микроартропод в почве на участке «Автодорога-Тундра» в Ямало-Ненецком автономном округе // Современные проблемы науки и образования. 2014. № 3. С. 632–632.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-153-158

Оценка экотоксичности сельскохозяйственных препаратов с помощью бактерий

Е.Р. Чернышенко, Т.Н. Ажогина, М.А. Сазыкина

Южный Федеральный Университет, г. Ростов-на-Дону

Ключевые слова: пестициды, экотоксичность, мутагенез, рифампицин

По мере развития сельского хозяйства все актуальнее становится проблема защиты сельскохозяйственной продукции от болезней и вредителей, которые создают риски снижения количества потенциального урожая. Один из способов снижения потерь сельскохозяйственной продукции заключается в использовании различных пестицидов. Их длительное применение приводит к значительному загрязнению окружающей среды и продуктов питания, что представляет серьезную угрозу для здоровья населения.

Для адекватной оценки негативного воздействия пестицидов, перед началом их масштабного использования, необходимо рассматривать все аспекты их влияния на окружающую среду и ее обитателей. Важной составной частью экотоксикологической оценки пестицидов является исследование их потенциальной мутагенной активности. В настоящее время активно используется тест, в котором показателем мутагенной активности вещества является частота возникновения рифампицин-устойчивых бактерий – *rif*-мутантов (Jatsenko, 2010). Устойчивость в основном обусловлена хромосомными мутациями в гене rpoB, кодирующем β-цепь РНК-полимеразы.

Цель работы: определить экотоксикологическую активность 5 пестицидов («Цериакс Плюс», «Фаскорд», «Бенито», «Био-Дон 10» и «Флексом») с использованием метода образования rif-мутантов. «Цериакс Плюс» представляет собой фунгицид, действующими веществами которого являются пираклостробин, эпоксиконазол и флуксапироксад. Он подавляет первоначальный рост мицелия и предупреждает спорообразование (Basf). «Фаскорд» – контактно-кишечный инсектицид отечественного производства. «Бенито» – высокоэффективный контактный послевсходовый гербицид для подавления роста однолетних двудольных сорняков в посевах сои и гороха (AgroXXI). Препарат «Био-Дон 10» подавляет развитие болезнетворных микроорганизмов и восстанавливает структуру почвы (Biodon). «Флексом» используется для усиления действия средств защиты растений и дополнительной стимуляции их дальнейшего развития (Gumat).

Для проверки статистических гипотез был рассчитан t-критерий Стьюдента ($p < 0.05$). Результаты тестирования представлены в таблице.

Таблица. Влияние препаратов на частоту образования rif-мутантов

Препараты	Концентрация, %					
	1	0.1	0.01	0.001	0.0001	0.00001
Фаскорд			↑*			↑*
Цериакс Плюс		↑*	↓*		↑*	↓*
Био-Дон 10	↑*	↑*		↓*		↓*
Бенито			↓*			
Флексом	↓*	↓*	↓*	↓*	↓*	↓*

Примечание. * – отличия от контроля статистически значимы (p <0.05).

Исследованные пестициды стимулируют возникновение rif-устойчивых микроорганизмов: препараты «Фаскорд» в концентрациях 0.01 и 0.00001% (p <0.05), «Цериакс Плюс» в концентрациях 0.1 и 0.0001% (p <0.05), «Био-Дон 10» в концентрациях 1 и 0.1% (p <0.05). Снижают частоту образования *rif*-мутантов препараты «Бенито» 0.01%, «Цериакс Плюс» в концентрациях 0.01 и 0.00001% (p <0.05), «Био-Дон 10» в концентрациях 0.00001 и 0.001% (p <0.05), а также препарат «Флексом» во всех исследуемых концентрациях.

Таким образом, при исследовании 5 препаратов, используемых для борьбы с вредителями сельскохозяйственных растений, установлено, что препарат «Фаскорд» обладает мутагенной активностью. Препараты «Био-Дон 10» и «Цериакс Плюс» в различных концентрациях способны как подавлять, так и повышать частоту образования *rif*-мутантов. «Флексом» и «Бенито» снижают частоту образования устойчивых к рифампицину бактерий, что может быть связано с повышением интенсивности репарации ДНК в присутствии препарата.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ в рамках государственного задания № 0852-2020-0029.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

AgroXXI: [сайт]. URL: https://clck.ru/sK4d5 (дата обращения: 07.06.2022)

AgroXXI: [сайт. URL: https://www.agroxxi.ru/goshandbook/prep/faskord-ke-3.html (дата обращения: 07.06.2022)

Basf: [сайт]. URL: https://www.agro.basf.ru/ru/Products/Overview/Фунгициды/ЦЕРИАКС-ПЛЮС.html/ (дата обращения: 07.06.2022)

Biodon: [сайт]. URL: https://biodon24.ru/ (дата обращения: 07.06.22)

Gumat: [сайт]. URL: https://gumat.ru/pages/publikatsii/preimuschestva-primeneniya-bakovyh-smesey-gumata-kaliya-zhidkogo-torfyanogo-gruppy-kompaniy-fleksom-s-pestitsidami.html (дата обращения: 07.06.2022)

Jatsenko T., Tover A., Tegova R., Kivisaar M. Molecular characterization of Rifr mutations in *Pseudomonas aeruginosa* and *Pseudomonas putida* // Journal Mutation Research. 2010. Vol. 683. P. 106–114.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-159-160

«Память о стрессе» у подорожника большого из зон радиоактивного и химического загрязнения

Н.С. Шималина

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: трансгенерационные эффекты, Plantago major, радиоактивное загрязнение, тяжелые металлы, пролонгированное воздействие

В ряде исследований показано, что некоторые особенности растений, возникшие в ответ на абиотический стресс, способны передаваться последующим поколениям после прекращения неблагоприятного воздействия (Bruce et al., 2007; Boyko, Kovalchuk, 2011; Pozolotina et al., 2012). Влияние ионизирующих излучений и тяжелых металлов на растения изучено достаточно хорошо (Титов и др., 2014; Esnault et al., 2010; Caplin, Willey, 2018; Zvereva et al., 2010), но работ, в которых рассматриваются трансгенерационные эффекты после прекращения воздействия этих факторов на природные популяции растений, недостаточно.

