

The background of the cover is a light grey color with faint, semi-transparent silhouettes of various animals, including a crocodile, a chicken, a horse, a pig, and a cow. Overlaid on this is a large, 3D-style illustration of a DNA double helix structure, rendered in shades of orange and brown. The helix is shown in a perspective view, curving across the frame. In the lower right foreground, a portion of a glass petri dish is visible, containing a white, circular agar plate. The overall design is clean and scientific.

**СБОРНИК МАТЕРИАЛОВ
XIII ВСЕРОССИЙСКОГО ПОПУЛЯЦИОННОГО
СЕМИНАРА С МЕЖДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ
ПАМЯТИ Н.В. ГЛОВОА
(К 85-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)**

ПРОБЛЕМЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

ФГАОУ ВО «Российский государственный профессионально-педагогический университет»
(филиал в г. Нижний Тагил), Россия
ФГБОУ ВО «Марийский государственный университет», Россия
ФГБОУ ВО «Уфимский университет науки и технологий», Россия
ФГБУН «Институт экологии растений и животных» Уральского отделения Российской
академии наук, Россия
ФГБУН «Ботанический сад» Уральского отделения Российской академии наук, Россия
Институт ботаники Министерства науки и образования Азербайджанской Республики,
Азербайджан
Самаркандский государственный университет имени Шарафа Рашидова, Узбекистан
Таджикский национальный университет, Таджикистан

СБОРНИК МАТЕРИАЛОВ

**ХIII ВСЕРОССИЙСКОГО ПОПУЛЯЦИОННОГО СЕМИНАРА
С МЕЖДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ
ПАМЯТИ Н.В. ГЛОВОА
(К 85-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)**

ПРОБЛЕМЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

Часть I

Уфа
Аэтерна
2024



Глотов Николай
Васильевич

УДК 574.3
ББК Е0Я431
П 781

П 781 Проблемы популяционной биологии : материалы XIII Всерос. Популяционного семинара с междунар. участием памяти Н. В. Глотова (к 85-летию со дня рождения). Нижний Тагил, 9–11 апреля 2024 г. В 2ч. Ч. I / отв. ред. О. В. Полявина, Т. В. Жуйкова. – Уфа : Аэтерна, 2024. – 276 с.

ISBN 978-5-00249-130-8 ч.1
ISBN 978-5-00249-132-2

Редколлегия:

Полявина О. В., зав. кафедрой естественных наук НТГСПИ (ф) ФГАОУ ВО РГППУ, кандидат биологических наук (отв. ред.);

Жуйкова Т. В., директор НТГСПИ (ф) ФГАОУ ВО РГППУ, доктор биологических наук (отв. ред.).

Рецензент:

Безель В. С., доктор биологических наук, профессор, Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург.

В сборнике представлены материалы XIII Всероссийского Популяционного семинара с международным участием памяти Н. В. Глотова (к 85-летию со дня рождения) : Проблемы популяционной биологии, проходившего на базе Нижнетагильского государственного социально-педагогического института (филиала) ФГАОУ ВО «Российский государственный профессионально-педагогический университет» 9–11 апреля 2024 г. Работы посвящены исследованию современных проблем популяционной биологии: структуре и динамике популяций, устойчивости популяций и сообществ в гетерогенной среде, популяционно-биологической оценке состояния среды, сохранению и рациональному использованию биологических ресурсов, современным методам изучения структуры популяций, а также популяционным исследованиям в образовательном процессе.

Предназначен для биологов, экологов, географов и химиков широкого профиля, аспирантов, магистрантов и студентов естественнонаучных факультетов высших учебных заведений, учителей школ, педагогов дополнительного образования.

УДК 574.3
ББК Е0Я431

ISBN 978-5-00249-130-8 ч.1
ISBN 978-5-00249-132-2

© Нижнетагильский государственный социально-педагогический институт (филиал) ФГАОУ ВО «Российский государственный профессионально-педагогический университет, 2024;

© Коллектив авторов, 2024.

© Аэтерна, 2024.

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Гребенников М. Е.</i> Оцифровка публикаций Николая Васильевича Глотова, публикаций о нем и материалов Всероссийских популяционных семинаров, выполненная на сайте ИЭРиЖ УрО РАН	9
<i>Александров В. В.</i> Анализ демографических спектров в инвентаризации наземных беспозвоночных	15
<i>Андрейчев А. В.</i> Динамика численности популяций мелких млекопитающих в республике Мордовия	19
<i>Антонова Е. В., Позолотина В. Н.</i> Биологические ритмы у растений в условиях радиационного стресса	24
<i>Анциферов А. Л.</i> Луговое сообщество почвенных жесткокрылых (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) в условиях инвазии борщевика Сосновского	26
<i>Арнаутова Г. И.</i> Особенности онтогенеза и возрастной структуры популяций <i>Primula macrocalyx</i> Vge	35
<i>Афанасьева Л. В., Рупышев Ю. А., Харпухаева Т. М.</i> Влияние орографического фактора на распространение, популяционные и ресурсные характеристики <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L	41
<i>Барановская Н. В.</i> Об актуальности изучения организма и надорганизменных систем в условиях техногенной трансформации биосферы	46
<i>Богданов Г. А., Бекмансуров М. В.</i> Астрагал серповидный на северном пределе ареала	54
<i>Большакова А. Д., Зазнобина Н. И.</i> Канцерогенный риск как индикатор загрязнения атмосферного воздуха в мегаполисе (на примере г. Нижний Новгород)	56
<i>Бурканова О. А., Чабовский А. В., Сапельников С. Ф., Сапельникова И. И., Батова О. Н., Скобеев С. В., Савинецкая Л. Е., Шекарова О. Н.</i> Крапчатый суслик (<i>Spermophilus suslicus</i> Güld., 1770) возвращается в Тамбовскую область (организация Центра сохранения и реинтродукции крапчатого суслика в Воронинском заповеднике)	64
<i>Ваганова Е. А., Стариков В. П., Яковлев А. А., Матковский А. В.</i> Половая и возрастная структура популяции алтайского крота <i>Talpa altaica</i> на северной периферии ареала в Западной Сибири	69
<i>Василевская Н. В.</i> Поливариантность репродуктивного развития растений Арктики	75
<i>Васильев А. Г., Васильева И. А.</i> Геометрическая морфометрия и популяционная биология	82
<i>Ведерников К. Е., Бухарина И. Л.</i> Особенности видового состава нарушенных еловых экосистем	91

Вехник В. А., Вехник В. П. Синхронизация размножения дендрофильных грызунов и пиков обилия ресурсов	97
Воробьева И. Г., Бабина Т. В. Пауки (Arachnida, Aranei) государственного природного заповедника «Большая Кокшага» Республики Марий-Эл	106
Глазырина М. А., Лукина Н. В., Филимонова Е. И. <i>Orthilia secunda</i> на нарушенных промышленностью землях (Средний Урал)	110
Горбунова В. Д., Меньшиков С. Л. Химический состав листьев березы и жизненное состояние березовых древостоев в градиенте аэротехногенных выбросов ОАО «Карабашмедь»	119
Гордиенко Т. А., Суходольская Р. А., Вавилов Д. Н., Бакин О. В. Особенности сезонной динамики численности дождевых червей (Oligochaeta, Lumbricidae) в Волжско-Камском заповеднике	122
Григоркина Е. Б., Оленев Г. В., Гизуллина О. Р. Засуха – контрастный фон для реализации популяционных адаптаций	129
Гриценко В. В. Николай Васильевич в Дагестане	134
Гриценко В. В. Жуки листоеды (Coleoptera: Chrysomelidae) как объекты научных и учебных популяционных исследований	141
Груданова П. В., Корчиков Е. С. Онтогенетическая структура ценопопуляций <i>Lactuca quercina</i> L. в Самарской области	147
Гудовских Ю. В., Бушуева Ю. О., Егошина Т. Л., Лугинина Е. А., Сорокина А. А., Ярославцев А. В. Динамика численности <i>Cypripedium calceolus</i> L. на склонах подпойменных террас р. Вятка	156
Давлатов Абдулло О состоянии популяции биоты – <i>Biota orientalis</i> Endl. в резервате «Рамит» южного склона Гиссарского хребта	163
Дупал Т. А. Динамика численности и структура популяции полевки-экономки (<i>Alexandromys oeconotus</i> Pall.) в южной части ареала	170
Егорова Н. Ю., Сулейманова В. Н. Популяционная характеристика <i>Iris sibirica</i> (Iridaceae) в сообществах лугов нижнего течения реки Вятка	175
Ермакова М. В. Особенности формирования структуры естественных и искусственных молодняков сосны Среднего Урала	179
Ефремова А. В., Шадрин Е. Г., Алексеев И. Т. Репродуктивные параметры популяции серой крысы <i>Rattus norvegicus</i> (Berkenhout, 1769) в условиях северного города	184

Жуйкова Т. В. Владимир Иванович Смирнов: роль руководителя Нижнетагильской государственной социально-педагогической академии в развитии экологических исследований на Урале	189
Жукова О. В. Онтогенетическая структура инвазионных ценопопуляций <i>Lupinus polyphyllus</i> Lindl	201
Иброгимова П. К., Чернигова П. И., Шмаков П. Ф., Свинин А. О. Первый случай детекции ранавируса в популяциях рыб в России	205
Ипатов А. В. Численность и групповой состав почвенных микроартропод лесопарка «Сосновая роща» и ГПЗ «Большая Кокшага»	210
Ишмуратова М. М., Ишбирдин А. Р. Зависимость популяционных характеристик <i>Primula macrocalyx</i> Bunge от антропогенного режима	214
Каримзода А. И., Бобокалонов Д. М. Сохранение биоразнообразия на национальном уровне в Республике Таджикистан	222
Ковалева Т. А., Зазнобина Н. И. Роль зеленых насаждений в углеродном регулировании урбоэкосистемы (на примере г. Нижний Новгород)	225
Козырева С. В., Османова Г. О. Использование экспозиций Популяционно-онтогенетического музея и экспонатов Онтогенетического гербария в образовательном процессе	232
Кропачева Ю. Э., Кишняев И. А., Смирнов Н. Г. Успех рахмножения бородатой неясыти (<i>Strix nebulosa</i>) в зависимости от плотности популяции мелких млекопитающих на Среднем Урале	236
Кудрявцев П. П., Гилев А. В. Первичная оценка популяционных характеристик уссурийского полиграфа в южноуральском очаге инвазии	242
Кузнецов Я. О. Мониторинг субпопуляции бродячих собак Октябрьского района города Новосибирск	245
Куликов С. Н., Сеземова В. В., Тристан В. Е. Эхо студенческих лет	248
Кишняев И. А. Динамика популяций: нестационарность и нелинейность, хаос и антихаос, циклы и синхронизация	252
Лукьянова Л. Е., Ухова Н. Л., Городилова Ю. В. Обилие малой бурозубки (<i>Sorex minutus</i> L., 1766) и напочвенных беспозвоночных в отличающихся биотопических условиях заповедной территории Среднего Урала	257

Мамина В. П.

Репродуктивная система мелких млекопитающих в экологическом мониторинге

264

Мацкало Л. Л., Новиков Е. А.

Функциональное разнообразие устойчивых индивидуальных черт узкочерепных полевок при разной относительной численности

268

**ВМЕСТО ПРЕДИСЛОВИЯ
«НА ВСТРЕЧУ XIII ВСЕРОССИЙСКОМУ ПОПУЛЯЦИОННОМУ
СЕМИНАРУ
С МЕЖДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ ПАМЯТИ Н. В. ГЛОТОВА
(К 85-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)»**

**ОЦИФРОВКА ПУБЛИКАЦИЙ НИКОЛАЯ ВАСИЛЬЕВИЧА ГЛОТОВА,
ПУБЛИКАЦИЙ О НЕМ И МАТЕРИАЛОВ ВСЕРОССИЙСКИХ
ПОПУЛЯЦИОННЫХ СЕМИНАРОВ, ВЫПОЛНЕННАЯ НА САЙТЕ
ИЭРиЖ УрО РАН**

*Гребенников М. Е.
Институт экологии растений и животных УрО РАН
г. Екатеринбург, Россия*

Николаю Васильевичу Глотову посвящено несколько разделов сайта Института экологии растений и животных УрО РАН. Так в разделе «История Института» представлены мемориальные страницы «В Институте в разное время работали» сотрудников. В 2016 г. там создана и мемориальная страница «Глов Николай Васильевич» (<https://ipae.uran.ru/memorial/n.v.glotov>) с краткой биографической справкой. С этой страницы есть ссылки на другие разделы: «Публикации о Н. В. Глотове», «Публикации Н. В. Глотова», «Всероссийские популяционные семинары», а также на созданную в 2021 г. памятную страницу (<https://ipae.uran.ru/memorial/n.v.glotov/article> «Памяти Николая Васильевича Глотова»). На последней приведена биография Николая Васильевича, фрагменты воспоминаний, записанных его друзьями, коллегами, учениками (С. И. Ворошилин, В. Л. Семериков, А. Г. Васильев, Л. А. Животовский, В. В. Тараканов), видеозаписи выступлений в ИЭРиЖ в 2009 и 2015 гг. (лекции «О Л. Ф. Семерикове», «Памяти Н. В. Тимофеева-Ресовского» и воспоминания «Н. В. Глов рассказывает»), фотографии разных лет.

Относительно официального трудоустройства Н. В. Глотова в ИЭРиЖ УрО РАН в его биографии указано: «официально работал непродолжительное время (как «совместитель»)). Дополним этот отрезок биографии Николая Васильевича точными данными, взятыми из его личной карточки, сохранившейся в отделе кадров Института: принят на работу – 6.03.1995 в лабораторию Популяционной экологии растений старшим научным сотрудником 15 разряда, на двухчасовой рабочий день, а с 1.06.1995 на четырехчасовой рабочий день,

Дата	Цех (отдел), участок	Профессия (должность)	Разряд (оклад)	Основание	Подпись владельца трудовой книжки
1	2	3	4	5	6
06.03.95	Лаб. попул.	ст. н. с. 15 р.	164500	21-10-91 10.03.95	Гребенников
01.06.95	" - "	ст. н. с. 15 р.	214500	10.03.95	
		ст. н. с. 15 р.		06.06.95	
01.01-31.12.96	" - "	" - "		10.03.95	04.01.96
01.01-31.12.97	" - "	" - "		10.03.95	14.01.97

уволен – 31.12.1997. Таким образом, как «совместить» он проработал в Институте 2 года и 10 месяцев.

В 2021 г. администрацией ИЭРиЖ, в лице Е. Л. Воробейчика (в то время заместителя директора института и куратора электронного архива научных публикаций (ЭАНП)), была поставлена задача по оцифровке научного наследия Николая Васильевича в рамках подготовки к юбилею и увековечению его памяти. Были созданы соответствующие разделы сайта: «Публикации Н. В. Глотова» и «Публикации о Н. В. Глотове». Позднее был добавлен раздел «Всероссийские популяционные семинары».

Каждая из этих трех страниц состоит из расположенных в хронологическом и алфавитном порядках (по названию работ – для публикаций Н. В. Глотова; по авторам/названиям источников – для остальных) карточек, на которых указан номер объекта ЭАНП и приведено его библиографическое описание, а при необходимости, примечание. Там же расположены ссылки для скачивания файла (файлов) электронной версии (имя файла состоит из: «номера ЭАНП_года издания») и, если имеются, ссылки на сетевые ресурсы. При оцифровке в каждую работу (не монографического характера), помимо собственно страниц с авторским текстом, по возможности, включены страницы с информацией, позволяющей наиболее точно составить библиографическое описание данного источника (титул, оборот титула, в некоторых случаях обложка). Публикации статей представлены файлами формата .pdf, монографии в формате .djvu или в обоих форматах.

Работа по оцифровке продолжалась до открытия XIII Всероссийского популяционного семинара (о ее результатах было доложено в первый день работы семинара на мемориальной сессии) и



после. Последние объекты ЭАНП были созданы параллельно с подготовкой рукописи данного сообщения.

ПУБЛИКАЦИИ Н. В. ГЛОТОВА

По состоянию на 10 сентября 2024 г. на странице «Публикации Н. В. Глотова» (<https://ipae.uran.ru/memorial/n.v.glotov/publications>) размещены 262 объекта ЭАНП, общим объемом 4703 эл. страниц. Публикации с 1964 по 2019 гг., обложки первых публикаций 1964 и 1965 гг. в верхнем ряду рисунка. Полный список всех объектов, размещенных на данной странице, приведен в конце данного сборника на стр. 275-299 (Часть II) (составители: Братцева И. В., Гребенников М. Е.).

Во ходе данной работы были уточнены ранее опубликованные списки, библиографические описания стали более полными, выявлены новые работы (ЭАНП №№ 1399-112, 4882, 4883, 4885, 4891, 4894, 4895, 5838-198). Но, по состоянию на момент верстки данного сборника, осталось не найденными еще 28 публикаций.

Следует отметить, что количество объектов ЭАНП не тождественно количеству работ, т.к. переводные на английский язык версии журналов имеют свои отдельные библиографические описания и номера в ЭАНП (всего 17 таких статей: журнал «Экология» – 13 статей и по одной статье в журналах «Генетика», «Онтогенез», «Доклады Академии наук», «Журнал экологической химии»). Кроме того, в список включены и электронные ресурсы с авторством Николая Васильевича: компьютерная программы (ЭАНП № 4835), публикации на сайтах и в сетевых издательствах (№№ 4700, 4704, 4837), видеозаписи лекций и воспоминаний (№№ 4826, 4825, 4993). В работы включены также и переводы статей, выполненные автором – 7 объектов ЭАНП (№№ 1183-203, 1183-263, 1193-060, 1193-075, 1353-281, 4768).