Цель работы – оценка трансгенерационных эффектов у подорожника большого (*Plantago major* L.) из зон радиоактивного и химического загрязнения в двух поколениях после снятия хронического техногенного стресса. Для достижения цели были выполнены следующие **задачи**: 1) из семян *P. major*, собранных непосредственно в зонах загрязнения и на фоновой территории (F_1-поколение), в течение 2 лет в условиях «чистого» агрофона получены семена F_2 и F_3 поколений; 2) в лабораторном эксперименте оценены жизнеспособность семенного потомства F_1, F_2 и F_3 поколений подорожника из разных зон; 3) у полученных в ходе эксперимента проростков определены содержание малонового диальдегида (маркер окислительного стресса) и активность супероксиддисмутазы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве объекта исследования выбран подорожник большой (*Plantago major* L.) – многолетнее травянистое поликарпическое растение из семейства Plantaginaceae Juss. Вид ветроопыляемый и самосовместимый, с высокой долей самоопыления (Van Dijk, Van Delden, 1981).

Смесь семян F_1-поколения собирали с 40–50 растений подорожника (Р-поколение), растущих непосредственно в двух импактных зонах: Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС) и зона влияния Карабашского медеплавильного завода (КМЗ). ВУРС сформировался в результате взрыва емкости с радиоактивными отходами на ПО "Маяк" в 1957 г. Реперный радионуклид – Sr-90. Мощности поглощенных доз материнских растений, растущих на участках ВУРС-10 и ВУРС-5, составляли 73.1 и 157.1 мкГр/ч соответственно (Karimullina et al., 2018). Карабашский медеплавильный завод начал работу в 1910 г., основные выбросы: сернистый ангидрид и пыль с сорбированными тяжелыми металлами. Индексы токсической нагрузки на участках КМЗ-8 и КМЗ-1 достигали 13.8 и 41.8 (Шималина и др., 2017). Две фоновые площадки (рис. 1) были выбраны вне зон техногенного загрязнения (средняя фоновая мощность поглощенной дозы равна 0.1086 мкГр/ч, фоновое значение индекса токсической нагрузки равно единице).

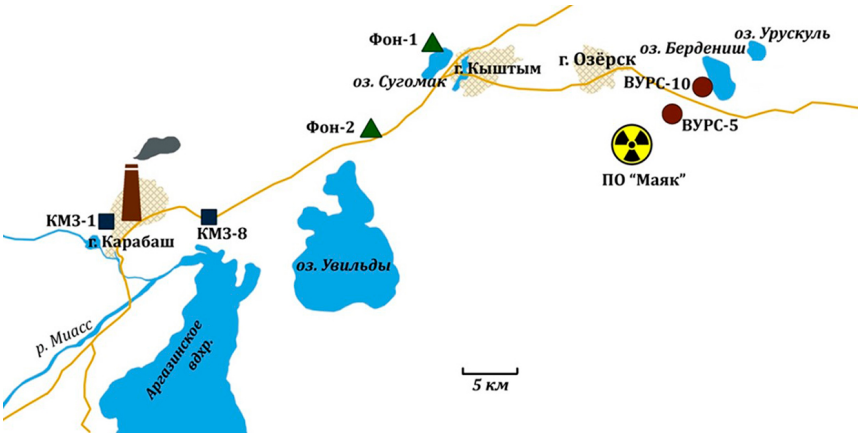


Рисунок 1. Карта-схема участков исследования. Цифры в названиях импактных участков соответствуют расстояниям от источника загрязнения.

Для получения семян F_2-поколения растения F_1-поколения выращивали на опытных площадках Биофизической станции ИЭРиЖ (г. Заречный) с апреля по август (по 25 растений из каждой выборки). Для исключения перекрестного опыления на соцветия надевали колпаки из мельничного газа. В конце августа собирали смесь семян. На следующий год на этих же площадках культивировали растения F_2-поколения для получения семенного потомства F_3-поколения. Семена хранили в холодильнике при температуре +4 °С.

На следующий год в лабораторных условиях семена всех трех поколений *P. major* проращивали методом рулонной культуры при

t = 24 °C, 12-часовом фотопериоде в течение 21 суток. К этому сроку у контрольных проростков уже развиваются настоящие листья. Жизнеспособность семян оценивали по двум критериям: 1) выживаемость проростков на стадии листообразования; 2) длина корней. Полученные проростки замораживали в жидком азоте и хранили при t = –80 °C.

Для проведения биохимических анализов замороженные проростки гомогенизировали на холоде в 1.5 мл экстрагирующего буферного раствора 0.1 М трис-HCl (pH = 7.8), содержащем 15 мкМ MgCl2 (6H2O) и 4.5 мкМ Na-ЭДТА, гомогенат центрифугировали при t = +4 °C в течение 20 минут при 13000 об./мин. В полученном супернатанте определяли содержание белка, малонового диальдегида (MDA), который образуется при деградации полиненасыщенных жиров активными формами кислорода и служит маркером оксидативного стресса, и активность фермента антиоксидантной защиты супероксиддисмутазы (SOD). Для определения содержания MDA использовали реакционную среду, состоящую из раствора трихлоруксусной и тиобарбитуровой кислот. Расчет производили с учетом коэффициента экстинкции окрашенного триметинового комплекса (1.56×10^5 $М^{-1}\times см^{-1}$) по изменению оптической плотности при длине волны 532 нм (Buege, Aust, 1978). Активность супероксиддисмутазы (SOD, EC 1.15.1.1) измеряли при длине волны 560 нм с использованием нитросинего тетразолия и рибофлавина (Giannopolitis, Ries, 1977). Активность фермента нормализовали относительно содержания белка в полученном супернатанте, которое определяли в ходе качественной реакции с красителем Coomassie Brilliant Blue G250 по методу Брэдфорда (Kruger, 2002). Измерения оптической плотности растворов осуществляли на микропланшетном спектрофотометре SpectraMax Plus 384 (Molecular Devices, USA).