Хотелось выразить глубокую благодарность всем оказавшим помощь и принимавшим участие в этой работе: Ю. Г. Суетиной и А. Б. Трубянову (Марийский ГУ) за предоставленные электронные версии изданий; особо ценные и редкие публикации были обнаружены в личном архиве Николая Васильевича, который был любезно передан нам Ю. Г. Суетиной и доставлен в Екатеринбург О. Е. Сушенцовым (Ботанический сад УрО РАН); Э. Р. Волчковой (Областная универсальная научная библиотека им. В. Г. Белинского, г. Екатеринбург) за помощь в поиске работ и возможность их оцифровки; М. В. Винарскому (СПбГУ) за оцифровку работ из библиотек «северной» столицы; Ю. А. Давыдовой и А. И. Ермакову (ИЭРиЖ УрО РАН) за предоставленные издания из своих личных библиотек. Работа по оцифровке не могла быть выполнена без постоянной поддержки и помощи сотрудников библиотеки ИЭРиЖ, особенно, главного библиографа И. В. Братцевой.

ПУБЛИКАЦИИ О Н. В. ГЛОТОВЕ

На странице «Публикации о Н. В. Глотова» (https://ipae.uran.ru/library/publications_pdf/about_Glotov) расположено 72

объекта ЭАНП общим объемом 4337 эл. страниц. Издания охватывают период с 1975 по 2023 гг. Для электронных ресурсов (18 объектов), кроме того, приведены ссылки на сетевые ресурсы (сайты ИЭРиЖ УрО РАН, Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского, Марийского государственного университета, Государственного природного заповедника «Большая Кокшага» и др.), но также сделаны файлы .pdf формата, копирующие информацию сетевых ресурсов.

Представлены электронные версии книг и отдельных статей, посвященных Николаю Васильевичу, которые освещают его научную и общественную деятельность, воспоминания коллег и учеников, статьи в справочных изданиях и энциклопедиях, рецензии на его монографии, воспоминания самого Николая Васильевича. В изданиях Марийского госуниверситета отмечается его деятельность как преподавателя, научного руководителя и заведующего кафедрой. Часть публикаций, где есть упоминание и Николае Васильевиче, связана с его учителем Н. В. Тимофеевым-Ресовским.

Оцифровка работ последнего и публикаций о нем, также ведется в ИЭРиЖ (страницы сайта: <https://ipae.uran.ru/memorial/n.v.timofeev-resovskiy/publications>;

https://ipae.uran.ru/library/publications_pdf/about_Timofeev-Resovsky).

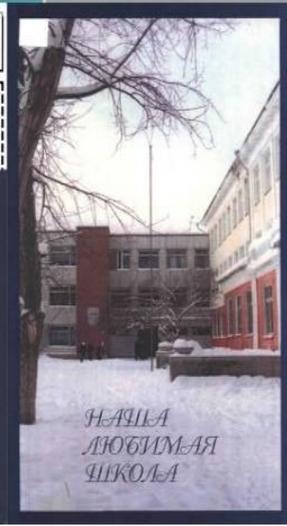
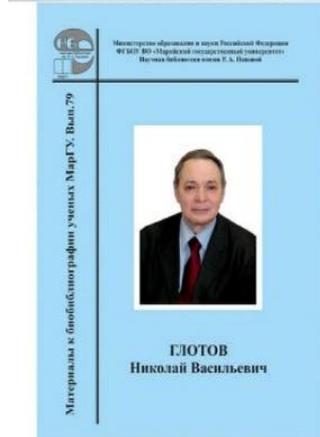
Особо надо отметить биобиблиографический указатель 2017 г., электронная версия которого размещена под номером 4890 ЭАНП (Глотов Николай Васильевич: биобиблиографический указатель / сост.: Ю. Г. Суетина, Т. В. Архипова; науч. ред. и отв. за вып. И. О. Безденежных. – Йошкар-Ола, 2017. – 122 с.).



ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО ОБРАЗОВАНИЮ
ГОУВПО «МАРИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
МУЗЕЙ ИСТОРИИ МАРИЙСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

МУЗЕЙНЫЙ ВЕСТНИК
МАРИЙСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО
УНИВЕРСИТЕТА
Выпуск 4

Йошкар-Ола, 2010



МАТЕРИАЛЫ ВСЕРОССИЙСКИХ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СЕМИНАРОВ

Традиция проведения Всероссийских популяционных семинаров была заложена в Марийском государственном университете в 1997 г.: первые три семинара проводились в г. Йошкар-Оле (в 1997, 1998 и 2000 гг.). Далее эстафету принимали разные города страны: Москва (2001 г.), Казань (2001 г.), Нижний Тагил (2002 г.), Сыктывкар (2004 г.), Нижний Новгород (2005 г.), Уфа (2006 г.), Ижевск (2008 г.) и Тольятти (2015 г.). Двенадцатый семинар вернулся в Йошкар-Олу и, к сожалению, был уже посвящен памяти доктора биологических наук, Почетного работника высшего профессионального образования РФ, действительного члена РАЕН, Почетного профессора Марийского ГУ – Николая Васильевича Глотова, который был одним из основателей популяционных семинаров, их идейным вдохновителем и организатором.

Материалы всех двенадцати семинаров размещены на странице «Всероссийские популяционные семинары»

(https://ipae.uran.ru/library/publications_pdf/sborniki/population_seminars).

Страница находится в общей структуре ЭАНП (https://ipae.uran.ru/publications_pdf, в разделе «Сборники»), на нее также есть



ссылка на мемориальной странице («История Института», «Глотов Николай Васильевич»). Всего на странице размещены 23 объекта ЭАПН (№№ 1400-1418 и 1425-1428), из них 17 были оцифрованы нами, общий объем составляет 5774 эл. страниц. Это сборники материалов семинаров и выпуски некоторых периодических изданий (журналы «Экология» и «Онтогенез», а также «Ученые записки Нижнетагильской государственной социально-педагогической академии» и «Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского»), в которых были опубликованы доклады участников семинаров. Полный список всех объектов, размещенных на странице «Всероссийские популяционные семинары», приведен в конце данного сборника на стр. 300 (Часть II).

Выражаем благодарность за помощь в данной работе: М. В. Винарскому (СПбГУ) за сканирования выпусков журнала «Онтогенез» и Ю. А. Давыдовой (ИЭРиЖ УрО РАН) за переданный в библиотеку сборник VII-го семинара.

Александр В. В.
ГБУ КО «Дирекция парков»
г. Калуга, Россия

АНАЛИЗ ДЕМОГРАФИЧЕСКИХ СПЕКТРОВ В ИНВЕНТАРИЗАЦИИ НАЗЕМНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Полнота реализации жизненного цикла – основной показатель значимости точки находки в качестве местообитания вида. При учете наземных беспозвоночных почвенными ловушками и кошением целесообразно выявлять простейшие демографические характеристики, свидетельствующие о полноценности обнаруженной группировки особей. Перспективы такой работы обсуждаются по отношению к напочвенным жесткокрылым, паукообразным, мокрицам, прямокрылым.

Ключевые слова: жизненный цикл, демографический спектр, локальная популяция, жилые местообитания, список видов, личинки, жесткокрылые, прямокрылые, мокрицы, почвенные ловушки.

Aleksanov V. V.
Parks Directorate of Kaluga Region
Kaluga, Russia

ANALYSIS OF DEMOGRAPHIC STRUCTURE IS IMPORTANT TO INVENTORY BIODIVERSITY OF TERRESTRIAL INVERTEBRATES

The completeness of life cycle realization is a main criteria what matters site of finding as a habitat of target species. When we survey terrestrial invertebrates with pitfall traps and sweepnet, we need to register some simple demographic features of specimens which can characterize the population group as complete. We discuss prospects of such researches with reference to epigeal beetles, arachnids, orthopterans, and isopods.

Key words: life cycle, demographic structure, local population, life habitats, species list, larvae, beetles, orthopterans, woodlice, pitfall traps.

Выявление видов живых существ, связанных с какой-либо природной территорией или местообитанием, имеет как теоретическое значение для изучения экологических ниш видов и структуры сообществ, так и практическое значение при оценке уровня биоразнообразия особо охраняемых природных территорий (ООПТ) и определении оптимальных границ ООПТ, оценке воздействия хозяйственной деятельности на биоразнообразие и т. п. Однако зачастую отнесение вида к обитателям изучаемой территории осуществляется только на основании факта находки его особей на данной территории. Между

тем такая находка может быть результатом направленной миграции, случайного перемещения или заноса особей и не отражать значение соответствующего местообитания для воспроизводства вида. Очевидно, что значимость местообитания для соответствующего вида определяется полнотой реализации жизненного цикла вида в местообитании, а ее отражает полнота его демографического спектра. Если в экологии растений анализ демографических спектров имеет давние традиции, то в экологии беспозвоночных животных это направление находится в зачаточном состоянии. Различение мигрантов или заносных видов, с одной стороны, и воспроизводящихся (размножающихся, укореняющихся) видов, с другой стороны, нередко проводится специалистами при обсуждении видового состава той или иной группы беспозвоночных на изучаемой территории. Однако систематического применения демографического подхода не наблюдается. Поэтому целью настоящего сообщения является краткий обзор перспектив анализа демографических спектров при инвентаризации наземных беспозвоночных в ходе региональных эколого-фаунистических исследований. Помимо литературных данных, он основан на опыте работы автора и коллег по отделу мониторинга биоразнообразия ГБУ КО «Дирекция парков» по учету животных, в первую очередь при помощи почвенных ловушек и кошениа.

Наиболее детально разработан метод анализа демографических спектров для жуков жужелиц (*Coleoptera*, *Carabidae*) (Макаров, Маталин, 2009; Matalin, Makarov, 2011). Учитывая большую продолжительность жизни имаго и высокую подвижность как имаго, так и личинок этих насекомых, а также трудность выявления преимагинальных стадий, полная реализация жизненного цикла вида в местообитании принимается в случае закономерной смены различных репродуктивных состояний имаго в течение сезона. По результатам анализа демографический спектр можно характеризовать как полноценный и ущербный, местообитания – как на жилые и транзитные, а виды, найденные в биотопе, – как резиденты и мигранты (включая спорадические виды). В настоящее время анализ репродуктивных состояний жужелиц применяется достаточно широко в регионах России. Однако он ограничен несколькими факторами: необходимостью достаточно частых выборок материала из почвенных ловушек, условиями хранения, обеспечивающими сохранность внутренних органов жуков, дополнительными затратами времени на вскрытие жуков. Анализ демографических спектров жужелиц важен для изучения типичных и уникальных местообитаний региона, но при охвате большого числа пробных площадей вряд ли может быть применен в полном объеме. При отсутствии возможности полного выявления репродуктивных состояний целесообразно отмечать наличие генеративных (несущих яйца) и ювенильных (недавно вышедших из куколки, англ. *teneral*) имаго в те или иные сезоны. Во многих работах внимание уделяется соотношению полов. «Валовое» соотношение полов интерпретируется неоднозначно, однако в некоторых случаях соотношение полов может оказаться полезной характеристикой, позволяющей выявить явных мигрантов.

Помимо жужелиц, популяционно-демографический подход успешно был применен к изучению дождевых червей (Шашков, 2016). Однако это специфически почвенно-зоологическое исследование, которое вряд ли может быть перенесено на изучение напочвенных животных.

Метод анализа демографических спектров жужелиц может служить образцом для разработки подходов к оценке других групп беспозвоночных, склонных к активным миграциям. При этом не всегда целесообразно проводить жесткую дихотомию на жилые и транзитные местообитания, поскольку стадии зимовки и питания также важны. Ниже на основе опыта работы автора сформулированы некоторые рекомендации по насыщению демографическим компонентом исследований разных групп наземных беспозвоночных – обитателей поверхности почвы и обитателей травостоя.

Обитатели поверхности почвы. Напочвенные жесткокрылые. Наиболее перспективны стафилиниды (Staphylinidae) и мертвоеды (Silphidae), многочисленные и активные на поверхности почвы в течение длительного времени. Вероятно, у этих жуков также целесообразно выявлять репродуктивные состояния имаго, однако в отсутствие специальных исследований есть смысл отмечать наличие ювенильных имаго. Для мертвоедов полезно выявлять наличие личинок, что не только углубляет представление о месте соответствующих видов в структуре населения напочвенных членистоногих, но и позволяет выявить виды, имаго которых приурочены к другим ярусам. Например, *Dendroxena quadrimaculata* (Scopoli, 1771) почвенными ловушками в гораздо большем числе выявляется на стадии личинки, чем на стадии имаго, поскольку последние держатся в кронах деревьев.

Сенокосцы (Opiliones) – массовая группа обитателей поверхностей почвы, экологически во многом параллельная жукам. Во многих исследованиях отдельно фиксируются самки, самцы и ювенильные особи, а в некоторых работах сравнивается и полнота демографических спектров в разных биотопах (Габдулхакова, Целищева, 2012). Такой подход имеет перспективы.

Пауки (Aranei) – доминантная группа напочвенных членистоногих, однако, учитывая значительное число синтопичных видов одного рода, не определяемых по ювенильным стадиям, подобные работы представляются маловероятными в широкой практике.

Мокрицы (Isopoda, Oniscidea) – многочисленная по числу особей и очень незначительная по числу видов в лесной зоне России группа. По-видимому, полнота демографического спектра коррелирует с обилием (уловистостью) мокриц, а масштабные миграции мокриц с их попаданием в несвойственные местообитания вряд ли имеют место. Хотя подробное изучение демографической структуры популяций представляет сложности в связи с непрерывным ростом этих членистоногих, при проведении учетов целесообразно отмечать наличие марсупиальных (несущих яйца в сумке) самок и молодых особей. Это не повысит трудоемкость работы по учету мокриц, но

позволит представлять более объемно место этих животных в изучаемом сообществе.

Обитатели травостоя. Применительно к видам, тесно связанным с определенными видами растений, анализ демографических спектров представляется излишним, достаточен факт произрастания кормового растения. Однако оценка состояния популяций других хортобионтов важна. В первую очередь это относится к прямокрылым (Orthoptera). Имаго, особенно самцы, прямокрылых нередко отмечаются в центре города на интенсивно окашиваемых газонах и даже на асфальте и стенах домов (Алексанов, 2019), а также в других несвойственных местообитаниях. Поэтому для оценки резидентности хорошо мигрирующих видов важно выявить не только имаго, но и нимф. Определительные таблицы по нимфам до уровня вида во многих случаях отсутствуют, однако узнавание на уровне рода или более крупного таксона с последующим нахождением имаго позволяют интерпретировать принадлежность нимф к определенному виду. По нашему опыту, наилучшие учеты нимф прямокрылых дают почвенные ловушки, однако и кошение несколько раз за сезон позволяет выявить нимф и оценить соответствующий биотоп как жилой для вида.

По результатам проведенного обзора можно дать несколько практических рекомендаций по углублению инвентаризационных и мониторинговых исследований наземных беспозвоночных.

1. Необходимость осторожной интерпретации сведений о находках как доказательств обитания вида. При отсутствии демографических сведений необходимо учитывать миграционную способность вида и наличие пригодных местообитаний в точке находки и ее окрестностях.

2. Целесообразность фиксации демографических характеристик особей при публикации данных на GBIF и в аннотированных списках (хотя бы самцы / самки, взрослые / личинки).

3. Для более глубокого понимания демографической структуры популяций нужны модельные биологические исследования на представителях различных групп в спектре местообитаний.

ПРИМЕЧАНИЯ

Алексанов В. В. Кадастр прямокрылых насекомых (Insecta, Orthoptera) города Калуги // Исследования биологического разнообразия Калужской области. Сборник научных статей. Тамбов, 2019. С. 101–119.

Габдулхакова Э. В., Целищева Л. Г. Структура популяции *Nemastoma lugubre* в пойменных сообществах заповедника «Нургуш» // Экология родного края: проблемы и пути решения: Материалы Всероссийской молодежной научно-практической конференции с международным участием. Книга 1. (23–26 апреля 2012 г.). Киров: ООО «Лобань», 2012. С. 139–142.

Макаров К. В., Маталин А. В. Локальная фауна жуков (Coleoptera, Carabidae) как объект изучения (на примере карабидофауны Приэльтона) // Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сборник, посвященный 75–

летию академика Юрия Ивановича Чернова. Москва-София: Т-во научных изданий КМК – PENSOFТ РЫ. 2009. С. 353–374.

Шашков М. П. Популяционно-демографические подходы к изучению внутрипочвенных дождевых червей в лесах Калужской области // Лесоведение. 2016. №. 1. С. 55–64.

Matalin A. V., Makarov K. V. Using demographic data to better interpret pitfall trap catches // ZooKeys. 2011. V. 100. P. 223–254.

УДК 599.323

Андрейчев А. В.

*Мордовский государственный университет имени Н. П. Огарёва
г. Саранск, Россия*

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В РЕСПУБЛИКЕ МОРДОВИЯ

В статье представлены результаты многолетних исследований по изучению динамики численности мелких млекопитающих в Республике Мордовия. Отлов проводился с 2006 по 2023 гг. с использованием ловчих линий и ловчих канавок. Представлены исследования по семи фоновым видам мелких млекопитающих (рыжая полевка, обыкновенная полевка, полевая мышь, малая лесная мышь, желтогорлая мышь, обыкновенная бурозубка, малая бурозубка). За период исследований прослежены три неполные волны больших циклов численности мелких млекопитающих. Цикличность соответствует 11 годам. Кроме больших циклов динамики численности выявлены малые (3-4-летние) циклы. Средняя многолетняя численность мелких млекопитающих установлена в 8,4 особи/100 ловушко-суток (цилиндро-суток).