Статистические гипотезы проверяли U-тестом Манна-Уитни. Расчеты проводили в программе STATISTICA 10.0 (StatSoft Inc., 2011).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты оценки жизнеспособности проростков подорожника в трех поколениях из разных зон приведены на рис. 2. Сниженная выживаемость отмечена в выборках из зоны химического загрязнения в F_1-поколении: в КМЗ-8 по сравнению с объединенной выборкой ВУРСа (p = 0.003), а в КМЗ-1 по сравнению с выборками ВУРСа и фоновыми (p = 0.003). Выживаемость объединенной выборки ВУРСа не отличалась от фонового значения (p = 0.064). В F_2-поколении обе выборки КМЗ не отличались по выживаемости от объединенной фоновой выборки (p = 0.198–0.141). Можно предположить, что снижение выживаемости обусловлено прямым токсическим воздействием ТМ во время формирования семян. Подобный результат наблюдался

у *Taraxacum officinale* при оценке последствий длительного воздействия ТМ: жизнеспособность семян, собранных в природных ценопопуляциях из зоны влияния Нижнетагильского металлургического комбината была снижена, но качество семян следующего поколения, выращенного на «чистом» агрофоне было высоким (Pozolotina et al. 2012). В выборке ВУРСа в F_2-поколении выживаемость была выше, чем в объединенной фоновой ($p = 0.041$) и КМЗ-1 ($p = 0.014$). В F3-поколении объединенная выборка ВУРСа не отличалась от всех вариантов КМЗ ($p = 0.066–0.075$) и Фон-1 ($p = 0.279$), с выборкой Фон-2 различия значимы ($p = 0.012$). При сравнении выживаемости проростков F3-поколения из зоны КМЗ и фоновой значимые различия отмечены в парах КМЗ-1 – Фон-2 и КМЗ-8 – Фон-1 ($p = 0.012$).

Обобщая результаты, можно заключить, что выживаемость проростков подорожника большого в изученных поколениях менялась в широких пределах и устойчивого сохранения эффектов по этому показателю не прослеживается. Это может быть связано с влиянием погодных условий на формирование семян. Повышенная изменчивость качества семенного потомства была обнаружена и у других видов травянистых растений в зоне ВУРСа, при этом выявлена ключевая роль метеоусловий в формировании семян, а также модификация их влияния под действием хронического облучения (Pozolotina, Antonova, 2017; Антонова, Позолотина, 2020).

Наименьшие значения показателя «длина корня» отмечены выборках из зоны КМЗ во всех поколениях, показаны значимые отличия от выборок из зоны ВУРСа и фоновых ($p <0.001$) (Рис. 2). Аналогичный результат был отмечен нами ранее у F_1 поколения *P. major* из зоны Нижнетагильского металлургического комбината (Позолотина и др., 2016), а также из зоны КМЗ (Шималина и др., 2017). Мета-анализ, основанный на 203 публикациях, показал, что у травянистых растений, произрастающих вблизи промышленных источников загрязнения, часто проявляется угнетение роста корней (Zvereva et al., 2010). Принципиально важно, согласно нашим результатам, что данный эффект сохранился в двух последующих поколениях после снятия токсического воздействия. Так как поступление тяжелых металлов в растение в основном происходит через корневую систему, это вызывает изменение морфологии и анатомии корней (Seregin, Ivanov, 2011). Формирование коротких корней может считать признаком адаптивным к загрязненной ТМ среде. Вероятно, он закрепился в результате отбора устойчивых генотипов и сохраняется в череде поколений после снятия токсического стресса. В пользу предположения о наличии отбора свидетельствует также снижение генетического разнообразия, которое мы наблюдали в популяциях P. major в ближней зоне влияния КМЗ (Shimalina et al., 2020).

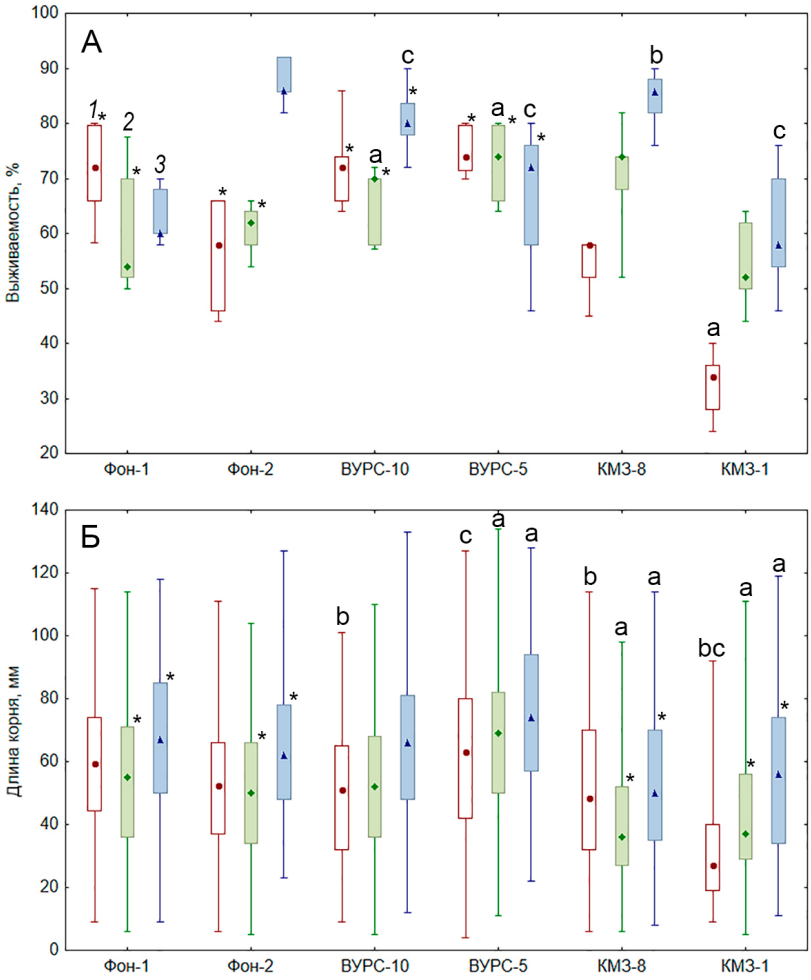


*Рисунок 2. Показатели жизнеспособности семенного потомства P. major в трех поколениях: 1 – F_1-поколение, 2 – F_2-поколение, 3 – F_3-поколение. А – выживаемость проростков, Б – длина корня. Приведены медианы, Q1-Q3 и min-max. * – отсутствие значимых различий внутри зон (U-тест, p>0.05); a – значимые различия по сравнению с объединенной фоновой выборкой; b – значимые различия с Фон-1, c – значимые различия с Фон-2 (U-тест, значения p приведены в тексте). Сравнение показателей проводилось в пределах каждого поколения.*

У потомков растений из наиболее загрязненного участка ВУРС-5 во всех исследованных поколениях отмечена наибольшая длина корней, значимые различия выявлены при сравнении с Фон-2 в F_1-поколении и с объединенной фоновой выборкой в F_2- и F_3-поколениях (p <0.001)

(см. рис. 2). В наших предыдущих исследованиях наблюдалось как угнетение, так и стимулирование роста корней у семенного потомства подорожника из зоны ВУРСа (Позолотина и др., 2016; Шималина и др., 2018). Нестабильность влияния хронического облучения на скорость ростовых процессов также может быть обусловлена факторами нерадиационной природы.