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, относительная численность, грызуны, насекомоядные, полевка, мышь, бурозубка.

Andreychev A. V.

*Ogarev Mordovia State University
Saransk, Russia*

DYNAMICS OF SMALL MAMMAL POPULATIONS IN THE REPUBLIC OF MORDOVIA

The article presents the results of many years of research on the dynamics of the number of small mammals in the Republic of Mordovia. Capture was carried out from 2006 to 2023. using catch lines and catch grooves. Studies on seven background species of small mammals are presented (bank vole, common vole, striped field

mouse, Ural field mouse, yellow-necked mouse, common shrew, pygmy shrew). During the study period, three incomplete waves of large cycles in the abundance of small mammals were traced. The cyclicity corresponds to 11 years. In addition to large cycles of population dynamics, small (3-4 year) cycles have been identified. The average long-term abundance of small mammals is set at 8,4 individuals/100 trap-days (cylinder-days).

Key words: small mammals, relative abundance, rodents, insectivores, vole, mouse, shrew.

Мелкие млекопитающие являются идеальными объектами для изучения динамики популяций во времени и пространстве по сравнению с другими группами млекопитающих, т.к. они имеют непродолжительную жизнь, что безусловно является положительным моментом с позиции исследователя, а также они обладают высокой скоростью воспроизведения потомства и быстрым демографическим откликом на влияние факторов окружающей среды. Среднегодовая численность популяции многих млекопитающих часто зависит от многих биотических и абиотических факторов. Основные причины периодичности циклов (годы депрессий и вспышек) численности млекопитающих многие ученые связывают с численностью хищников, запасами пищи и климатическими условиями (Adler, Wilson, 1987; Batzli, Lesieutre, 1991, Batzli, 2001).

При изучении циклов численности мелких млекопитающих всегда заслуживают особого внимания результаты исследований в скандинавских странах. Так, известно, что в Фенноскандии синхронизированные 3-4-летние колебания численности полевых и травоядных средних размеров приурочены к центральной и северной части, хотя южнее у полевых могут наблюдаться кратковременные колебания численности. Предопределяющими факторами между травоядными животными могут выступать качество и количество пищевых ресурсов или хищничество (Angelstam et al., 1985). Годы пика численности рыжей полевки (*Myodes glareolus*) чаще всего совпадали с годами пика численности темной полевки (*Microtus agrestis*), но в некоторых районах они регистрировались несколько раньше (Myllymäki et al., 1977).

В Республике Мордовия, кроме наших исследований (Андрейчев, 2014, 2015; Андрейчев и др., 2016), долгое время постоянных исследований по динамике численности мелких млекопитающих региона не проводилось. Основные учетные работы прошлого века датируются 70-ми годами (Бородин, 1966, 1974), чем собственно и обусловлен интерес к этому экологическому аспекту природных экосистем. Кроме того, прогнозирование и мониторинг популяционных циклов и, прежде всего, пиков численности важны с точки зрения профилактики зоонозных заболеваний в регионе (Андрейчев, 2016; Andreychev, Boyarova, 2020). Цель работы являлось изучение динамики численности видов мелких грызунов и насекомоядных в Республике Мордовия.

Отлов наземных мелких млекопитающих проводился с 2006 по 2023 гг. с использованием традиционных методов: ловчих линий и ловчих канавок

(Карасева и др., 2008; Равкин, Ливанов, 2008). Материал в Мордовии собран на двух участках: в Чамзинском районе (п. Чамзинка) и в пойме реки Сура в Большеберезниковском районе (биологическая станции Мордовского государственного университета).

Среди всех отловленных особей разных видов мелких млекопитающих (24,5 тыс. экз.) в Республике Мордовия доминировали или являлись обычными два вида полевок: рыжая (*M. glareolus*) и обыкновенная полевки (*Microtus arvalis*); три вида мышей: полевая мышь (*Apodemus agrarius*), малая лесная мышь (*Apodemus uralensis*), желтогорлая мышь (*Apodemus flavicollis*) и два вида землероек: обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*) и малая бурозубка (*Sorex minutus*), поэтому в статье приведены многолетние популяционные циклы этих видов мелких млекопитающих. В результате средняя многолетняя численность отловленных мелких млекопитающих установлена в 8,4 особи/100 ловушко-суток (цилиндро-суток). Анализ численности доминирующих видов грызунов в разных биотопах показал, что для каждого вида существуют свои оптимальные биотопы. В неоптимальных условиях или в годы низкой плотности численность этих грызунов, как правило, была выше в оптимальных для них биотопах.

По средней численности фоновых видов мелких млекопитающих в Мордовии выделены годы массовых пиков и депрессий численности. Годы высокой численности мелких млекопитающих были зафиксированы через 11 лет (рисунок). Причем максимальному числу 2014 г. предшествовали три года (2011 г.), когда численность резко возросла, затем произошло небольшое снижение. С весны до осени в разные годы и в разных биотопах численность мелких млекопитающих увеличивается в 5-15 и более раз. Аналогично, в 2022 г. (через 11 лет после 2011 г.) произошел резкий рост численности мелких млекопитающих по сравнению с предыдущими годами. Эти значения численности также можно считать предпиковыми.

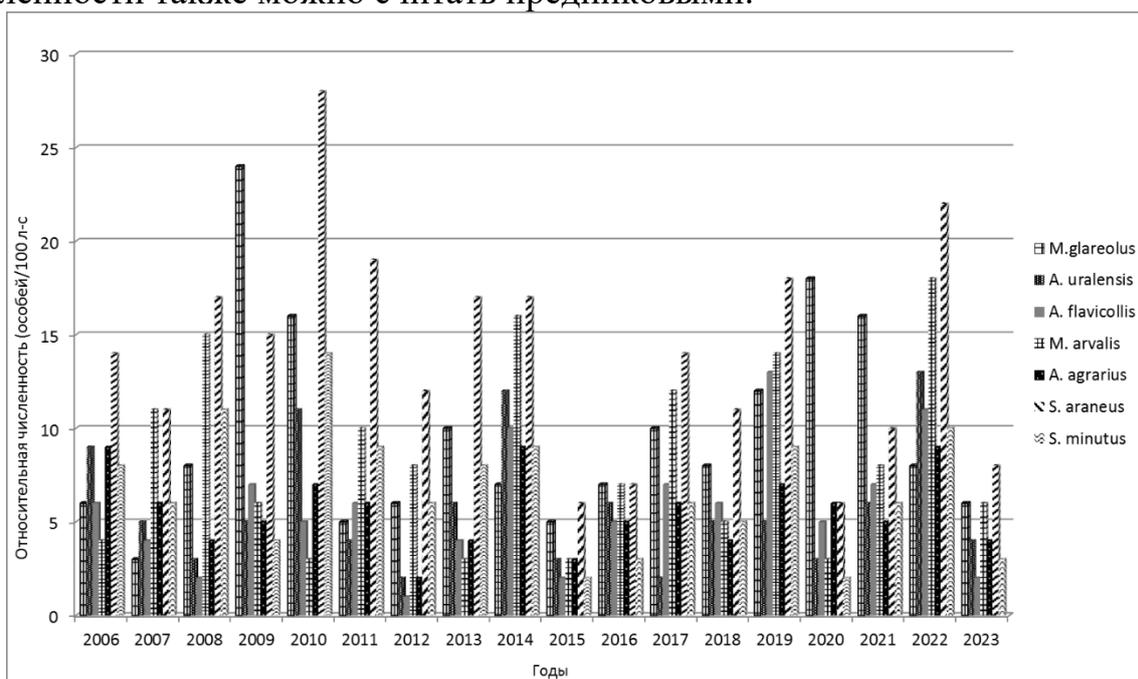


Рисунок. Динамика численности фоновых видов мелких млекопитающих в Республике Мордовия

Спустя 11 лет также отмечались годы низкой численности многих видов мелких млекопитающих (депрессии численности). При этом минимальная численность отмечена в 2009 и 2020 годах. Годы депрессий (2009, 2020 гг.) и пиков численности (2003, 2014) чередуются примерно через шесть лет.

При анализе динамики популяций других фоновых видов (малая лесная мышь, полевая мышь, обыкновенная бурозубка, малая бурозубка) выявлены малые популяционные циклы. Интервалы между пиками составляют от 2 до 4 лет. Темпы прироста населения изменяются в 2-3 раза. Помимо основных массовых пиков численности этих видов, рост численности отмечен в 2006, 2010, 2017 и 2019 гг. Для региона важно сопоставление метеорологических условий с пиками и спадом численности мелких млекопитающих. Особое влияние на годы пика численности мелких млекопитающих в регионе оказали годы с высоким снежным покровом и продолжительным снежным периодом в году. Такие зимы повлияли на размножение и выживание мелких млекопитающих в последующие вегетационные периоды. Высота снежного покрова в феврале 2014 г. колебалась от 60 до 70 см, в 2017 г. – от 65 до 75 см, в 2019 г. – от 65 до 80 см, в 2022 г. – от 60 до 80 см. Образование устойчивого снежного покрова на полях отмечено в последней декаде ноября. Во второй декаде марта произошел устойчивый переход среднесуточной температуры воздуха через 0 °С в сторону повышения. В третьей декаде марта зафиксировано разрушение устойчивого снежного покрова и уборка снега с полей. Таким образом, продолжительность зимы с устойчивым снежным покровом в эти годы составила более 120 дней. Глубина промерзания почвы в эти годы составила 20-25 см, что в 2,5-4,5 раза меньше нормы. Относительная численность некоторых видов после зим с продолжительным и глубоким снежным покровом увеличивалась при отловах более чем 15 особей на 100 ловушко-суток. Напротив, в годы депрессии численности мелких млекопитающих (2009, 2020 гг.) метеорологические условия были с минимальной высотой снежного покрова (от 25 до 40 см) и коротким снежным периодом (менее 110 дней). Относительная численность некоторых видов после зим с минимальным и непродолжительным снежным покровом снижалась при отловах менее чем 5 особей на 100 ловушко-дней. Мелкие грызуны, проводящие большую часть зимы под снегом, в малоснежные годы гибнут в большом количестве. Глубина промерзания почвы увеличивается, а также отрицательно влияет на доступность кормов. Условия длительного периода снежного покрова и повышения положительных температур влияют на ход весеннего размножения грызунов. В годы с хорошими кормовыми условиями после длительного снежного периода молодые особи весеннего помета могут размножаться дважды за лето. Это приводит к увеличению численности населения.

В отдельные годы у некоторых видов мелких млекопитающих выявлены противоположные тенденции в популяционных циклах. Особенно это касается рыжей полевки. Рыжая полевка более экологически пластична по сравнению с другими видами лесных полевок. В годы депрессий численности (2009, 2020 гг.)

большинства видов мелких млекопитающих в регионе рыжая полевка имела высокую численность. Максимальная численность достигала 24,6 особей/100 ловушко-суток в период депрессии ее численность падала до 3-5 особей/100 ловушко-суток. В 2019 г. плотность населения желтогорлой мыши была выше, чем у рыжей полевки. Следует отметить, что после лет пиков численности населения в следующем году (2012, 2015, 2023 гг.) наблюдается сокращение численности населения. За годы депрессий численность на следующий год (2010, 2021 гг.) начинает постепенно увеличиваться.

У симпатрических видов мышей (*A. flavicollis* и *A. uralensis*), конкурирующих друг с другом за ресурсы окружающей среды, пики и спады численности часто приходятся на разные годы. В годы массовых депрессий численности населения для большинства грызунов (2009, 2020 гг.) малая лесная мышь уступает в отловах желтогорлой мыши. В годы пиков массовой численности (2014, 2022 гг.) малая лесная мышь преобладает в отловах над желтогорлой мышью.

Динамика численности насекомоядных в районах за период исследований не была катастрофической, т.е. сверхвысоких колебаний по годам не наблюдалось. Единственными видами мелких насекомоядных млекопитающих, имевшими четко выраженную динамику, были обыкновенная и малая бурозубки. Обыкновенная бурозубка отмечена для всех биотопов. Почти всегда она выступала в роли доминанта. Средняя многолетняя популяция составила 14 особей/100 цилиндро-суток. Наибольшее относительное число наблюдалось в 2010 и 2022 гг. Малая бурозубка выступала субдоминантом обыкновенной бурозубки. Средняя численность составила 6,7 особей/100 л-с.

ПРИМЕЧАНИЯ

Андрейчев А. В. Грызуны и насекомоядные млекопитающие урбанизированных территорий Мордовии // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: естественные науки. 2015. Т. 33. № 21 (218). С. 71–77.

Андрейчев А. В. Роль мышевидных грызунов в циркуляции возбудителей природно-очаговых заболеваний в республике Мордовия // Известия Самарского научного центра РАН. 2016. Т. 18 (5–2). С. 186–191.

Андрейчев А. В. Структура населения и динамика численности мелких грызунов и насекомоядных млекопитающих Республики Мордовия // Известия Самарского НЦ РАН. 2014. Т. 16. № 1. С. 164–168.

Андрейчев А. В., Лапшин А. С., Кузнецов В. А. Успешность размножения филина (*Bubo bubo*) и динамика численности грызунов // Зоологический журнал. 2016. Т. 95. Вып. 2. С. 204–215.

Бородин Л. П. Материалы к фауне и экологии бурозубок северо-запада Мордовии // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П. Г. Смидовича. 1974. №. 6. С. 5–22.

Бородин Л. П. Сравнительная оценка эффективности разных методов лова мелких млекопитающих // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П. Г. Смидовича. 1966. №. 3. С. 188–204.

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

Равкин Ю. С., Ливанов С. Г. Факторная зоогеография. Новосибирск: Наука. 2008. 205 с.

Adler G. H.; Wilson M. L. Demography of a habitat generalist, the white-footed mouse, in a heterogeneous environment // *Ecology*. 1987. V. 68. P. 1785–1796.

Andreychev A., Boyarova E. Forest dormouse (*Dryomys nitedula*, Rodentia, Gliridae) – a highly contagious rodent in relation to zoonotic diseases // *Forestry Ideas*. 2020. V. 26. №1. P. 262–269.

Angelstam P., Lindström E., Widén P. Synchronous short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia-occurrence and distribution // *Ecography*. 1985. V. 8. P. 285–298.

Batzli G. O., Lesieutre C. The influence of high quality food on habitat use by arctic microtine rodents // *Oikos*. 1991. V. 60. P. 299–306.

Batzli G. O. Dynamics of Small Mammal Populations: A Review // *Wildlife Populations*. 2001. P. 831–850.

Myllymäki A.; Christiansen E.; Hansson L. Five-year Surveillance of Small Mammal Abundance in Scandinavian 1 // *Eppo Bulletin*. 1977. V. 7. P. 385–396.

УДК 574.3:577.34:581.19:581.543

Антонова Е. В., Позолотина В. Н.

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

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РИТМЫ У РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ РАДИАЦИОННОГО СТРЕССА

Изучена временная изменчивость жизнеспособности, частоты аномалий и содержания низкомолекулярных антиоксидантов (НМАО) у семенного потомства растений из хронически облучаемых и фоновых ценопопуляций. У большинства видов выживаемость и длина корней проростков, а также содержание НМАО снижались, а частота аномалий в развитии повышалась в осенне-зимний период.

Ключевые слова: Кыштымская авария, малые дозы, растения, биологические ритмы, зависимые от времени эффекты, гормезис.

Antonova E. V., Pozolotina V. N.

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

BIOLOGICAL RHYTHMS OF PLANTS UNDER RADIATION STRESS

The temporal variability of viability, frequency of anomalies, and content of low molecular weight antioxidants (LMWA) in the seed offspring of plants from chronically irradiated and background populations has been studied. For most species, the survival and root length of seedlings, as well as the content of LMWA, decreased, while the frequency of developmental anomalies increased during the autumn-winter period.

Key words: Kyshtym accident, low dose ionizing radiation, herbaceous plants, biological rhythms, time-dependent effects, viability, abnormality, hormesis.

Активные формы кислорода (АФК), в избытке образующиеся при действии малых доз ионизирующей радиации (МД), играют важную роль в регуляции окислительно-восстановительного баланса растений. Наше исследование направлено на оценку временной (внутригодовой или сезонной) изменчивости жизнеспособности семенного потомства, частоты аномалий в развитии и содержания низкомолекулярных антиоксидантов (НМАО) у шести видов травянистых растений (кострец *Bromus inermis*, гравилат *Geum aleppicum*, подорожник *Plantago major*, щавель *Rumex confertus*, дрема *Silene latifolia* и одуванчик *Taraxacum officinale*), длительное время произрастающих на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа) и за его пределами. Эти виды различаются по радиочувствительности и ploидности генома. Они относятся к референтной группе «дикие травы» для оценки хронических эффектов ионизирующей радиации в наземных экосистемах (Publication 108).

Поскольку АФК участвуют в регуляции биологических ритмов, мы предположили, что внутригодовая изменчивость жизнеспособности семенного потомства, частоты встречаемости аномалий и содержания НМАО импактных проростков будут отличаться от фоновых растений. Для проверки гипотезы мы провели 12 последовательных экспериментов методом рулонной культуры, проращивая семена ежемесячно в течение 3 недель. Мощность поглощенной дозы (МПД) материнских растений и зародышей семян в зоне ВУРСа превышала фоновый уровень на 1-3 и 1-2 порядка соответственно. За время хранения семян до последнего эксперимента МПД возросла в 1,8 раза за счет распада инкорпорированных радионуклидов. Все рассчитанные значения не превышали диапазон малых доз для травянистых растений. Для физиологических и биохимических показателей были характерны, в основном, нелинейные зависимости от МПД.