Биохимические характеристики проростков *P. major* F_1-, F_2- и F_3-поколений из разных зон представлены на рис. 3. У проростков F1-поколения в объединенной выборке ВУРСа содержание MDA было повышено по сравнению с фоновой (p=0.004) и КМЗ выборками (p = 0.002), что подтверждает заключение, сделанное в нашей предыдущей работе (Шималина и др., 2018). Подобный адаптивный ответ наблюдался у радиочувствительных видов растений, произрастающих на загрязненной в результате аварии на ЧАЭС зоне: *Pinus sylvestris* (Volkova et al., 2017), а также *Trifolium repens* и *Taraxacum officinale*, однако у радиоустойчивого вида *Aquilegia vulgaris* такого эффекта не наблюдалось (Volkova et al., 2021). У других видов растений из зон радиоактивного загрязнения наблюдалось как снижение (Morozova et al., 2016), так и отсутствие изменений содержание MDA в листьях (Филиппов и др., 2016). В случае проростков из зоны КМЗ, содержание MDA не отличалось от фоновых в F_1-поколении (см рис. 2), что хорошо согласуется с результатами нашей предыдущей работы (Шималина и др., 2017). Повышенное содержание MDA в проростках *P. major* сохранилось в F_2- и в F_3-поколениях из наиболее загрязненного радионуклидами участка ВУРС-5 (МПД=157.1 мкГр/ч). Содержание MDA в проростках КМЗ не отличалось от фоновых во всех поколениях.

Влияние зоны произрастания Р-растений на активность SOD в проростках подорожника оказалось значимым в F_1-, F_2- и F_3-поколениях ($H_{(3;30)}$ = 10.3–13.1; p = 0.004–0.016). Активность фермента была повышена у проростков F1-поколения из зоны ВУРСа, различия значимы с объединенной фоновой выборкой (p = 0.045) и КМЗ-1 (p = 0.043). Ранее нами было показано аналогичное повышение активности SOD у проростков *P. major* из этой зоны (Шималина и др., 2018). У *Stipa capillata*, произрастающего на Семипалатинском испытательном полигоне, также наблюдали увеличение активности SOD, что было ассоциировано с повышением радиорезистентности к острому облучению (Zaka et al., 2002). В F2-поколении повышенная активность фермента сохранилась в выборке ВУРС-5 относительно объединенных выборок КМЗ (p = 0.006) и фоновой (p = 0.006). В F3-поколении наибольшая активность SOD также выявлена в выборке ВУРС-5, однако различия с фоном незначимы из-за большой изменчивости показателя. В выборках из зоны КМЗ по активности SOD не выявлено отличий от контроля, которые бы устойчиво проявлялись в последующих поколениях.

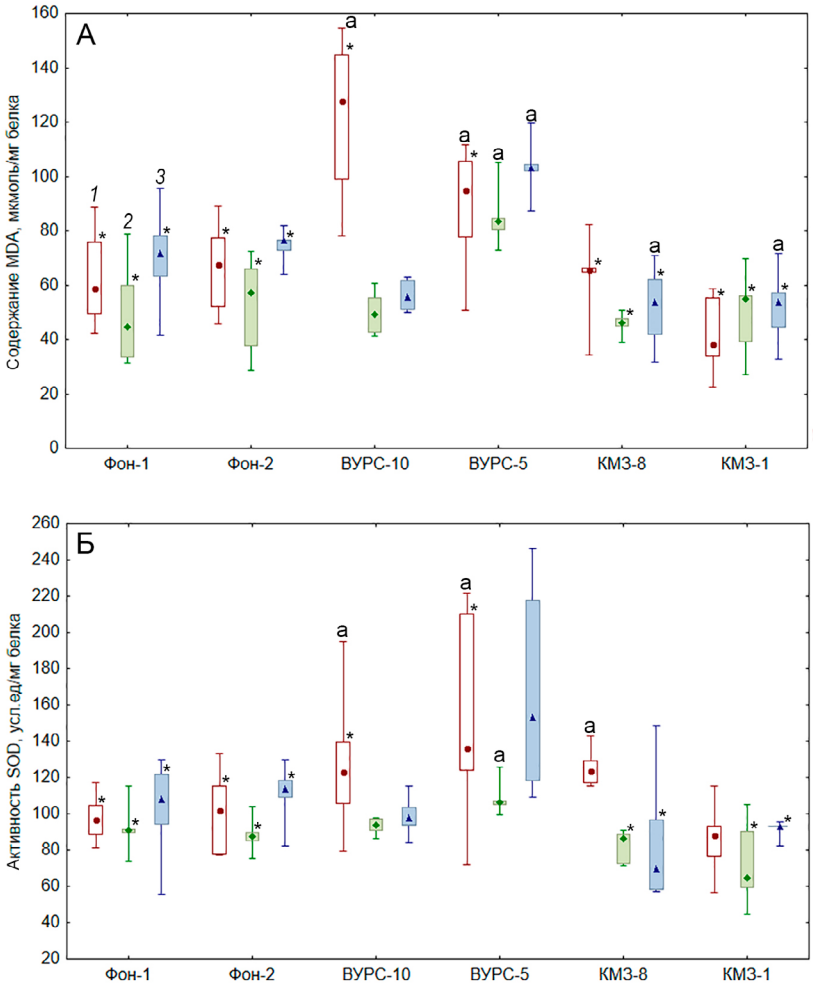


*Рисунок 3. Биохимические характеристики проростков подорожника большого: 1 – F_1-поколение, 2 – F_2-поколение, 3 – F_3-поколение. А – Содержание MDA, Б – активность SOD. Приведены медианы, Q1-Q3 и min-max. * – отсутствие значимых различий внутри зон, (U-тест, p>0.05); a – значимые различия по сравнению с объединенной фоновой выборкой (U-тест, значения p приведены в тексте). Сравнение показателей проводилось в пределах каждого поколения.*

Таким образом, изменения про- и антиоксидантного статуса растений, произрастающих в зоне радиоактивного загрязнения, могут сохраняться в F_2-поколении после снятия стресса, различия начинают нивелироваться в F_3-поколении. Наблюдаемый эффект может быть связан с эпигенетическими механизмами регуляции экспрессии генов,