Для большинства выборок исследованных видов (*B. inermis*, *G. aleppicum*, *R. confertus*, *S. latifolia*) выживаемость и длина корней проростков снижались в осенне-зимний период, а частота встречаемости аномалии в развитии проростков повышалась. Синхронность изменений физиологических показателей в фоновых и хронически облучаемых выборках нарушалась у всех видов, за исключением подорожника и одуванчика. При этом диапазон изменчивости признаков в облучаемых выборках был шире, чем в фоновых.

Вариабельность содержания НМАО в популяциях растений часто была синхронной. Содержание НМАО снижалось в ряду *R. confertus* > *B. inermis* > *G. aleppicum* > *S. latifolia*, что находилось в согласии с наличием антоциановой окраски у растений. Минимальные значения НМАО у проростков отмечали в зимний период. Значимые положительные корреляции обнаружены между показателями жизнеспособности и содержанием НМАО в проростках. Значимые отрицательные зависимости обнаружены между частотой встречаемости аномалий в развитии у проростков и содержанием НМАО, что свидетельствует о защитном действии антиоксидантов.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (122021000077-6).

ПРИМЕЧАНИЯ

Publication 108: Environmental Protection – the Concept and Use of Reference Animals and Plants. Annals of ICRP. 2008. V. 38. № 4–6. 251 p.

УДК 595.762

*Анциферов А. Л.
Костромской музей-заповедник
г. Кострома, Россия*

ЛУГОВОЕ СООБЩЕСТВО ПОЧВЕННЫХ ЖЕСТКОКРЫЛЫХ (COLEOPTERA: CARABIDAE, STAPHYLINIDAE) В УСЛОВИЯХ ИНВАЗИИ БОРЩЕВИКА СОСНОВСКОГО

В работе обсуждается проблема характера влияния прогрессирующей инвазии борщевика Сосновского на структуру популяций и биотопическое распределение лугового комплекса почвенных жесткокрылых.

Ключевые слова: борщевик Сосновского, инвазия, луговой биотоп, почвенные жесткокрылые, видовое богатство, численность, ординация.

*Antsiferov A. L.
Kostroma Museum-Reserve
Kostroma, Russia*

MEADOW COMMUNITY OF SOIL COLEOPTERA (COLEOPTERA: CARABIDAE, STAPHYLINIDAE) IN THE CONDITIONS OF INVASION OF HOGWEED SOSNOWSKI

The paper discusses the problem of the nature of the influence of the progressive invasion of Sosnowsky hogweed on the population structure and biotopic distribution of the meadow complex of soil Coleoptera.

Key words: Sosnovsky hogweed, invasion, meadow biotope, soil Coleoptera, species richness, abundance, ordination.

Прогрессирующая инвазия борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden, 1944) – известная экологическая проблема на значительной территории России. Нарастающая угроза равновесию коренных экосистем обусловила активное изучение биологии и экологии этого вида с целью поиска методов и средств борьбы с ним. В итоге к настоящему времени достаточно хорошо изучен характер влияния инвазии борщевика Сосновского (далее – борщевика) на растительные сообщества (Бочкарев и др., 2011; Чегодаева и др., 2015; Флеенко, Короткая, 2017). Известно, что бесконтрольное распространение борщевика приводит к полной деформации естественных фитоценозов так как физиологически активные вещества, выделяемые им, действуют как ингибиторы роста произрастающих совместно растений. Одним из важнейших последствий внедрения в естественные фитоценозы борщевика является обеднение видового состава последних (Абрамова, 2011; Гельтман, 2009; Конечная, Крупкина, 2011). Наиболее уязвимы луговые растения, которые быстро исчезают из фитоценоза. Как следствие происходит выпадение из травостоя корневищных, мочковатокорневых корнеотпрысковых растений с заменой на борщевик со стержнекорневой системой, не способной образовывать плотную дернину и удерживать почвенный слой.

Гипотетически, в следствии глубокого преобразования почвенно-растительных и микроклиматических условий лугового биотопа, неизбежно должны происходить кардинальные изменения и в популяциях зоологического компонента, в том числе – напочвенной энтомофауны. В настоящее время данный вопрос остается проблемным, так как в основном изучались насекомые-фитофаги и опылители борщевика с позиции возможности биологической борьбы с ним (Кривошеина, 2009; Устинова и др., 2016). Более широкие сведения о характере влияния инвазии борщевика на структуру населения луговых насекомых практически отсутствуют. Удобнейшим модельным объектом в подобных исследованиях можно считать сообщество напочвенных жуков (преимущественно семейств Carabidae и Staphylinidae) как наиболее показательную группу в силу своей массовости, видового богатства, биотопической и территориальной привязанности, и чувствительности к изменениям среды. Кроме того, представители данных семейств, являясь в подавляющем большинстве хищниками, играют важнейшую роль в луговых экосистемах и широко используются, как индикаторы экологических нарушений.

В связи с вышеизложенной проблемой, целью настоящей работы стало изучение особенностей изменения структуры лугового сообщества напочвенных жесткокрылых на разных стадиях внедрения борщевика в естественный луговой биотоп.

Материал и методы

Учетный полигон располагался в Костромском районе Костромской области, близ дер. Становщиково, приблизительно в 300-400 м от левобережной

линии реки Волги. Сбор данных производился в период с 7 мая по 12 июля 2020 г. в биотопе злаково-разнотравного луга (0,6 га), не равномерно инвазированного борщевиком и расчлененного, таким образом, на три, структурно и функционально отличающиеся друг от друга парцеллы по градиенту проективного покрытия борщевика:

- 1) 0-1% – типично-луговая парцелла (контрольный участок);
- 2) 40-60% – смешанная парцелла (стадия неполной инвазии);
- 3) 90-100% – борщевиковая парцелла (стадия полной инвазии).

Отлов насекомых производился с помощью почвенных ловушек (Тихомирова, 1975) с фиксирующей жидкостью (крепкий раствор NaCl), которые устанавливались по 10 шт. в каждой парцелле. Выемка материала производилась через каждые 7-10 дней. Общая экспозиция исследований составила 2010 ловушко-суток. С учетом пространственной вариативности численных данных внутри отдельной площадки, выемка и учет жуков из каждого десятка ловушек производились попарно, что обеспечивало 5-кратность наблюдений в каждом опытном участке.

Процентная доля каждого вида от общей массы жуков, а также структура доминирования определялись по абсолютным значениям численности отловленных экземпляров. Согласно критерия О. Ренконена виды, доля которых составляет 5% считаются доминантами; от 1 до 5% – субдоминантами; менее 1% – редкими (Renkonen, 1938).

В сравнительном анализе между группировками напочвенных жуков в 3-х парцеллах исследуемого луга использовался показатель биоценотической общности, рекомендованный Ю. И. Черновым: $K_n = \sum c_{min} \times 100 / a + b - \sum c_{min}$, где c – меньший (из двух) показатель обилия каждого вида, a – суммарное обилие всех видов в одной группировке, b – то же, в другой (Чернов, 1975). Данная формула более чувствительна и в целом дает значения, более тонко отражающие степень количественного сходства.

В сравнении средних значений численности жуков по градиенту внедрения борщевика применялся более приемлемый для малых выборок ранговый дисперсионный анализ (ДА) Фридмана (Ивантер, Коросов, 2011). Значимость различий при выполнении ДА отражается значениями t -критерия и F -критерия, позволяя судить о неоднородности сравниваемых групп на уровне $p < 0,05$.

Для выявления закономерностей сочетания видов и численности жуков в зависимости от величины внедрения борщевика применялся метод непрямой ординации (Джонгман и др., 1999) с использованием функции анализа соответствий.

Структура сообщества почвенных жуков исследуемого луга. Всего в ходе исследований учтено 2082 особи почвообитающих жесткокрылых, относящихся к 79 видам, из которых 54 вида относятся к семейству жужелиц и 25 видов – к семейству стафилинов (табл. 1). Жужелицы представлены 28 родами, из которых наиболее богаты видами роды *Pterostichus*, *Harpalus* и *Amara* (по 6 видов). Семейство стафилинов включает 16 родов, среди которых род *Tachyporus* представлен наибольшим количеством видов (5 видов). В общем видовом составе

почвенных жуков исследуемого луга численно доминируют *Platynus assimilis* (20,7%), *Trechus secalis* (11,3%), *Amara aenea* (8,6%) и *Tachinus rufipes* (13,9%).

Изменение структуры лугового сообщества почвенных жуков в динамике процесса инвазии. Типично-луговая парцелла характеризуется наибольшим показателем видового богатства почвенных жесткокрылых – 56 видов (39 жужелиц и 17 стафилинид). Из этого комплекса выделяется 26 видов, характерных только для данного участка. Наиболее типичные из них (по численному превосходству) – *Harpalus xanthopus*, *Staphylinus caesareus*, *Pella limbata* и *Ocupus fulvipennis*. Это, как правило, стенобионтные, ксерофитные организмы, чутко реагирующие на изменение экологической обстановки и уже при появлении первых растений борщевика обнаруживают явную тенденцию сокращения численности. Наибольший вклад в население типично-луговой парцеллы вносят *Trechus secalis* (18,1% от суммарной численности), *Amara aenea* (14,8%), *Pterostichus vernalis* (6,5%) и *Drusilla canaliculata* (6,1%).

Таблица 1

Видовой состав и суммарная численность почвенных жесткокрылых на участках луга с разной величиной инвазии борщевика

Видовой состав	Суммарная численность по парцеллам		
	Типично-луговая	Смешанная	Борщевико-вая
Carabidae			
<i>Carabus nemoralis</i> O. Müller, 1764	9	4	52
<i>C. granulatus</i> Linnaeus, 1758	12	14	42
<i>C. cancellatus</i> Illiger, 1798			1
<i>Pterostichus vernalis</i> (Panzer, 1796)	32	18	38
<i>P. niger</i> (Schaller, 1783)	12	16	24
<i>P. nigrita</i> (Paykull, 1790)			1
<i>P. melanarius</i> (Illiger, 1798)	13	8	46
<i>P. strenuus</i> (Panzer, 1796)	3	1	2
<i>P. oblongopunctatus</i> (Fabricius, 1787)	2	1	1
<i>Poecilus cupreus</i> (Linnaeus, 1758)	63	6	1
<i>P. versicolor</i> (Sturm, 1824)	13	1	1
<i>P. lepidus</i> (Leske, 1785)	3		
<i>Stomis pumicatus</i> (Panzer, 1796)	12	11	13
<i>Patrobus atrorufus</i> (Sturm, 1768)		1	5
<i>P. assimilis</i> Chaudoir, 1844			6
<i>Agonum fuliginosum</i> (Panzer, 1809)		3	3
<i>A. viduum</i> (Panzer, 1796)			1
<i>A. gracile</i> Sturm, 1824			2
<i>Platynus assimilis</i> (Paykull, 1790)	9	87	306
<i>Oxypselaphus obscurus</i> (Herbst, 1784)	3	26	46
<i>Calathus erratus</i> (C. R. Sahlberg, 1827)	1		
<i>C. fuscipes</i> (Goeze, 1777)			1
<i>Bembidion doris</i> (Panzer, 1796)	1		
<i>B. lampros</i> (Herbst, 1784)	4	2	
<i>B. guttula</i> (Fabricius, 1792)		1	1
<i>Amara aenea</i> (De Geer, 1774)	73	32	46
<i>A. eurynota</i> (Panzer, 1796)	9		3
<i>A. municipalis</i> (Duftschmid, 1812)	2	6	
<i>A. familiaris</i> (Duftschmid, 1812)	1		1

<i>A. communis</i> (Panzer, 1797)	4			
<i>A. lunicollis</i> Schiödte, 1837			1	
<i>Curtonotus aulicus</i> (Panzer, 1796)	3	2	1	
<i>Harpalus xanthopus</i> Gemminger et Harold, 1868	8	1		
<i>H. signaticornis</i> (Duftschmid, 1812)	1			
<i>H. laevipes</i> (Zetterstedt, 1828)	1			
<i>H. latus</i> (Linnaeus, 1758)	12	1	5	
<i>H. flavescens</i> (Piller et Mitterpacher, 1783)	2			
<i>H. rufipes</i> (De Geer, 1774)	1			
<i>Ophonus rufibarbis</i> (Fabricius, 1792)			2	
<i>Badister unipustulatus</i> Bonelli, 1813	10	5	6	
<i>B. bipustulatus</i> (Fabricius, 1792)			1	
<i>Clivina fossor</i> (Linnaeus, 1758)	5	1	8	
<i>Asaphidion flavipes</i> (Linnaeus, 1758)	2	2	2	
<i>Lebia crux-minor</i> (Linnaeus, 1758)	1			
<i>Trechus secalis</i> (Paykull, 1790)	89	91	21	
<i>Loricera pilicornis</i> (Fabricius, 1775)	1	4	1	
<i>Elaphrus cupreus</i> Duftschmid, 1812	1			
<i>Acupalpus meridianus</i> (Linnaeus, 1767)	1			
<i>Olisthopus rotundatus</i> (Paykull, 1798)	1			
<i>Paradromius linearis</i> (Olivier, 1795)	1			
<i>Broscus cephalotes</i> (Linnaeus, 1758)	1		1	
<i>Leistus terminatus</i> (Panzer, 1793)		12	12	
<i>Notiophilus laticollis</i> Chaudoir, 1850		1		
<i>Panagaeus cruxmajor</i> (Linnaeus, 1758)			2	
Staphylinidae				
<i>Tachinus rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	18	102	145	
<i>T. signatus</i> (Gravenhorst, 1802)		10	10	
<i>Tachyporus abdominalis</i> (Fabricius, 1782)	1			
<i>T. solutus</i> Erichson, 1839	1			
<i>T. nitidulus</i> (Fabricius, 1781)		1		
<i>T. chrysomelinus</i> (Linnaeus, 1758)			1	
<i>Tachyporus sp.</i>	1			
<i>Staphylinus caesareus</i> Cederhjelm, 1798	15			
<i>Platydracus fulvipes</i> (Scopoli, 1763)	2			
<i>Xantolinus tricolor</i> (Fabricius, 1787)	7		2	
<i>X. distans</i> Mulsant&Rey, 1853	1			
<i>Ocypus nitens</i> (Schrank, 1781)	6	5	6	
<i>O. picipennis</i> (Fabricius, 1792)	1			
<i>O. fulvipennis</i> Erichson, 1840	8			
<i>Drusilla canaliculata</i> (Fabricius, 1787)	34	24	9	
<i>Pella limbata</i> (Paykull, 1789)	11	1		
<i>Eccoptolonthus rutiliventris</i> (Sharp, 1874)	1			
<i>Bisnius nitidulus</i> (Gravenhorst, 1802)	1			
<i>Philonthus decorus</i> (Gravenhorst, 1802)		3	9	
<i>P. splendens</i> (Fabricius, 1792)	1	11	46	
<i>Anotylus rugosus</i> (Fabricius, 1775)	1	2	2	
<i>A. mendus</i> Herman, 1970		6	3	
<i>Aleochara lata</i> Gravenhorst, 1802			4	
<i>Aleochara sp.</i>		1		
<i>Scopaeus sp.</i>		6		
Всего:	видов	56	40	47
	особей	530	531	909

На площадке переходной парцеллы наблюдается сокращение доли луговой растительности, сохраняющейся мозаичными пятнами в просветах полога инвазивного растения. Данные преобразования отражаются на состоянии популяций почвенных жуков. Их видовой состав сокращается (по сравнению с контрольным участком) с 56 до 40 видов. Численно доминируют *Tachinus rufipes* (19,2%), *T. secalis* (17,1%), *Platynus assimilis* (16,4%), и *A. aenea* (6,0%). Общее изменение численности, при этом, не достигает статистически значимого уровня. На участке смешанной парцеллы происходит внедрение новых, не типичных для лугового биоценоза жесткокрылых. Всего отмечено 11 видов-вселенцев, среди которых наиболее многочисленны *Leistus terminatus* и *Tachinus signatus*. Определенный перечень видов обнаруживается только на данном участке луга: *Notiophilus laticollis*, *Tachyporus nitidulus*, *Aleochara sp.* и *Scopaeus sp.* Последний отмечен здесь в количестве 6 экз., остальные единично.

На площадке борщевиковой парцеллы обнаруживается качественно иной комплекс почвенных жесткокрылых, по сравнению с другими парцеллами. Количество обнаруженных здесь видов (47) не превышает показателя по типично-луговой парцелле, но заметно отличается состав. Сообщество почвообитающих жуков на площадке борщевиковой парцеллы включает 13 видов, которые не присутствуют в других парцеллах луга. Из них наиболее многочисленны *Patrobis assimilis* (6 экз.) и *Aleochara lata* (4 экз.). По показателю общего обилия жуков отмечается статистически значимый ($p < 0,05$) рост относительно контрольного участка, достигающий значения 945 экз. (рис. 1). Столь резкий скачек численности обеспечивают гигрофильные виды, обитавшие на типичном лугу в минимальном количестве и «процветают» в тени, прохладе и сырости под пологом инвазивные растения: *P. assimilis*, *Oxytelaphus obscurus*, *Carabus nemoralis*, *T. rufipes*, *Philonthus splendens*. Отмечается практически полная смена состава доминирующих видов. В перечень видов-доминантов вошли как правило те же, вышеуказанные преферентные для борщевиковой парцеллы виды. Исключение составляет жужелица *A. aenea*, которая, в той или иной мере, доминирует во всех парцеллах.