не затрагивающими последовательности ДНК. Эпигенетические механизмы играют существенную роль в адаптивных ответах растений к различным биотическим и абиотическим стрессовым воздействиям (Ashapkin et al., 2020; Kovalchuk et al., 2004; Horemans et al., 2019). Обнаруженные нами различия в содержании MDA и активности SOD в проростках *P. major* из зон радиоактивного и химического загрязнения свидетельствуют о том, что природа стрессовых факторов имеет первостепенное значение.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выживаемость проростков *P. major* менялась в широких пределах и оказалась неподходящим показателем при оценке трансгенерационных эффектов. В выборках из зоны КМЗ наблюдалось сохранение устойчивого эффекта по морфологическому показателю – длине корней. Полученные данные свидетельствуют о том, что адаптивный ответ растений, сформировавшийся как изменение про- и антиоксидантного статуса в ответ на действие радиационной нагрузки, может сохраняться даже после снятия стресса. Так, повышенное содержание MDA в проростках *P. major* из наиболее загрязненного участка из зоны ВУРСа сохранилось в двух поколениях после прекращения воздействия. Повышенная активность SOD также сохранилась в F_2-поколении в той же выборке ВУРС-5, но в F_3-поколении значимых различий с фоном нет. В выборках из зоны КМЗ по биохимическим показателям не выявлено отличий от контроля, которые бы устойчиво проявлялись в последующих поколениях. Представляет интерес продолжение исследования следующих поколений для оценки «затухания» наблюдаемых эффектов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Анализ жизнеспособности и биохимических показателей проростков *P. major* из зоны ВУРСа, интерпретация данных и написание рукописи выполнены при поддержке Российского научного фонда (грант № 21-74-00038). Сбор семян в зоне ВУРСа и КМЗ, получение семян нескольких поколений, определение уровней токсических нагрузок, анализ образцов из зоны КМЗ проводился в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антонова Е.В., Позолотина В.Н. Межгодовая изменчивость качества семенного потомства пустырника пятилопастного (*Leonurus quinquelobatus*) в условиях хронического облучения // Экология. 2020. № 5. С. 341–353.

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.

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

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.

Филиппов Э.В., Журавская А.Н., Прокопьев И.А., Филиппова Г.В. и др. Влияние радионуклидов урана и тория в системе "грунт–растение" на биохимические характеристики ольховника кустарникового (*Duschekia fruticosa*) // Радиационная биология. Радиоэкология. 2016. Т. 56. № 5. С. 535–541.

Ashapkin V.V., Kutueva L.I., Aleksandrushkina N.I., Vanyushin B.F. Epigenetic Mechanisms of Plant Adaptation to Biotic and Abiotic Stresses // International Journal of Molecular Sciences. 2020. Vol. 21. P. 1–33.

Boyko A., Kovalchuk I. Genome instability and epigenetic modification – heritable responses to environmental stress? // Current opinion in plant biology. 2011. Vol. 14. № 3. P. 260–266.

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

Buege J.A., Aust S.D. Microsomal lipid peroxidation // Methods in Enzymology. 1978. Vol. 52. P. 302–310.

Caplin N., Willey N. Ionizing radiation, higher plants, and radioprotection: from acute high doses to chronic low doses // Frontiers in Plant Science. 2018. Vol. 9. P. 847.

Esnault M.A., Legue F., Chenal C. Ionizing radiation: advances in plant response // Environmental and Experimental Botany. 2010. V. 68. № 3. P. 231–237.

Giannopolitis C.N., Ries S.K. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants // Plant Physiology. 1977. Vol. 59. № 2. P. 309–314.

Horemans N., Spurgeon D.J., Lecomte-Pradines C., Saenen E. et al. Current evidence for a role of epigenetic mechanisms in response to ionizing radiation in an ecotoxicological context // Environmental Pollution. 2019. Vol. 251. P. 469–483.

Karimullina E.M., Mikhailovskaya L.N., Antonova E.V., Pozolotina V.N. Radionuclide uptake and dose assessment of 14 herbaceous species from the East-Ural radioactive trace area using the ERICA Tool // Envoronmental Science and Pollution Research. 2018. Vol. 25. № 14. P. 13975–13987.

Kovalchuk I., Abramov V., Pogribny I., Kovalchuk O. Molecular aspects of plant adaptation to life in the Chernobyl zone // Plant Physiology. 2004. Vol. 135. № 1. P. 357–363.

Kruger N.J. The Bradford Method for Protein Quantitation // The Protein Protocols Handbook. New York: Humana Press, 2002. P. 15–21.

Morozova V.S., Kashparov V.A., Levchuk S.Y., Umanska A.O. The functional state of cellular antioxidant defence system of shoots of Arabidopsis thaliana exposed to the chronic ionizing radiation in the Chornobyl exclusion zone // Ядерна фізика та енергетика. 2016. Т. 17. № 3. С. 302–307.

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. Vol. 21. № 7. P. 1979–1988.

Pozolotina V.N., Antonova E.V. Temporal variability of the quality of Taraxacum officinale seed progeny from the East-Ural Radioactive Trace: is there an interaction between low level radiation and weather conditions? // International Journal of Radiation Biology. 2017. Vol. 93. № 3. P. 330–339.

Seregin I.V., Ivanov V.B. Physiological aspects of cadmium and lead toxic effects on higher plants // Russian journal of plant physiology. 2001. Vol. 48. № 4. P. 523–544.

Shimalina N.S., Antonova E.V., Pozolotina V.N. Genetic polymorphism of Plantago major populations from the radioactive and chemical polluted areas // Environmental pollution. 2020. V. 257. P. 113607.

Van Dijk H., Van Delden W. Genetic variability in Plantago species in relation to their ecology // Theoretical and Applied Genetics. 1981. Vol. 60. № 5. P. 285-290.

Van de Walle J., Horemans N., Saenen E., Van Hees M. et al. Arabidopsis plants exposed to gamma radiation in two successive generations show a different oxidative stress response // Journal of environmental radioactivity. 2016. Vol. 165. P. 270–279.

Volkova P.Y., Geras'kin S.A., Kazakova E.A. Radiation exposure in the remote period after the Chernobyl accident caused oxidative stress and genetic effects in Scots pine populations // Nature Scientific Reports. 2017. Vol. 7. №. 43009. P. 1–9.