Биоценотическая неоднородность лугового сообщества почвенных жуков на фоне развития инвазии борщевика. Территория естественного лугового сообщества в процессе заселения борщевиком имеет явные признаки неоднородного биотопа как по растительному компоненту, так и по энтомофауне, обитающей на поверхности почвы.

Расчет коэффициента биоценотического сходства (K_n) показывает, что между комплексами жуков контрольного участка и смешанной парцеллы общность составляет только 37,6%, а в сравнении с данными по борщевиковой парцелле уровень сходства продолжает снижаться до 19,1%. Наибольшее сходство по фауне почвообитающих жуков наблюдается между участками частично и полностью занятыми борщевиком.

Более эффективно данную тенденцию можно рассмотреть при выполнении анализа соответствия с построением диаграммы ординации исследуемых площадок (рис. 1).

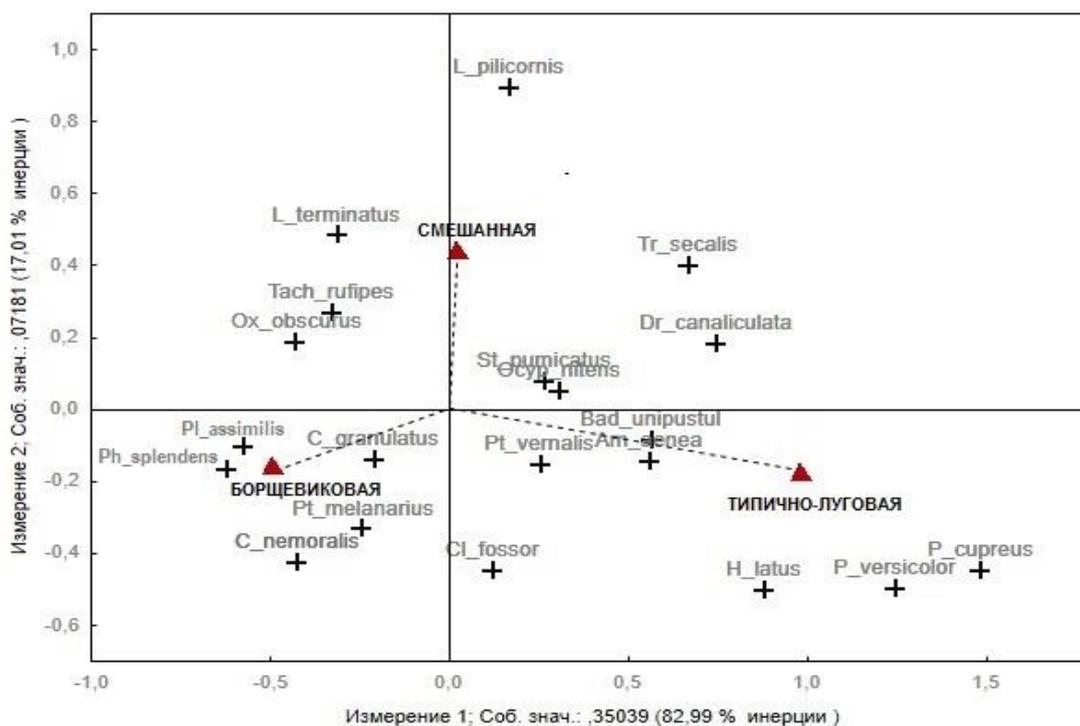


Рис. 1. Ординация парцелл с разной степенью инвазии борщевика в зависимости от параметров видового состава и обилия почвообитающих жесткокрылых

Это позволяет визуально и численно оценить степень отношения тех или иных видов почвообитающих жуков исследуемого луга к определенной парцелле, также, как и степень взаимосвязи между парцеллами по параметрам исследуемой фауны. При рассмотрении координат треугольных значков, соответствующих парцеллам луга, наиболее тесная связь видна между смешанной и борщевиковой парцеллами. Угол между данными двумя точками при соединении их отрезками с центром тяжести (точка пересечения осей) наиболее острый, что говорит о наличии между ними положительной корреляции. Данные точки лежат на диаграмме в центре тяжести тех видов, которые в них встречаются. К таким видам, например, относятся *P. assimilis*, *O. obscurus*, *T. rufipes* и др.

Местоположение метки контрольного участка на плоскости диаграммы образует самый широкий угол с меткой борщевиковой парцеллы, что говорит о наличии отрицательной корреляции между ними. Кроме того, типично-луговая парцелла равно удалена от двух других парцелл, что указывает на ее резкую обособленность по структуре почвенных жуков. Но при этом контрольный биоценоз более схож и взаимосвязан со смешанной парцеллой по таким общим видам, как *T. secalis*, *S. pumicatus*, *D. canaliculata*, *O. nitens*.

Разделение популяций почвенных жуков по принципу их реакции на инвазию. В условиях прогрессирующей инвазии борщевика на территории исследуемого луга популяции каждого отдельного вида почвенных жесткокрылых реагируют прежде всего изменением численности. Примечательно, что прогрессирующая инвазия борщевика производит на

разные популяции жуков далеко не однозначный эффект. В данном случае имеет место разнонаправленный характер ответа популяций на явление инвазии. На этой основе все виды сообщества почвенных жесткокрылых можно разделить на три группы по отношению к инвазии борщевика (рис. 2).

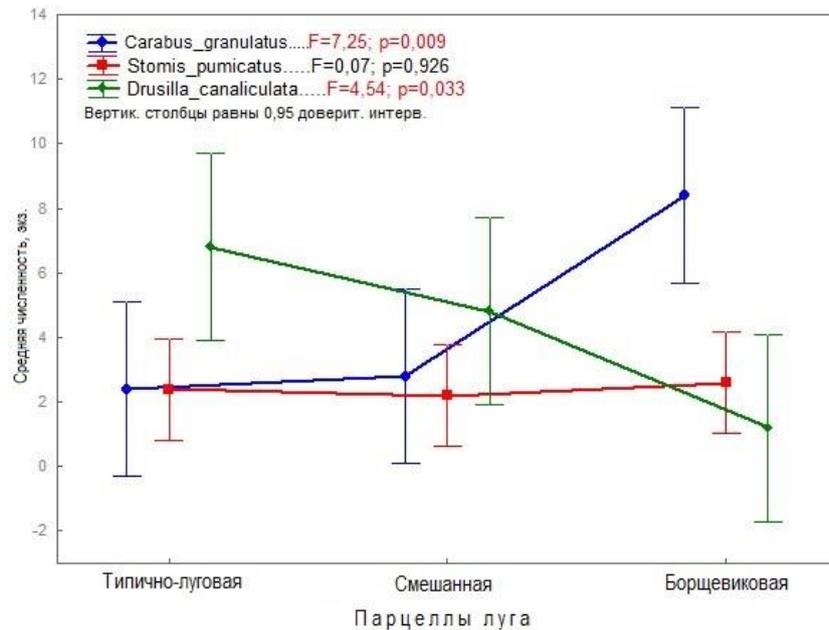


Рис. 2. Дисперсия значений уловистости некоторых видов герпетобионтных жуков в градиенте заселенности луга борщевиком

Первая группа видов уже при малейшем внедрении борщевика проявляет тенденцию численного сокращения, и в дальнейшем развитии этого процесса перестает существовать на своей территории. Вторая группа видов демонстрирует противоположный эффект. Третья проявляет признаки толерантности, выражающиеся в отсутствии статистически значимых изменений численности.

В качестве примера выбраны 3 наиболее подходящих объекта, полноценно отражающих вышеуказанные эффекты. Это относительно многочисленные и повсеместные виды, с большим топическим диапазоном (75-100%): *D. canaliculata*, *Carabus granulatus* и *Stomis pumicatus*. График однофакторного ДА по данным видам показывает направление и значимость изменений численности при той или иной степени инвазии борщевика. В градиенте заселенности луга борщевиком значение численности *C. granulatus* статистически значимо ($p < 0,05$) возрастает; тот же показатель у *D. canaliculata* столь же существенно ($p < 0,05$) изменяется, но в противоположном направлении, т. е. убывает. В отношении *S. pumicatus* можно судить о терпимости данного вида к фактору инвазии борщевика.

Закключение

По итогам анализа полученных данных можно сделать определенные выводы о структурных процессах, происходящих в луговом сообществе почвенных жесткокрылых на фоне прогрессирующей инвазии борщевика.

В трех сравниваемых парцеллах луга с различной степенью заселенности борщевика, наибольшим числом видов почвенных жесткокрылых населена типично-луговая стация (57 видов). При частичной инвазии существует тенденция снижения уровня видового богатства модельных организмов. В конечном итоге, полное поглощение территории естественного луга борщевиком, приводит к существенной смене видового состава почвенных жуков, их доминантного состава, увеличению количества видов с высокими значениями обилия. Сплошное распространение инвазии создает условия для формирования иной популяционной структуры почвообитающих жуков, специфичной для борщевиковой парцеллы и существенно отличающейся от первоначальной луговой фауны. Это отражается и на общем обилии жесткокрылых, значение которого значимо возрастает.

Анализ соответствия наглядно иллюстрирует явление резкого структурного расчленения внутри лугового сообщества почвенных жесткокрылых, характерно распределяющихся в пространстве биотопа согласно предпочитаемым парцеллам. При этом весь комплекс модельных жуков дифференцируется на группы по их отношению к инвазии. Выделяются стенобионты, не терпящие присутствия борщевика, эврибионты, предпочитающие более влажные и тенистые условия смешанной парцеллы и виды, преферентные для парцеллы с полной инвазией.

ПРИМЕЧАНИЯ

Абрамова Л. М. Чужеродные виды растений на Южной Урале. Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции // Материалы I Международной научной конференции. Санкт-Петербург, 6–8 декабря 2011 г. СПб.: ВИЗР, 2011. С. 5–10.

Бочкарев Д. В., Никольский А. В., Смолин Н. В. Трансформация пойменно-лугового фитоценоза при внедрении в него адвентивного сорного вида борщевика Сосновского // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. №7 (81). 2011. С. 36–40.

Гельтман Д. В. Состав и эколого-фитоценотические особенности сообществ с участием инвазионного вида *Heracleum Sosnowskyi* (Apiaceae) на северо-западе Европейской России // Растительные ресурсы. 2009. № 3. С. 68–75.

Джонгман Р. Г. Г., Тер Браак С. Дж. Ф., Ван Тонгерен О. Ф. Р. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М.: РАСХН, 1999. 306 с.

Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию. Учебное пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2011. 302 с.

Конечная Г. Ю., Крупкина Л. И. Динамика видового состава сообществ с борщевиком Сосновского в национальном парке «Себежский» // Сорные растения в изменяющемся мире: актуальные вопросы изучения разнообразия, происхождения, эволюции. Материалы I Международной научной конференции. Санкт-Петербург, 6–8 декабря 2011 г. СПб.: ВИЗР, 2011. С. 125–132.

Кривошеина М. Г. Насекомые (Insecta), связанные с борщевиком Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden) в Московской области, и их роль в биоценозах // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии. 2009. Т. 114. Вып. 1. С. 26–29.

Тихомирова А. Л. Учет напочвенных беспозвоночных // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С. 73–85.

Устинова Е. Н., Савина К. А., Лысенков С. Н. Новые данные о консортивных связях борщевика Сосновского с антофильными насекомыми // Российский журнал биологических инвазий. 2017. № 3. С. 98–112.

Флеенко А. С., Короткая С. В. Воздействие инвазивных видов растений на природную среду и человека на примере вида борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi*) // Молодой ученый. № 37 (171). 2017. С. 38–41.

Чегодаева Н. Д., Маскаева Т. А., Лабутина М. В. Аллелопатическое влияние борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden) на культурные растения // Фундаментальные исследования. № 2. 2015. С. 5845–5849.

Чернов Ю. И. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С. 160–216.

Renkonen O. Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore // Annales Botanici Societatis Zoologicae-Botanicae Fennicae «Vanamo». 1938. Vol. 6. Fasc.1. P. 1–231.

УДК 581.41

Арнаутова Г. И.

*Дагестанский государственный аграрный университет
имени М. М. Джамбулатова
г. Махачкала, Россия*

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА И ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ *PRIMULA MACROCALYX* VGE.

Исследован онтогенез и выявлены особенности прохождения его этапов у *Primula macrocalyx* Vge. Охарактеризованы морфологические особенности онтогенетических стадий. Определена возрастная структура популяций и влияние на него антропогенных факторов.

Ключевые слова: онтогенез, *Primula macrocalyx* Vge., популяция, возрастная структура.

Arnautova G. I.

*Dagestan State Agrarian University named after M. M. Dzhambulatov
Mahachkala, Russia*

FEATURES OF ONTOGENESIS AND AGE STRUCTURE OF PRIMULA MACROCALYX BGE POPULATIONS.

Ontogenesis has been studied and the features of its stages in *Primula macrocalyx* Bge have been identified. The morphological features of ontogenetic stages are characterized. The age structure of populations and the influence of anthropogenic factors on it have been determined.

Key words: ontogeny, *Primula macrocalyx* Bge., population, age structure.

Введение

Первоцвет крупночашечный – *P. macrocalyx* Bge. растения с косо вверх направленными корневищами, ветвящимися в верхней части, с довольно толстыми и длинными корнями. Растения покрыты мелкими отстоящими волосками. Листья яйцевидные или продолговато-яйцевидные, на верхушке округлые, внезапно суженные в крылатый черешок, почти равный по длине пластинке; пластинка длиной 3-12 см, шириной 2-6 см, неясно зубчато-выемчатая. Стрелки высотой до 20 см. Соцветие – однобокий полузонтик из 2-12 цветков. Цветки, поникающие на одну сторону, на цветоножках длиной 0,2-1 см; чашечка бледно-зеленая, от основания конически расширенная, длиной до 2 см, до 1 см в диаметре на высоте зубцов, с 5 ребрами, до 1/3-1/4 надрезанная на овально-треугольные зубцы, заостренные в остроконечия. Венчик с бледной трубкой, равной или немного превышающей чашечку, и вогнутым ярко-желтым отгибом с продолговато-сердцевидными долями до 15 см в диаметре. Коробочка широкоовальная, в 2 раза короче чашечки. Цветет в природе в марте-мае; плоды – с июня (Арнаутова, 1982; Муртузалиев, 2009). Встречается в южной части лесной и степной зон, в субальпийской и альпийской областях, по суходольным, иногда поемным лугам, лесным опушкам. Известна в культуре в ботанических садах (Лозина-Лозинская, 1952).

Первоцвет крупночашечный-желтоцветковая форма – в цикле развития выделяются два периода: ранне-весенний – до распускания листьев на деревьях, когда происходит развитие переходных и ассимилирующих весенних листьев розетки, бутонизация и цветение, и летний период – после полного распускания листьев на деревьях, характеризуется вызреванием плодов и семян, наличием розетки крупных летних листьев. Примулы цветут ранней весной, являясь обычным компонентом весенней флоры. Раннее цветение происходит потому, что в их почках возобновления уже с осени закладываются зачаточные побеги с соцветиями. Рост и развитие соцветий происходит у них в зимние и весенние месяцы под снегом. Сразу же после таяния снега полностью сформированные побеги начинают быстро расти и растение вскоре зацветает.

Возрастные состояния определялись по методике (Глотов, 1998; Работнов, 1950; Рысина, 1973) и их последователей (Ценопопуляции растений, 1977, 1988). При описании жизненной формы первоцвета крупночашечного использовалась классификация биоморф по особенностям онтогенеза (Уранов, 1967). В процессе изучения онтогенеза в разных сообществах закладывались

случайным способом 15-30 площадок, площадью 1 м². Все растения изучаемого вида выкапывались и по описанным в литературе и разработанным нами признакам-маркерам, разделялись на возрастные группы. Каждая особь характеризовалась календарным и биологическим возрастом (Арнаутова, 1997; Глотов, 1998). Определение абсолютного возраста осуществлялось путем сложения продолжительности каждого возрастного состояния до момента исследования. Для более точного определения возрастного состояния и абсолютного возраста у растений под биноккулярной лупой подсчитывались остатки генеративных побегов (пеньки) прошлых лет и число годичных приростов эпигеогенного корневища. Всхожесть и продолжительность прорастания семян определяли в чашках Петри в 3-х повторностях на влажном субстрате в термостате при низких положительных температурах 3-5 °С. Продолжительность опыта составляла 360 дней. При описании этапов формирования эпигеогенного корневища у первоцвета крупночашечного использовалась работа И. Г. Серебрякова (Серебряков, 1950).

В работе были поставлены следующие задачи:

- выделить и описать возрастные состояния первоцвета крупночашечного;
- дать характеристику и определить продолжительность этапов его онтогенеза.

Материал и методы исследований

Наблюдения проводились в 2020-2023 годах в Унцукульском районе, расположенном в центральной части современного Дагестана, на севере горного Дагестана.

Климат умеренно-континентальный с жарким летом и непродолжительной умеренно-холодной зимой. Весна в Унцукульском районе с благоприятными климатическими условиями способствует росту и развитию растений. Отрицательное воздействие на развитие растений оказывает незначительное количество зимних и весенних осадков. Именно в этот период растут и развиваются раннецветущие растения, которые приспособлены к вегетации в экстремальных условиях среды.

В процессе онтогенеза растения испытывают различные стрессовые воздействия. Наиболее чувствительны к ним растения в период активного роста – вегетации.

В апреле 2020 года с целью флористических сборов маршрутными исследованиями была охвачена территория в окрестностях села Колоб, где проведены сборы раннецветущих растений из 17 семейств (таблица 1).