Volkova P.Y., Duarte G.T., Kazakova E.A., Makarenko E.S. et al. Radiosensitivity of herbaceous plants to chronic radiation exposure: Field study in the Chernobyl exclusion zone // Science of the Total Environment. 2021. V. 777. P. 146206.

Zaka R., Vandecasteele C.M., Misset M.T. Effects of low chronic doses of ionizing radiation on antioxidant enzymes and G6PDH activities in *Stipa capillata* (Poaceae) // Journal of Experimental Botany. 2002. Vol. 53. № 376. P. 1979–1987.

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. Vol. 18. P. 355–367.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-161-171

Первые результаты исследования качественных форм гумуса в модельных субстратах техногенных поверхностных образований

А.В. Штогрина, Е.А. Коркина

Нижневартовский государственный университет, г. Нижневартовск

Ключевые слова: техногенные поверхностные образования, групповой состав гумуса, депонирование, самовосстановление почвенного плодородия

Для понимания возможностей восстановления почв/субстратов на рекультивированных землях был поставлен модельный эксперимент. Для самовосстановления на десятилетний период были заложены модельные площадки с разным природным субстратом на территории Самотлорского месторождения, которые повторяют специально сконструированные почвоподобные тела, применяемые в технологиях для рекультивации нарушенных земель. Под нарушенными землями понимается перемешивание поверхностных органических и минеральных горизонтов почв, погребение и срезка почвенных горизонтов в результате обустройства нефтегазодобывающих объектов. В результате нарушения целостности почвенного покрова изменяется цикл накопления, преобразования органического вещества, соответственно нарушается цикл углерода.

Основная цель исследования – определение возможностей самовосстановления почвенного плодородия для разных природных субстратов в модельном эксперименте через анализ качественных характеристик гумуса. Основная задача исследования состоит в проверке предположения, что применение песка и олиготрофного торфа является не лучшим субстратом для восстановления нарушенных земель.

Модельные площадки представляли собой ячейки, отсыпанные природными субстратами: песок из гидронамывного карьера (литострат песчаный), смесь торфа и песка (органолитострат), крошка торфа на песок (реплантозём), суглинок аллювиального происхождения (литострат суглинистый). Качественные формы гумуса исследованы по методу В.В. Понамаревой – Т.А. Плотниковой, в модификации Н.Е. Орловой.

По результатам модельного эксперимента можно заключить, что за десятилетний период самовосстановления почвенно-растительного покрова восстановилась естественная растительность, характерная для данного типа местности: *Populus tremula* (L.), *Pinus sylvestris* (L.), *Ledum palustre* (L.), *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Equisetum arvense* (L.). В большинстве случаев на модельных площадках произошло формирование гумусового слаборазвитого горизонта W мощностью от 0.5 до 1 см. Растительность является источником органического вещества в почвах, их состав, процессы трансформации, продукты взаимодействия с минеральной частью почвы влияют на процесс гумификации (Александрова, 1980). Формирование гумусового горизонта свидетельствует о начале восстановления почв (Korkina, Vorobeichik, 2021).

Гумусовый слаборазвитый горизонт хорошо сформировался на пелозёме суглинистом, на псамозёме он сформировался фрагментарно, мощностью около 0.5 см. Торфяные горизонты на органолитострате и реплантозёме поддавались дефляции, что привело к уменьшению органики в целом, на реплантозёме не сформировался гумусовый горизонт, в органолитострате, произошла трансформация органического вещества, что способствовало формированию псамозёма гумусового. Образование качественных форм гумуса способствует образованию устойчивого растительного покрова, что является важным показателем в результате проведения рекультивационных мероприятий (Коркина, 2015). Устойчивость гумуса определяется группами фракций гуминовых кислот (ГК) и фульвокислот (ФК). Суммы фракций ГК и ФК первой группы легко поддаются вымыванию водой. Литострат суглинистый показал наилучшие показатели в накоплении суммы фракций первой группы с 0.1 до 2.9%. Суммы фракций ГК и ФК второй группы устойчивы к микроорганизмам, а также к кислой реакции среды. Вторая группа является наиболее устойчивой группой фракций гумуса. Отмечается высокое содержание углерода в субстратах модельных площадок именно второй группы. За десятилетний период для литострата суглинистого этот показатель с 0.7 увеличился до 1.7%. Суммы фракций ГК и ФК третьей группы показывают связность с глинистыми частицами. Третья группа гумусовых веществ показала нулевые значения в начале эксперимента для литострата песчаного. В пасмозёме через 10 лет наблюдений сумма фракций ГК и ФК третьей группы аккумулировалась до 0.4%. Показатели суммы фракций ГК и ФК третьей группы увеличились во всех самовосстановившихся почвах.

Таким образом, к наиболее устойчивым субстратам, способных быстро сформировать, накопить углерод, относятся пелозём, созданный изначально из суглинистого субстрата, псамозём гумусовый, создан-

ный из смеси песка и торфа, реплантозём, созданный из торфа, литострат песчаный – самый неэффективный субстрат, применяемый в рекультивационных мероприятиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова Л.Н. Органическое вещество почвы и процессы ее трансформации. Л.: Наука: Ленингр. отделение, 1980. 287 с.

Коркина Е.А. Самовосстановление нарушенных техногенезом почв Среднего Приобья. Нижневартовск: Нижневартовский государственный университет, 2015. 158 с.

Korkina I.N., Vorobeichik E.L. Non-typical degraded and regraded humus forms in metal-contaminated areas, or there and back again // Geoderma. Vol. 404. № 115390. P. 1–15.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-172-174

Подбор молекулярно-генетических маркеров для анализа видового разнообразия рода *Ledum* (багульник) на острове Сахалин

Д.Р. Юнусова, М.А. Полежаева

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: Сахалин, Ledum, trnV-ndhC, petB-petD

Остров Сахалин благодаря особенностям климата и географическому положению характеризуется высоким флористическим биоразнообразием. Для данной территории описано четыре вида багульника (рис. A-D): *Ledum palustre* L., *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd., *Ledum hypoleucum* Kom. и *Ledum macrophyllum* Tolm. (Комаров, 1932). Несмотря на отличия в морфологии и экологической приуроченности, которые приводятся в описательных ключах к этим видам, в природе они часто трудноразличимы, в крупных популяциях имеются особи с переходными морфологическими признаками (рис. E). В современной систематике пока не существует общепризнанного взгляда на эти таксоны, а статус видов признается не всеми ботаниками.