Таблица 1

Список раннецветущих растений

№ п/п	Наименование таксона (на русском, латыни)	Семейство
1.	Астрагал короткоплодный <i>Astragalus brachycarpus</i> M. Bieb.	Бобовые Fabaceae
2.	Астрагал длиннолистный <i>Astragalus dolichophyllus</i> Pall.	Бобовые Fabaceae
3.	Нонея розовая <i>Nonea rosea</i> (M. Bieb.) Link	Бурачниковые Boraginaceae

4.	Валериана клубненосная <i>Valeriana tuberosa</i> L.	Валериановые Valerianaceae
5.	Незабудка душистая <i>Myosotis suaveolens</i> Waldst. et Kit. ex Willd.	Ворсянковые Dipsacaceae
6.	Дрема белая <i>Silene latifolia</i> Poir.	Гвоздичные Caryophyllaceae
7.	Ясколка аномальная <i>Cerastium anomalum</i> Waldst et Kit. ex Willd.	Гвоздичные Caryophyllaceae
8.	Герань клубненосная <i>Geranium tuberosum</i> L.	Гераниевые Geraniaceae
9.	Герань мелкая <i>Geranium pusillum</i> L.	Гераниевые Geraniaceae
10.	Мускари армянский <i>Muscari armeniacum</i> Leichtlin ex Baker	Гиацинтовые Hyacinthaceae
11.	Яснотка стеблеобъемлющая <i>Lamium amplexicaule</i> L.	Губоцветные Lamiaceae
12.	Живучка восточная <i>Ajuga orientalis</i> L.	Губоцветные Lamiaceae
13.	Хохлатка таркинская <i>Corydalis tarkiensis</i> Prokh.	Дымянковые Fumariaceae
14.	Сирения сидячецветковая <i>Syrenia sessiliflora</i> Ledeb.	Крестоцветные Brassicaceae
15.	Сурепка дуговидная <i>Barbarea arcuata</i> (Opiz ex J. Presl et C. Presl) Rchb.	Крестоцветные Brassicaceae
16.	Пастушья сумка <i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	Крестоцветные Brassicaceae
17.	Жостер Палласа <i>Rhamnus pallasii</i> Fisch. et C.A. Mey.	Крушиновые Rhamnaceae
18.	Барвинок травянистый <i>Vinca herbacea</i> Waldst et Kit.	Кутровые Aporocynaceae
19.	Тюльпан Биберштейна <i>Tulipa biebersteiniana</i> Schult. et Schult. f.	Лилейные Liliaceae
20.	Птицемлечник Синтениса <i>Ornithogalum sintenisii</i> Freyn	Лилейные Liliaceae
21.	Гусиный лук Елены <i>Gagea helenae</i> Grossh.	Лилейные Liliaceae
22.	Лютик остроплодный <i>Ranunculus oxyspermus</i> Willd.	Лютиковые Ranunculaceae
23.	Лютик цикутовый <i>Ranunculus cicutarius</i> Schtdl.	Лютиковые Ranunculaceae
24.	Горицвет летний <i>Adonis aestivalis</i> L.	Лютиковые Ranunculaceae
25.	Молочай солнцегляд <i>Euphorbia helioscopia</i> L.	Молочайные Euphorbiaceae
26.	Миндаль низкий <i>Amygdalus nana</i> L.	Розоцветные Rosaceae
27.	Спирея зверобоелистная <i>Spiraea hypericifolia</i> L.	Розоцветные Rosaceae
28.	Ирис низкий <i>Iris pumila</i> L.	Ирисовые Iridaceae

Участок затенен кронами деревьев: дуб (*Guercus robur*), граб (*Carpinus betulus*), бук (*Fagus silvatica*). Работа выполнена с использованием методов традиционной геоботаники.

Названия видов идентифицированы по следующим литературным источникам: The Plant List, 2013; Tropicos, 2017; Муртазалиев, 2009.

Результаты исследований

В изучаемой популяции нами обнаружены все возрастные состояния *P. macrocalyx* от семян и проростков до сенильных особей (рис. 1).

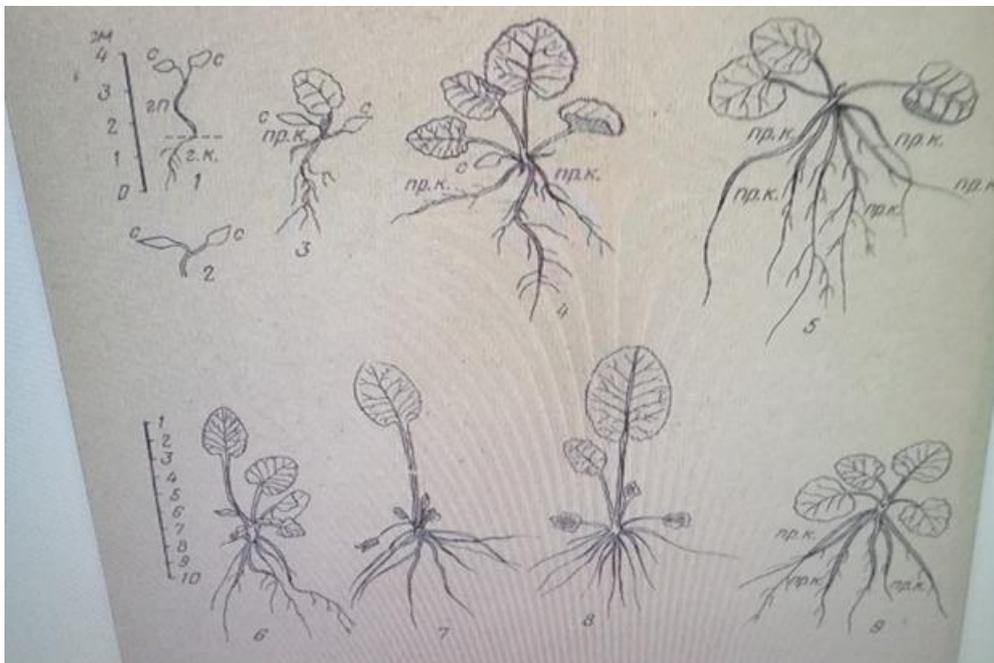


Рис. 1. Первоцвет крупночашечный. Первый (1-5) и второй (6-9) год жизни. Заштрихованы отмирающие листья

Семена (se) или нескрывшиеся односеменные плоды – начальное, покоящееся состояние особи.

Проростки (р) – имеют смешанное питание и зародышевые структуры.

Ювенильные растения (j) – характеризуются несформированностью признаков и свойств, присущих взрослым растениям; имеют листья иной формы и расположения, чем у взрослых особей; иной тип нарастания и ветвления побегов; возможны изменение типа корневой системы, сохранение некоторых зародышевых структур, потеря связи с семенем, чаще всего отсутствие семядолей.

Имматурные растения (im) – имеют признаки и свойства взрослых особей с сохранением структур ювенильного типа.

Виргинильные растения (v) – полностью сформированные особи с характерным для вида типом побега и корневой системы, но не имеющие генеративных органов.

Скрытогенеративные растения (g0) – сходные по морфологическим признакам с виргинильными особями, но уже имеющие в почках заложенные генеративные органы (цветки или соцветия).

Молодые генеративные растения (g1) – имеют генеративные органы, процессы новообразования доминируют над отмиранием

Средневозрастные генеративные растения (g2) – образуют 1-5 генеративных цветоносов, наблюдается баланс процессов новообразования и старения, максимальный прирост биомассы растения, высокая семенная продуктивность.

Старые генеративные растения (g3) – преобладание процессов отмирания над процессами новообразования, снижение генеративной функции, ослабление корне- и побегообразования

Субсенильные растения (ss) – отсутствие генеративных органов, доминирование процессов отмирания над новообразованием, в ряде случаев упрощение жизненной формы (смена способа нарастания или типа побега, появление листьев имматурного типа).

Сенильные растения (s) – отмирание частей растения, упрощение жизненной формы, появление некоторых ювенильных черт (формы листьев, характера побегов и пр.), в большинстве случаев – отсутствие почек возобновления и других новообразований.

Отмирающие растения (sc) – отсутствие живых надземных побегов, наличие спящих почек, единичных живых корней и подземных побегов.

Выводы

Исследуемая популяция первоцвета крупночашечного проходит все стадии онтогенеза, выпадения отдельных периодов нет. Это свидетельствует об оптимальности условий существования популяции в Унцукульском районе.

Скопления примулы определяются особенностями ее размножения (как семенного, так и вегетативного). В плотных пятнах примулы может происходить конкуренция между отдельными растениями или розетками. Это приводит к ценотической дифференциации на угнетенные и господствующие растения. Дифференциация вполне может проявляться и у примулы.

Вероятно, что наиболее сильным фактором среды, контролирующим распространение примулы, является освещенность, причем освещенность меняется в лесу весной и летом, поэтому может играть роль их соотношений.

Охрана отдельных видов растений конкретно осуществляется путем запрещения их сбора, нерегламентированных заготовок в качестве сырья, разрушения местообитаний. Решающее значение будет иметь проведение широкой разъяснительной работы среди населения, особенно молодежи, о важности бережного отношения к зеленому другу.

ПРИМЕЧАНИЯ

Арнаутова Г. И. Связь генетического полиморфизма с количественными признаками в природных популяциях примулы: дис. ... канд. биол. наук. Москва, 1982. 170 с.

Готов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. Ч. 1. С. 146–149.

Животовский Л. А., Османова Г. О. Популяционная биогеография растений. – Йошкар-Ола: ООО Типография «Вертикаль», 2019. 128 с.

Лозина-Лозинская А. С. Первоцветы в декоративном садоводстве // Труды Бот.инст. АН СССР. Серия VI, вып. 2. 1952. С. 147–164.

Муртазалиев Р. А. Конспект флоры Дагестана. Махачкала, 2009. С. 174–176.

Онтогенетический атлас лекарственных растений: Учеб. пособие / под общ. ред. проф. Л. А. Жуковой. Йошкар-ла: Изд-во МарГУ, 1997. С. 178–182.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.

Рысина Г. П. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья / Г. П. Рысина. М.: Наука, 1973. 216 с.

Серебряков И. Г. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. Геоботаника. М., Л. Вып. 6., 1950. С. 7–204.

Уранов А. А. Онтогенез и возрастной состав популяций // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 3–8.

Уранов А. А. Возрастной состав фитоценопопуляций как функции времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. № 2. С. 17–29.

Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М.: Наука, 1977. С. 183.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 236 с.

The Plant List, 2013.

Tropicos, 2017.

УДК 634.738:581.5

Афанасьева Л. В., Рупышев Ю. А., Харпухаева Т. М.
Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
г. Улан-Удэ, Россия

ВЛИЯНИЕ ОРОГРАФИЧЕСКОГО ФАКТОРА НА РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ПОПУЛЯЦИОННЫЕ И РЕСУРСНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ *VACCINIUM* *VITIS-IDAEA* L.

Проведены исследования онтогенетической структуры и продуктивности ценопопуляций *Vaccinium vitis-idaea* в светлохвойных лесах на высотном градиенте Икатского хребта (Северное Прибайкалье). Установлено, что с увеличением высоты над уровнем моря наиболее значимо изменяются показатели влажности и кислотности почв, которые, оказывают влияние на распространение *V. vitis-idaea*, ее проективное покрытие, морфометрические параметры растений, а также популяционные характеристики.

Ключевые слова: *Vaccinium vitis-idaea* L., высотный градиент, экологические шкалы, онтогенетический спектр.

**INFLUENCE OF OROGRAPHIC FACTOR ON DISTRIBUTION,
POPULATION AND RESOURCE CHARACTERISTICS OF *VACCINIUM
VITIS-IDAEA* L.**

The ontogenetic structure and productivity of *Vaccinium vitis-idaea* cenopopulations in light coniferous forests along the altitudinal gradient of the Ikat ridge (Northern Baikal region) were studied. It has been established that with increasing altitude above sea level, soil moisture and acidity indicators change most significantly. Perhaps they affect the distribution of *V. vitis-idaea*, projective cover, morphometric parameters of plants, as well as population characteristics.

Key words: *Vaccinium vitis-idaea* L., altitudinal gradient, ecological scales, ontogenetic spectrum.

Оценка современного состояния и продуктивности ценопопуляций дикорастущих лекарственных и пищевых растений является одним из важнейших направлений ботанического ресурсоведения. Известно, что экологические условия оказывают влияние, как на параметры отдельных особей, так и на локальные популяции в целом. Поэтому в последние годы широко исследуется влияние различных экологических градиентов на демографические и ресурсные характеристики популяций хозяйственно-важных растений. В этом плане интересным модельным объектом являются горные системы. Сложная топография и существенные перепады высот могут быть одной из основных причин изменения экологических факторов, ограничивающих рост и выживание отдельных видов растений. С высотой над уровнем моря тесно связаны такие показатели как: среднегодовая температура, количество осадков, мощность почвенного покрова и многие другие экологические характеристики. Наличие выраженных высотных градиентов позволяет не только изучать влияние экологических факторов среды на фитоценозы, но и моделировать изменения растительного покрова при различных сценариях климатических изменений.

Целью данной работы было изучение экологических особенностей, структуры и продуктивности ценопопуляций *Vaccinium vitis-idaea* L. по высотному градиенту в светлохвойных лесах Икатского хребта (Северное Прибайкалье). Суровые климатические условия, характерные для этой территории, а также увеличивающиеся темпы хозяйственного освоения, определяют актуальность проведения исследования.

Натурные работы проводили в светлохвойных лесах в конце вегетационного периода (последняя декада августа) на ключевых участках (КУ), заложенных по высотному градиенту от подножия хребта до водораздельной возвышенности с шагом 50-100 м (от 612 м н.у.м. до 1189 м н.у.м) по общепринятым методикам

(Методы..., 2002). На каждом КУ делались геоботанические и лесотаксационные описания. Экологическая оценка условий фитоценозов проводилась по шкалам Д. Н. Цыганова с помощью программы IBIS 6.2. При изучении ценопопуляции (ЦП) использовали общепринятые методики (Ценопопуляции..., 1976), за счетную единицу был принят парциальный куст. Для определения структуры ЦП, запаса надземной фитомассы и морфометрических параметров растений случайным способом закладывали 10 площадок размером 0,25 м².

В результате обработки геоботанических описаний по индикационным экологическим шкалам были получены балловые характеристики местообитаний *V. vitis-idaea* (таблица).

Таблица

Краткая характеристика ключевых участков, заложенных по высотному градиенту на Икатском хребте

№ КУ	Фитоценоз	Высота н.у.м, м	Состав древостоя	Полнога	Тип почвы	Экологические шкалы ³						
						Tm	Hd	Tr	Nt	Rc	Lc	fH
1	С. ¹ осоковый	612	10С	0,6	ДПБ ²	7,4	11,4	6,7	5,4	6,9	3,1	6,9
2	С. рододендроновый	718	10С	0,6	ДПБ	6,7	12,1	4,9	3,7	6,9	3,5	5,3
3	С. рододендроновый	750	10С+Л	0,6	Л	6,8	12,3	4,9	4,2	6,4	3,4	5,5
4	С. рододендроновый	900	7С3Л	0,7	ДПБ	6,5	12,8	4,6	3,8	6,2	3,2	4,5
5	Л. бруснично-осоковый	1000	7Л3С	0,7	ДПБ	6,0	13,1	5,7	4,4	5,1	3,4	4,3
6	Л. рододендрово-брусничный	1102	8Л2С	0,6	Л	6,0	13,6	5,5	4,5	5,1	3,7	4,1
7	Л. брусничный	1144	10Л+С	0,7	ДПБ	5,9	13,7	4,8	3,8	4,4	3,7	3,8
8	Л. багульниково-брусничный	1199	10Л+С	0,6	Л	5,3	13,2	4,3	3,7	3,6	3,6	2,9

Примечание: 1: С – сосняк, Л – лиственничник; 2: Тип почвы – ДПБ – дерново-подбур, Л – литозем; 3: Tm – термоклиматическая характеристика, Hd – увлажнение почвы, Tr – солевой режим почв, Nt – богатство почв азотом, Rc – кислотность почвы, Lc – освещенность fH – переменность увлажнения почв.

Сравнительный анализ данных показал, что по высотному градиенту амплитуда колебаний факторов среды находится в пределах 0,6-4,0 балла, при этом наиболее значимо изменяются такие показатели, как влажность и кислотность почвы. Исходя из данных термоклиматической шкалы *V. vitis-idaea* предпочитает диапазон от эубореального до мезобореального типов режима (высота н.у.м. 1000-1200 м), где проективное покрытие вида варьирует от 35 до 70%. При переходе в суббореальную зону (высота н.у.м. < 900 м) доля участия брусники в напочвенном покрове резко снижается до 10-15%. По шкале увлажнения (Hd, fH) она занимает местообитания с относительно-устойчивым увлажнением и относится к видам влажно-лесолуговой группы.

В фитоценозах с сухолесолуговым режимом проективное покрытие вида снижается до 5-10%. Отмечено, что *V. vitis-idaea* предпочитает местообитания с сильнокислыми/кислыми почвами, на слабокислых почвах доля ее участия в травяно-кустарничковом ярусе сокращается. В экологических рядах солевого режима (Tr) и богатства почв азотом (Nt) брусника занимает местообитания с небогатыми (бедными) почвами. В ряду освещенности (Lc) для этого вида характерен диапазон от полуоткрытых пространств до светлых лесов. Корреляционный анализ данных показал, что проективное покрытие *V. vitis-idaea* прямо пропорционально зависит от увлажнения почвы и освещенности ($r = 0,74-0,78$, $p < 0,05$) и обратно пропорционально от кислотности почвы и переменности ее увлажнения ($r = -0,88-0,92$, $p < 0,05$).