Для решения фундаментальных вопросов разграничения видов растений, наряду с методами классической ботаники, активно используется молекулярно-генетический подход. Задачи нашего исследования включали поиск и оптимизацию молекулярно-генетических маркеров хлоропластной ДНК (хпДНК) в соответствии с объектом исследования для анализа видового разнообразия багульников на острове Сахалин.

На первом этапе проводили амплификацию с универсальными праймерами к изменчивым некодирующим фрагментам хпДНК. На втором этапе было проведено секвенирование панели образцов, включающей все виды и контрастную географию отбора – «север-юг». Секвенирование выявило изменчивость в пяти фрагментах: TabCD, *trnV-ndhC* (Shaw J. et al., 2017), K2R-K707, *trnF-trnV* и *petB-petD* (Lohne C., Borsch T., 2005). На данный момент на всем материале (188 образцов) проанализированы 2 фрагмента с помощью ПДРФ-анализа (Полиморфизм Длин Рестриктных Фрагментов): для фрагмента *petB-petD* с рестриктазой *HinfI*, а для фрагмента *trnV-ndhC* – *Tru9I*. Выявлено 8 хп гаплотипов, частоты распределения которых между выборками не позволяют построить межвидовую структуру (рис. F).

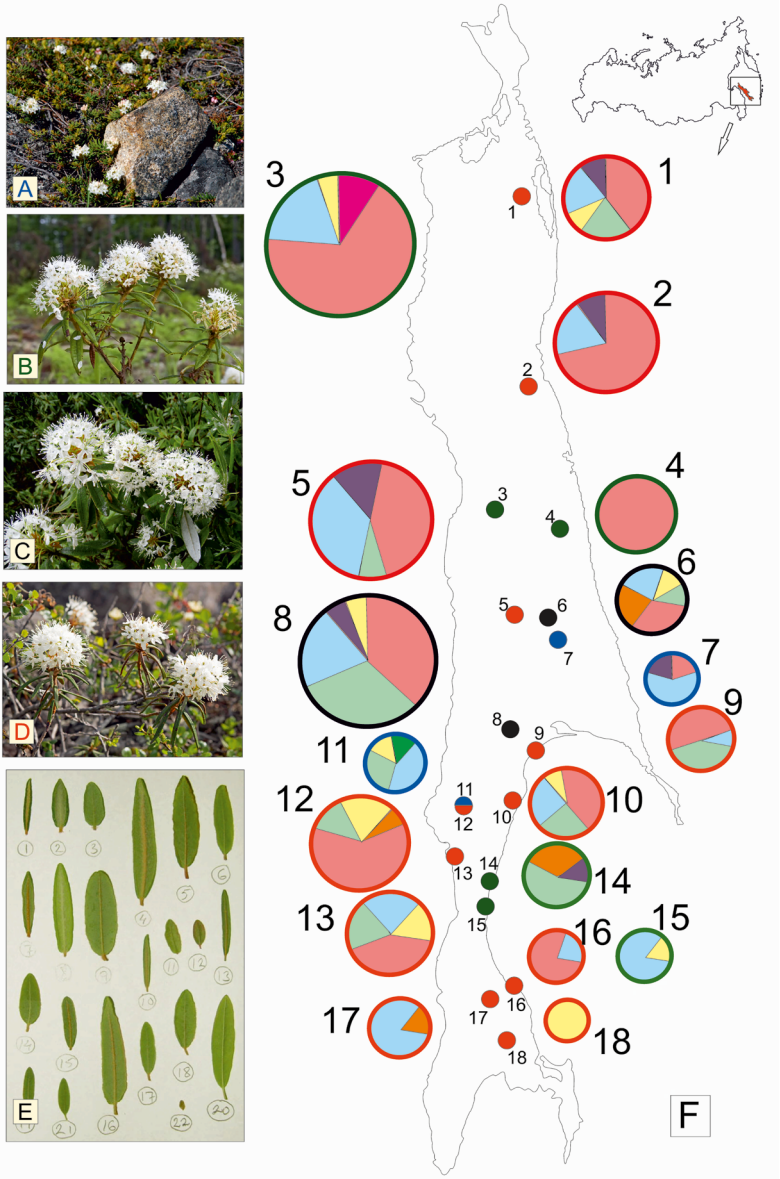


Рисунок. A- L. decumbens, B- L. macrophyllum, C- L. hypoleucum, D- L. palustre, E- пример разнообразия морфологии листьев L. palustre (Kristian Theqvist), F- Карта распространения гаплотипов на основании ПДРФ-анализа хпД-НК; 1-18 выборки; диаметр окружности отражает размер выборки; цвета секторов соответствуют 8 обнаруженным гаплотипам; цвет контура кругов соответствует четырем исследуемым видам.

Показатель гаплотипического разнообразия (H) в выборках варьируется в пределах 0–0.32. Степень генетической дифференциации между популяциями F_{st} = 0.14 (p <0.0001).

На данном этапе работы получены следующие предварительные результаты:

1) Подобраны и адаптированы изменчивые маркеры хпДНК для представителей *Ledum*.
2) Изменчивость последовательностей фрагментов *trnV-ndhC* и *petB-petD* не выявила видоспецифичных гаплотипов, что свидетельствует о недавней диверсификации в роде *Ledum* и активном генетическом потоке между видами.
3) В дальнейшем планируется использовать альтернативный генетический анализ, например анализ ядерной ДНК (ITS, микросателлиты, AFLP), а также включить выборки из соседних регионов в исследование разнообразия багульников. Анализ изменчивости маркеров с контрастным наследованием позволит составить более детальную картину истории происхождения этих видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Сбор материала выполнен в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, проведение молекулярно-генетического анализа поддержано грантом РФФИ № 20-04-00417.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Комаров В.Л. Определитель растений Дальневосточного края. Л.: Издательство АН СССР, 1932. 622 с.

Lohne C., Borsch T. Molecular evolution and phylogenetic utility of the petD group II intron: a case study in basal angiosperms // Molecular Biology and Evolution. 2005. Vol. 22. № 2. P. 317–332.

Shaw J., Lickey E.B., Schilling E.E., Small R.L. Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III // American journal of botany. 2007. Vol. 94. № 3. P. 275–288.