Оценка потенциальной экологической валентности (PEV) показывает, что данный вид является по отношению к увлажнению, солевому режиму и богатству почв азотом гемистеновалентным (0,35-0,45), кислотности и переменности увлажнения почв – мезовалентным (0,46-0,55), освещенности – эвривалентным (0,88). Общий индекс толерантности по почвенным шкалам составляет 0,44, что указывает на гемистенобионтность. Низкие значения реализованной экологической валентности (REV = 0,07-0,36) свидетельствуют о том, что в пределах района исследований растения используют незначительную часть потенциальной экологической амплитуды (PEV = 0,35-0,88). Оценка эффективности освоения экологического пространства видом, проведенная на основе коэффициентов экологической эффективности ($K_{ec.eff}$) показала, что охвачен незначительный диапазон амплитуд большей части экологических факторов ($K_{ec.eff} = 7,9-35,6\%$). Наибольшее экологическое пространство освоено видом по фактору переменности увлажнения почвы (fH) – 65,4% и ее кислотности (Rc) – 54,3%.

Изученные нами ЦП *V. vitis-idaea* в лиственничниках (высота н.у.м. больше 900 м) были нормального типа и характеризовались левосторонним онтогенетическим спектром с высокой долей виргинильных и генеративных кустов в их составе (рисунок).

По мере снижения высоты и изменения состава лесообразующих пород (увеличение доли сосны) онтогенетические спектры становятся сначала бимодальными, а затем неполночленными часто с прерывистым одновершинным правосторонним спектром. Небольшой пик в спектре приходится на виргинильные растения. Согласно классификации «дельта-омега» ЦП 1, 2 относятся к зреющим, ЦП 3, 4, 5 переходные/зреющие, а ЦП 6, 7, 8 – переходные/молодые.

Для оценки влияния условий произрастания на онтогенетическую структуру ЦП также был использован корреляционный анализ. Выявлена положительная зависимость доли участия прегенеративной и молодой генеративной фракции в ЦП от увлажнения почвы ($r = 0,63-0,78$, $p < 0,05$); генеративной – от солевого режима почвы ($r = 0,51-0,66$, $p < 0,05$) и освещенности ($r = 0,54-0,77$, $p < 0,05$). Это свидетельствует о том, что в более влажных условиях и при оптимальной освещенности создаются благоприятные условия для вегетативного

размножения вида (активизация спящих почек на корневищах, что приводит к образованию многочисленных побегов дополнения). В результате этого может происходить омоложение и увеличение плотности ЦП за счет молодых парциальных кустов.

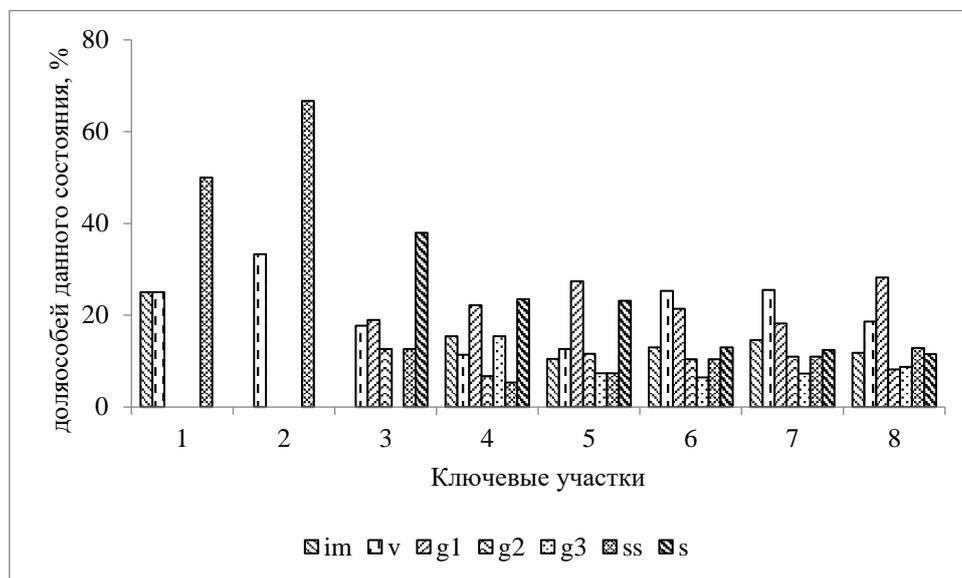


Рисунок. Онтогенетическая структура ценопопуляций *V. vitis-idaea* по высотному градиенту Икатского хребта

Одним из важных параметров ЦП, оказывающих влияние на показатели роста и морфометрическую дифференциацию особей, является плотность. Наиболее высокие значения плотности парциальных кустов отмечены в лиственничнике багульниково-брусничном (КУ 8-778 экз./м²), низкие – в сосняке осоковом (КУ 1-15 экз./м²).

В качестве индикатора изменений условий произрастания часто используют количественные морфометрические параметры листьев. Проведенный вариационный анализ данных показал, что наиболее широкий диапазон изменчивости характерен для высоты парциальных кустов *V. vitis-idaea* и площади листовой пластинки ($CV = 40-55\%$), несколько уже он для длины и ширины листа ($CV = 15-20\%$). Относительным постоянством характеризуется длина побега текущего года ($CV = 10\%$). Отмечено, что в лиственничниках растения брусники имеют большую высоту, чем в сосняках. При этом значения площади листьев и их ширины были выше на КУ, расположенных в средней части профиля. Обнаружено, что значимое влияние на высоту растений, ширину и площадь листьев оказывают влажность, солевой режим почвы, а также освещенность ($r = 0,49-0,76, p < 0,05$). Длина листьев в большей степени зависит от солевого режима почв и освещенности ($r = 0,58-0,63, p < 0,05$). На градиенте возрастающего увлажнения наблюдается тенденция к увеличению проективного покрытия, плотности кустов, но при этом размеры листовых пластинок уменьшаются. Вероятно, наблюдаемый при высокой плотности растений дефицит питательных веществ в почве ограничивает рост листовой пластинки.

Варьирование морфометрических параметров растений *V. vitis-idaea*, а также проективного покрытия и плотности кустов отражается на запасе надземной фитомассы в ЦП. Более продуктивные ЦП отмечены в диапазоне высот 900-1200 м н.у.м. (КУ 6-8), где масса листьев была достоверно выше, чем в нижней части профиля (КУ 1-3). Выявлены связи высокого уровня значимости между запасом надземной фитомассы *V. vitis-idaea* и плотностью парциальных образований ($r = 0,78, p < 0,05$); общим запасом надземной фитомассы и массой листьев ($r = 0,97, p < 0,05$), массой листьев и массой стеблей ($r = -0,69, p < 0,05$).

Исследования выполнены в рамках госзадания № 121030900138-8.

ПРИМЕЧАНИЯ

Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИХимии СПбГУ, 2002. 240 с.

Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 217 с.

УДК 550.47

Барановская Н. В.

*Национальный исследовательский Томский политехнический университет
г. Томск, Россия*

ОБ АКТУАЛЬНОСТИ ИЗУЧЕНИЯ ОРГАНИЗМА И НАДОРГАНИЗМЕННЫХ СИСТЕМ В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ БИОСФЕРЫ

В статье приведен обзор литературы и приведены собственные данные по обширным исследованиям живого вещества биосферы в условиях ее глобального изменения. Отмечается изменение элементного состава и появление специфичных микроминеральных форм химических элементов в зависимости от специфики локальной эколого – геохимической ситуации на фоне постоянства содержания при рассмотрении обширных территорий и обобщения показателей. Сделан вывод о необходимости смены подходов к рассмотрению причин возникновения патологических состояний животных и человека с переходом на анализ металлов – органических форм соединений.

Ключевые слова: химические элементы, микроминеральные фазы, живые организмы, эколого – геохимическая ситуация, патологии животных и человека, техногенез.

Baranovskaya N. V.

*National Research Tomsk Polytechnic University
Tomsk, Russia*

THE RELEVANCE TO STUDY THE ORGANISM AND SUPRAORGANISMAL SYSTEMS UNDER BIOSPHERE TECHNOGENIC TRANSFORMATION

The article provides the literature review and presents our own data on extensive research of the biosphere living matter under global changes condition. The change in elemental composition and the appearance of specific micromineral forms of chemical elements is observed. It depends on the local ecological and geochemical situation specifics against the constant background considering vast territories and generalizing indicators. It is important to change approaches to reveal the causes of animal's and human's pathological conditions by application of metal-organic forms of compounds analysis.

Key words: chemical elements, micromineral phases, living organisms, ecological and geochemical situation, animal and human pathologies, technogenesis.

С развитием человеческого общества возрастает степень антропогенной нагрузки. При этом масштабы неблагоприятного воздействия токсических выбросов и отходов промышленного производства на окружающую среду и их длительное накопление достигли таких критических значений, что речь может идти о «хронической биогеопланетарной патологии» (Ю. П. Гичев, 2000, стр. 13). Наряду с биогеохимическими эндемиями природного происхождения становится возможным возникновение эндемических болезней, являющихся реакцией на аномальный состав природной среды, измененной техногенной деятельностью человека (Ревич и др., 2003; Скальный, 2004; Бабенко, 2001 и др.). Наиболее полно взаимосвязь между причиной многих болезней, в том числе и эндемичного характера и средой обитания человека раскрывает новое направление науки, получившее распространение благодаря трудам В. Л. Сусликова – геохимическая экология болезней (Сусликов, 2000). В Швеции в 2000-х активно обсуждалась проблема становления новой дисциплины, под названием «Медицинская геология», необходимость создания которой вытекает из той огромной роли, которую играет окружающая среда при формировании химического состава живых организмов и возникновении патологических состояний человека. В рамках этой новой научной дисциплины реализованы исследования разных территорий на предмет влияния геологических факторов на состояние здоровья человека («Umweltmedizin...», 1999; «Essential...», 2005; Selinus et.al., 2010). Изучение результатов воздействия на живые организмы проводится на стыке различных научных и отраслевых направлений изучения окружающей среды. Поэтому именно здесь необходимо взаимопонимание между специалистами различного профиля и увязка различных понятийных баз (Эммануэль, 1982; Саэт и др., 1990; Агаджанян, 2006 и др.). Ярким примером является монография Г. К. Барашкова «Медицинская бионеорганика» (2011), в которой представлен материал и по аналитическим методам, применяемым для анализа химических элементов в живом организме, в частности, в организме человека, и характеристика самих элементов, и последствие дисбаланса

элементного гомеостаза. Автором ярко показана необходимость смены парадигмы в современной медицине и рассмотрения роли неорганической компоненты в биохимических процессах. В настоящее время признается, что роль минеральной и органической частей в обмене веществ равноценна. Считается, что органические вещества состоят из 6 элементов (H, C, O, N, S, P), образующих около 100 функциональных групп, определяющих химические свойства молекул. Функциональные группы органических молекул легко отдают свои электроны ионам присутствующих металлов, образуя комплексы с разными константами устойчивости. Таким образом, в организме образуются элементоорганические, преимущественно – оптически активные (хиральные) молекулы, образующие хелатные соединения с металлами и в норме обеспечивающие в организмах металл – лигандный гомеостаз (МЛГ) (Барашков, 2011). В условиях техногенного преобразования биосферы в биогеохимические циклы могут встраиваться элементы, которые способны кардинально изменять МЛГ живых организмов, вызывая патологические состояния, лечение которых будет малоэффективным. В окружающей среде появляются химические элементы, ранее отсутствовавшие (Pu, Am и др.), увеличивается концентрация и степень рассеянности элементов. В связи с изучением степени воздействия человека на природную среду, было установлено, что на особенности развития живого организма и его химический состав интенсивно влияют процессы антропогенного (техногенного) характера, в том числе электромагнитное излучение (Плеханов, 1996 и др.), радиоактивные и химические компоненты (Криволицкий, 1984; Рихванов, 1997, 2009, 2017 и др.). Антропогенное загрязнение по определению В. С. Безеля (2006) – вызванная деятельностью человека неблагоприятная модификация естественной природной среды, имеющая своим следствием изменение сложившихся потоков вещества, энергии, радиационного фона и проявляющаяся в изменении состояния биоты. По мнению авторов книги «Экогеохимия Западной Сибири» эти изменения грозят не только необратимыми преобразованиями главных компонентов жизнеподдерживающих систем и даже полным их разрушением, но и порождением новых, неизвестных доселе процессов, враждебных современным биологическим сообществам («Экогеохимия...», 1996). В современных условиях, характеризующихся значительным антропогенным давлением, необходимо приложить все усилия для сохранения жизни на Земле. Для этого необходимо вести количественную оценку имеющегося геохимического фона и его изменения, установить закономерности воздействия компонентов среды на биоту, выяснить фоновые показатели, при которых возможны адаптационные процессы в организме и надорганизменных системах, установить индикаторы неблагополучия природной среды для функционирования живых организмов, в том числе человека. В этом плане проведение крупномасштабных исследований территории России по изучению диапазонов колебаний химических элементов в составе волос населения является весьма значимой работой («Элементный статус населения России», 2010).

Масштабы изменения геохимического состава биосферы колоссальны. Они обусловлены множеством факторов, в том числе нарастающей интенсивностью извлечения полезных ископаемых и стремительным развитием технического прогресса. Интенсивные исследования влияния естественных и антропогенных процессов на глобальные изменения природной среды являются характерными практически для всех развитых стран. Они проводятся в рамках специальных международных и национальных программ, а также в многочисленных программах экологического направления («Глобальные...», 2001 и др.). Стало очевидным необходимость изучения и понимания этих процессов для целей прогнозирования и минимизации их негативных влияний для человечества в целом. Ряд авторов, изучающих глобальные процессы, происходящие в биосфере, отмечают, что реакции живых систем не всегда являются прямолинейными и предсказуемыми. Так, изучение периодических изменений глобального характера (Добрецов, Чумаков, 2001) позволило установить, что биотические компоненты биосферы «...благодаря свойственному им гомеостазису, поведенческой и эволюционной гибкости, устойчивости создаваемых ими экосистем, реагировали на климатические изменения не столь однозначно и предсказуемо, как косные элементы» (стр. 21). Это свойство живого – реагировать неоднозначно, исходя из адаптационных свойств организмов, вырабатываемых в ходе эволюции и приспособления к условиям обитания, проявляется и при рассмотрении изменений элементного состава отдельных организмов. Так, Хопкин и Мартин (Hopkin, Martin, 1983) показали, что хищные многоножки (Chilopoda), отловленные на местах с повышенным содержанием цинка, кадмия, свинца, меди, показывают большую устойчивость к провокационному действию токсических факторов, по сравнению с животными фоновых участков (Безель, Панин, 2008). Существует множество других примеров (Жуйкова, 2022 и др.). Неоднозначный характер резистентности может объясняться как свойствами самого организма, так и спецификой факторов, по отношению к которым она вырабатывается. В работе В. Н. Позолотиной с соавторами (2009), в частности, отмечается, что биологические последствия хронического действия радиации проявляются в последующих поколениях даже после снятия этого стресса, в то время как тяжелые металлы не оставляют тяжелых последствий потомству. Кроме того, реакция живых систем зависит от уровня их организации. Например, Л. П. Брагинский (1984) вполне обоснованно отмечает, что «...если для отдельного индивидуума смерть означает страшнейшее и последнее поражение в борьбе за существование, то для популяции массовая смертность – всего лишь отсев менее приспособленных особей и некоторая реорганизация биологической системы, обеспечивающая ее сохранность» (Безель, 2006, стр. 23). Если говорить о клеточно-тканевом уровне организации, то отдельная функционально зрелая клетка даже после относительно больших доз токсиканта живет и выполняет свои функции. Кстати, еще в 1964 году Н. В. Тимофеев-Ресовский предполагал, что ключ к пониманию процессов дифференциации клеток при онтогенезе лежит в изучении микроэлементов.

Однако, когда речь идет о выживаемости человечества и в конкретном случае – о жизни и смерти отдельного человека, мы не можем рассматривать проблему отрешенно и в общем. Как бы ни критиковался антропоцентристский подход, однако для нас важно сохранение жизни и здоровья людей в первую очередь. Насколько сильны изменения, происходящие в биосфере, и как это отразится на состоянии здоровья человека – это актуальнейшие вопросы, перед которыми стоит человечество. К сожалению, мы не имеем достаточных данных, чтобы оценить средние показатели элементного состава организма человека, хотя эту задачу ставил В. И. Вернадский еще на заре прошлого столетия. Он писал: «Главным недостатком является отсутствие полного элементарного анализа живого вещества... Мы не имеем их даже, например, для такого организма, каким является человек, организм которого изучается уже целые столетия...» (Вернадский, 1960). Именно на решение этой задачи направлены наши усилия. С применением современных подходов и аналитических возможностей мы проводим исследования, которые позволили определить содержание более 60 химических элементов в организме млекопитающих, включая организм человека. Анализ доступных нам обобщений и сводок, а так же наши собственные данные полученные для организма млекопитающих (растительоядные и всеядные), а так же для зольного остатка человека и для его отдельных тканей и органов, позволяют утверждать, что по – видимому, для более высокоорганизованных систем живых организмов характерна возрастающая по мере эволюции независимость состава внутренней среды от состава окружающих природных сред («Человек...», 1977; Эмсли, 1993; Ершов, 2003; Ермаков, 2003, 2008; Алексеенко, 2000, 2006; Bowen, 1979; Lindh, 2005; Кист, 1987; Kabata – Pendias, 2007; Барановская и др., 2015). По-видимому, живые организмы выработали эффективные способы компенсации избыточного поступления химических элементов. Стабильность состава мы наблюдаем при сравнении выборок, сделанных по значительно большим территориям и при рассмотрении медианных и средних значений. При этом, нами отмечен весьма существенный диапазон колебаний содержаний химических элементов и увеличение частоты встречаемости аномальных значений на локальных территориях, где происходит поглощение значительных количеств элементов, вызванное природно-техногенными геохимическими факторами. Следует отметить, что в составе живого вещества довольно отчетливо проявляются как глобальные, так региональные и местные особенности, отражающие специфику геохимических фонов, в том числе аномально высоких (Panichev et al., 2023). Для таких территорий характерным является встречаемость специфичных микроминеральных фаз химических элементов в тканях (Ильенок и др., 2023). Нами установлено, что фактор наличия локальных геохимических аномалий как природного, так и техногенного происхождения, формирует специфику не только нормально функционирующих систем органов и тканей, но и патологически измененных (Denisova et al., 2020). Вопрос о причинно-следственных связях в данных отклонениях от нормы остается весьма

индивидуальным и зависит как от специфики ситуации, специфики процесса, так и от индивидуальных особенностей организма.