DOI: 10.24412/cl-36986-2022-1-175-177

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие к изданию 3

Влияние пестицидов и минеральных удобрений на
бактериальное сообщество возделываемых почв
Т.Н. Ажогина, М.В. Климова, Ш.К. Карчава, Л.Е. Хмелевцова 5

Абнормальное стачивание передних зубов пещерных медведей Урала
И.Ф. Арасланов, Гимранов Д.О. 8

Динамика разнообразия растительных сообществ на эталонных
площадях Ильменского государственного заповедника
Е.Е. Артеменко 10

Трансформация катионного состава почв под воздействием экзотического
Eisenia nana (Opisthopora, Lumbricidae): полевой эксперимент
К.А. Бабий, С.Ю. Князев, Е.В. Голованова 12

Влияние типа леса на дыхание почвы и лесной подстилки
в районе действия Среднеуральского медеплавильного завода
А.В. Беспалова 20

Экспериментальное использование фиксирующего раствора
«Альдофикс» для сохранения гельминтов грызунов
А.С. Будимиров 26

Филогеографическое положение водяной полевки
(Arvicola amphibius, L. 1758) с территории полуострова Ямал
по данным последовательностей гена cyt b
С.В. Булычева, М.А. Крохалева, Д.С. Пилевич 29

Экотопическая дифференциация амурского чебачка
Pseudorasbora parva в нативном ареале по результатам
морфологического анализа
А.Б. Васёв, А.А. Белоусова, П.Б. Михеев 36

Влияние высоты травянистого покрова и погодных условий
на активность обыкновенной полевки (Microtus arvalis Pallas, 1778)
А.В. Горшколепова, А.С. Будимиров, Е.И. Куваева 40

Способы диссеминации травянистых растений в зарослях инвазивного *Acer negundo*
Д.И. Дубровин 44

Размерные характеристики щечных зубов большого суслика из голоценовых местонахождений Челябинской области и Башкирии
Д.Е. Евтюнина, А.Е. Бачурина 55

Пиявка *Glossiphonia* sp. – вид с самым большим ареалом в Палеарктике
Т.А. Елисеева, О.В. Аксенова, А.В. Кондаков 58

Новые территории – новые знания: на примере филогенетических линий настоящего трутовика на Дальнем Востоке
Е.В. Жуйкова 64

Внутривидовая изменчивость ирисов биоресурсной коллекции Ботанического сада УрО РАН
Н.В. Забоева 70

Влияние катастрофического ветровала на древостои малонарушенных южнотаежных лесов: опыт оценки по дистанционным данным
Н.В. Иванова, А.В. Лебедев, В.Н. Шанин, М.П. Шашков 72

Изменение биомассы дождевых червей Омской области в зональном градиенте
С.Ю. Князев, К.А. Бабий, Е.В. Голованова 82

Фауна крупных млекопитающих из местонахождения Роданово (Прикамье)
К.Ю. Коновалова 87

Влияние особенностей ландшафта на маршруты дальних передвижений мелких млекопитающих
Е.И. Куваева 91

Структура зарослей рябинника рябинолистного *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Braun в лесопарках Екатеринбурга
Ю.А. Липихина 96

Микростациальное распределение наземных членистоногих
в лесах Свердловской области
Д.А. Малых, А.Н. Созонтов 102

Оценка условий для развития растений в загрязненных экосистемах
с помощью тест-растений
Д.А. Молчанова 105

Содержание азота и фосфора в листьях растений разновозрастных золо-
отвалов Среднего Урала
П.С. Некрашевич, А.В. Малахеева, А.Н. Кондратенко, С.А. Черепанов . . .
. 111

Распространение малого пещерного медведя (*Ursus* ex gr. *savini-rossicus*) в
Западной Сибири и прилегающих территориях
М.В. Павлова, Д.О. Гимранов 117

Структура изменчивости хлоропластной ДНК сидячецветных дубов
в Крыму
С.М. Подергина, С.А. Семерикова 124

Выживаемость проростков местных растений под пологом
инвазивного *Acer negundo* в полевом эксперименте
О.С. Рафикова 128

Нейросетевая регрессионная модель для определения потоков
углерода по данным ДЗЗ
А.П. Розанов 136

Таксономический состав представителей герпетофауны
Среднего Урала в начале позднего плейстоцена
(по материалам пещеры Махневская Ледяная)
М.С. Тарасова, Д.О. Гимранов 138

Строение поглощающих корней осок разных экологических групп
Д.Е. Тукова 140

Анализ охотничьего поведения паука-кругопряда
Mangora acalypha (Walckenaer, 1802) (Aranei: Araneidae)
А.Л. Устинова 143

Результаты исследования копролитов гигантской короткомордой гиены *Pachycrocuta brevirostris* (Gervais, 1850) (пещера Таврида, Крым)
Д.Р. Хантемиров, Д.О. Гимранов, А.В. Лавров 145

Климатически обусловленные изменения фитомассы *Betula* spp. Евразии в контексте закона лимитирующего фактора
И.С. Цепордей, В.А. Усольцев 151

Применение морфометрических характеристик для идентификации криптических видов паразитических водных клещей рода *Unionicola* (Hygrobatoidea, Prostigmata) в бассейнах рек Мьянмы
Ю.Е. Чапурина, А.В. Кондаков, Н.А. Зубрий, Е.С. Коноплёва 153

Оценка экотоксичности сельскохозяйственных препаратов с помощью бактерий
Е.Р. Чернышенко, Т.Н. Ажогина, М.А. Сазыкина 159

«Память о стрессе» у подорожника большого из зон радиоактивного и химического загрязнения
Н.С. Шималина 161

Первые результаты исследования качественных форм гумуса в модельных субстратах техногенных поверхностных образований
А.В. Штогрина, Е.А. Коркина 172

Подбор молекулярно-генетических маркеров для анализа видового разнообразия рода *Ledum* (багульник) на острове Сахалин
Д.Р. Юнусова, М.А. Полежаева 175

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

ЭКОЛОГИЯ: ФАКТЫ, ГИПОТЕЗЫ, МОДЕЛИ

Материалы конференции молодых ученых

Редакторы:
Д.О. Гимранов
А.Н. Созонтов
О.Р. Гизуллина
М.С. Тарасова
А.С. Будимиров

Вёрстка и обложка:
А.Н. Созонтов

Подписано в печать 11.11.2022 г.
Формат 60×90; $^{1}/_{16}$
Гарнитура PeterburgC
Печать офсетная
Печатных листов 11,5

Тираж 100 экз.
Заказ 16346

Отпечатано в Рекламном агентстве Reaction
г. Екатеринбург, ул. Первомайская, 77 литер Х, офис 402.