В целом, изучение закономерностей поступления химических элементов из внешних сред в живые системы позволяет установить причины возникновения микроэлементозов, выявить возможные условия возникновения адаптационных механизмов, особенно в условиях возрастающего влияния факторов техногенной природы. Поэтому аспекты изучения взаимодействия биотических и абиотических факторов всегда будут представлять научный интерес.

ПРИМЕЧАНИЯ

Экология человека в изменяющемся мире / Н. А. Агаджанян, С. И. Александров, О. И. Аптикаева и др.; под ред. В. А. Черешнева. Екатеринбург: Уро РАН, 2006. 570 с.

Алексеевко В. А. Экологическая геохимия. М.: Логос, 2000. 627 с.

Алексеевко В. А. Эколого-геохимические изменения в биосфере. Развитие, оценка: монография. М.: Университетская книга; Логос, 2006. 520 с.

Бабенко Г. А. Микроэлементозы человека: патогенез, профилактика, лечение // Микроэлементы в медицине. 2001. Т. 2. Вып. 1. С. 2–5.

Очерки геохимии человека: монография / Н. В. Барановская, Л. П. Рихванов, Т. Н. Игнатова и др. Томский политехнический университет. Томск: Дельтаплан, 2015. 378 с.

Барашков Г. К. Медицинская бионеорганика. Основы, аналитика, клиника. М.: Издательство БИНОМ, 2011. 512 с.

Безель В. С., Большаков В. Н., Воробейчик Е. Л. Популяционная экотоксикология. М., 1994. 80 с.

Безель В. С. Экологическая экотоксикология: популяционный и биоценотический аспекты / под ред. Е. Л. Воробейчика. Екатеринбург: Гощицкий, 2006. 280 с.

Безель В. С., Панин М. С. Экотоксикология: учебник для вузов / под ред. А. Г. Сармурзиной. Алматы: Раритет, 2008. 344 с.

Учение В. И. Вернадского о биохимических циклах и роль трофической структуры биоценоза в их стабилизации в фоновых условиях и при химическом загрязнении среды / В. С. Безель, Е. А. Бельский, Т. В. Жуйкова и др. // Проблемы биогеохимии и геохимической экологии. 2008. № 4 (8). С. 16–20.

Вернадский В. И. Химический состав живого вещества в связи с химией земной коры // Избранное собр. сочинений. М.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 5. С. 141–160.

Гичев Ю. П. Экологическая обусловленность основных заболеваний и сокращения продолжительности жизни. Новосибирск: СО РАМН, 2000. 90 с.

Глобальные изменения природной среды – 2001 / гл. ред.: Н. Л. Добрецов, В. И. Коваленко. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2001. 373 с.

Добрецов Н. Л., Чумаков Н. М. Глобальные периодичности в эволюции литосферы и биосферы // Глобальные изменения природной среды. Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2001. С. 11–26.

Общая химия. Биофизическая химия. Химия биогенных элементов: учеб. для вузов / Ю. А. Ершов, В. А. Попков, А. С. Берлянд и др. ; под ред. Ю. А. Ершова. 4-е изд., стер. М.: Высшая школа, 2003. 560 с.

Ермаков В. В. Биогеохимическая эволюция таксонов биосферы в условиях техногенеза // Техногенез и биогеохимическая эволюция таксонов биосферы: тр. биогеохим. лаб. М. : Наука, 2003. Т. 24. С. 5–22.

Ермаков В. В., Тютиков С. Ф. Геохимическая экология животных / отв. ред. В. Т. Самохин. М.: Наука, 2008. 315 с.

Жуйкова Т. В. Растительные системы в условиях техногенной трансформации среды. ФГАОУ ВО «РГППУ». М: Наука, 2022. 339 с.

Кист А. А. Феноменология биогеохимии бионеорганической химии. Ташкент: ФАН, 1987. 236 с.

Криволицкий Д. А., Ильенко А. И. Радиоэкология. М.: Знание, 1971. 32 с.

Плеханов Г. Ф. Основные закономерности низкочастотной электромагнитобиологии. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1990. 187 с.

Современное состояние наземных экосистем Восточно-Уральского радиоактивного следа: уровни загрязнения, биологические эффекты / В. Н. Позолотина, И. В. Молчанова, Е. Н. Караваяева и др. Екатеринбург: Гощицкий, 2008. 204 с.

Ревич Б. А., Авалиани С. Л., Тихонова Г. И. Окружающая среда и здоровье населения. М.: Центр экологической политики, 2003. 149 с.

Рихванов Л. П. Общие и региональные проблемы радиоэкологии. Томск: Изд-во Том. политехн. ин-та, 1997. 384 с.

Рихванов Л. П. Радиоактивные элементы в окружающей среде и проблемы радиоэкологии: учебн. пос. Томск: STT, 2009. 430 с.

Биогеохимический мониторинг в районах хвостохранилищ горнодобывающих предприятий с учетом микробиологических факторов трансформации минеральных компонентов / Л. П. Рихванов и др.; М-во образования и науки РФ, Нац. исслед. Том. политехн. ун-т; Ин-т геологии и минералогии им. В. С. Соболева СО РАН; Ин-т нефтегазовой геологии и геофизики им. А. А. Трофимука. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2017. 437с

Скальный А. В., Рудаков И. А. Биоэлементы в медицине. М.: Оникс, 2004. 272 с.

Человек и биоэлементы: Биоэлементология как интегративный подход к основам жизни и здоровья / Скальный А. В., Киричук А. А., Побилат А. Е., Мазилина А. Н. В книге: От человека к человеку: опыт междисциплинарных исследований. Коллективная монография. Под редакцией А. В. Скального, Н. А. Лукьяновой. Москва, 2021. С. 10–28.

Сусликов В. Л. Геохимическая экология болезней. М.: Гелиос АРВ, 2000. 676 с.

Геохимия окружающей среды / Ю. Е. Саэт, Б. А. Ревич, Е. П. Янин и др. М.: Недра, 1990. 335 с.

Человек. Медико-биологические данные: доклад рабочей группы комитета II МКРЗ по условному человеку. М.: Медицина, 1977. 496 с.

Экогеохимия Западной Сибири. Тяжелые металлы и радионуклиды / Объед. ин-т геологии, геофизики и минералогии СО РАН; науч. ред. чл.-кор. РАН Г. В. Поляков. Новосибирск: Изд-во СО РАН, НИЦ ОИГГМ, 1996. 248 с.

Элементный статус населения России / Афтанас Л. И. и др.; под ред. А. В. Скального, М. Ф. Киселева; Федеральное мед.-биологическое агентство, Федеральное гос. учреждение науки Ин-т токсикологии, Санкт-Петербург: Медкнига «ЭЛБИ-СПб», 2010. (в 5 томах)

Эммануэль Н. М. Организм и физико-химические факторы окружающей среды // Город, природа, человек. М.: Мысль, 1982. С. 164–180.

Эмсли Дж. Элементы / пер. с англ. Е. А. Краснушкиной. М.: Мир, 1993. 256 с.

Bowen N. J. M. Environmental chemistry of the elements. London; New York: Academic Press, 1979. 333 p.

Trace Elements in the Lung Tissue Affected by Sarcoidosis/ Denisova O., Chernogoryuk G., Chernjavskaya G. et al. // Biological Trace Element Research. 2020. Vol. 196. № 1. P. 66–73.

Essentials of medical geology. Impacts of the natural environment on public health / ed.-in-chief O. Selinus. Elsevier Academic Press, 2005. 812 p.

The first data on micromineral modes of elements in the hair of mammals in Primorsky krai / Ilenok S. S., Baranovskaya N. V., Panichev et al. // Bulletin of the Tomsk Polytechnic University, Geo Assets Engineering. 2023. Vol. 334 (2). P. 34–45.

Hopkin S. P., Martin M. H. Heavy metals in the centipede *Lithobius variegates* // Environmental Polluton, Chemical and Physical. 1983. Series B. Vol. 6 (4). P. 309–318.

Kabata-Pendias A. Trace Elements from Soil to Human. Berlin; Heidelberg : Springer-Verlag, 2007. 519 p.

Lindh U. Biological functions of the elements // Essentials of Medical Geology. Elsevier, 2005. P. 115–160.

Medical geology in Russia and the NIS / eds O. Selinus, R. B. Finkelman, J. A. Centeno et al. // Medical Geology a Regional Synthesis / Series: International Year of Planet Earth. New York: Springer Science; Business Media, 2010. 559 p.

The Main Cause of Geophagy According to Extensive Studies on Olkhon Island, Lake Baikal / Panichev A. M., Baranovskaya N. V., Seryodkin I. V. et al. // Geosciences (Switzerland). 2023. 13 (7), art. no. 211.

Umweltmedizin: Grundlage der Umweltmedizin – klinische Umwelten – ökologische Medizin. New York: Georg Thieme Verlag, 1999. 740 p.

Богданов Г. А.¹, Бекмансуров М. В.²

¹Государственный природный заповедник «Большая Кокшага»

²Марийский государственный университет
г. Йошкар-Ола, Россия

АСТРАГАЛ СЕРПОВИДНЫЙ НА СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ АРЕАЛА

Приведены сведения о произрастании *Astragalus falcatus* Lam. в Республике Марий Эл. С использованием геоботанических, популяционных и фитоиндикационных методов охарактеризованы условия произрастания и лимитирующие факторы, ограничивающие распространение этого лесостепного вида в подзоне хвойно-широколиственных лесов.

Ключевые слова: астрагал серповидный, предел ареала, редкий вид, лимитирующие факторы, остепненные склоны.

Bogdanov G. A.¹, Bekmansurov M. V.²

¹State Nature Reserve «Bolshaya Kokshaga»

²Mari State University
Yoshkar-Ola, Russia

ASTRAGALUS FALCATUS AT THE NORTHERN LIMIT OF ITS DISTRIBUTION AREA

Information is provided on the growth of *Astragalus falcatus* in the Republic of Mari El. Using geobotanical, population and phytoindication methods, the growing conditions and factors limiting the distribution of this forest-steppe species in the subzone of coniferous-deciduous forests were characterized.

Key words: *Astragalus falcatus*, distribution area, rare species, limiting factors, steppe slopes.

Астрагал серповидный *Astragalus falcatus* Lam. – многолетнее травянистое растение семейства *Fabaceae*, лесостепной вид, внесенный в Красную книгу Республики Марий Эл (2023) со статусом редкий. Ценопопуляции (ЦП) вида обнаружены только на востоке республики, в Мари-Турекском районе в составе разнотравных лугов и опушечных фитоценозов на песчано-известняковых осыпях по остепненным склонам останцевых возвышенностей. Одно из местообитаний было описано Л. Н. Васильевой в 1933 г. (Васильева, Абрамов, 1981). В дальнейшем на протяжении 75 лет *A. falcatus* не встречался и во флоре республики имел статус «возможно исчезнувший». Еще 2 местообитания были обнаружены в 2008 и 2022 гг.

Далее приводится описание одной из ЦП, расположенной на границе с Республикой Татарстан рядом с трассой магистрального нефтепровода

Холмогоры – Клин на крутом, местами осыпающемся склоне возвышенности крутизной 25-35%. Верхнюю часть склона занимает редколесье, ниже его располагаются куртины можжевельника обыкновенного высота и диаметр которых достигает 4 м. В средней части склона сформировался смолёвково-люцерново-разнотравный фитоценоз с участием можжевельника и шиповника лугового. Проективное покрытие можжевельника составляет 10%, травянистого яруса – 55%, почвенные обнажения занимают до 10%. Имеется моховый покров (до 35%), в котором преобладает мох абиединелла елеобразная. Здесь же встречаются колонии ностока обыкновенного.

Число видов травянистых растений – 34. Астрагал серповидный характеризуется довольно высоким средним обилием (1 – по шкале Браун-Бланке). Здесь же, но с меньшим обилием произрастает еще 1 вид, включенный в Красную книгу Марий Эл – *Oxytropis pilosa* (L.) DC

Таблица

Состав фитоценоза с участием астрагала серповидного

Вид	Обилие	Вид	Обилие
<i>Juniperus communis</i> L.	1	<i>Poa angustifolia</i> L.	+
<i>Rosa pratorum</i> Sukaczew	+	<i>Nonea pulla</i> DC.	+
<i>Silene nutans</i> L.	3	<i>Festuca rubra</i> L.	+
<i>Medicago falcata</i> L.	1	<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg.	+
<i>Achillea millefolium</i> L.	1	<i>Oxytropis pilosa</i> (L.) DC.	+
<i>Astragalus falcatus</i> Lam.	1	<i>Sedum acre</i> L.	+
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	1	<i>Galium mollugo</i> L.	+
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	1	<i>Artemisia absinthium</i> L.	+
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	+	<i>Anthemis tinctoria</i> L.	+
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	+	<i>Cichorium intybus</i> L.	+
<i>Veronica teucrium</i> L.	+	<i>Poa pratensis</i> L.	+
<i>Dactylis glomerata</i> L.	+	<i>Hieracium pilosella</i> L.	+
<i>Erysimum canescens</i> Roth	+	<i>Hieracium caespitosum</i> Dumort.	+
<i>Fragaria viridis</i> (Duchesne) Weston	+	<i>Hieracium</i> sp	+
<i>Polygala amarella</i> Crantz	+	<i>Dracocephalum thymiflorum</i> L.	+
<i>Amoria montana</i> (L.) Sojak	+	<i>Verbascum nigrum</i> L.	r
<i>Trifolium pratense</i> L.	+	<i>Senecio jacobaea</i> L.	r
<i>Leontodon hispidus</i> L.	+	<i>Abietinella abietina</i> (Hedw.) C. Muell.	2
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	+	<i>Nostoc commune</i> Vaucher	+

Фитоиндикационная оценка с использованием экологических шкал Д. Н. Цыганова (1983) показала, что местообитания астрагала серповидного характеризуются довольно богатыми слабокислыми, близкими к нейтральным почвам с лугово-степным/сухолесолуговым слабопеременным увлажнением. В спектре эколого-ценотических групп сосудистых растений доминируют виды свежих и сухих лугов, а также луговостепные виды.

Состояние ЦП *A. falcatus* в средней части склона мы оцениваем как удовлетворительное. Большинство особей во время обследования и в 2022, и в 2023 г. находились в генеративном состоянии.

Факторами, лимитирующими распространение этого вида, являются: расположение ЦП на пределе ареала, зарастание склонов древесной растительностью и выпас скота. В верхней части склона в будущем возможно ее угнетение подростом деревьев и кустарников. У подножия склона, где крутизна незначительная, осуществляется выпас скота. При этом астрагал серповидный является хорошим кормовым растением (Абрамов, 2008).

ПРИМЕЧАНИЯ

Абрамов Н. В. Флора Республики Марий Эл: справочное пособие. Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2008. 195 с.

Васильева Л. Н., Абрамов Н. В. Материалы к флоре Марийской АССР / Флора Марийской АССР и вопросы ее охраны. Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 1981. С. 22–43.

Красная книга Республики Марий Эл. Растения. Грибы. Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2023. 352 с.

Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 197 с.

УДК 504.054

Большакова А. Д., Зазнобина Н. И.

*Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет имени Н. И. Лобачевского»
г. Нижний Новгород, Россия*

КАНЦЕРОГЕННЫЙ РИСК КАК ИНДИКАТОР ЗАГРЯЗНЕНИЯ АТМОСФЕРНОГО ВОЗДУХА В МЕГАПОЛИСЕ (НА ПРИМЕРЕ Г. НИЖГИЙ НОВГОРОД)

В работе представлены результаты исследований по анализу содержания поллютантов в атмосфере мегаполиса (на примере г. Нижний Новгород) и оценке канцерогенных рисков для населения. Расчёт индивидуальных канцерогенных рисков для здоровья населения показал низкие уровни по формальдегиду (10^{-5}), бензолу (10^{-5}) и этилбензолу (10^{-6}), что соответствует предельно допустимому риску. При оценке популяционных рисков установлено, что присутствие в атмосферном воздухе г. Нижний Новгород формальдегида, бензола и этилбензола может провоцировать 70, 64 и 9 дополнительных случаев злокачественных новообразований в год соответственно.

Ключевые слова: канцерогенный риск, здоровье населения, атмосферный воздух, загрязнения воздуха, оценка риска, мегаполис.

Bolshakova A. D., Zaznobina N. I.
National Research Nizhny Novgorod State University
named after N. I. Lobachevsky
Nizhny Novgorod, Russia

CARCINOGENIC RISK AS AN INDICATOR OF AIR POLLUTION IN A MEGA CITY (BASED ON THE EXAMPLE OF G. N. NOVGOROD)

The paper presents the results of research on analyzing the content of pollutants in the atmosphere of megapolis (on the example of N. Novgorod) and assessment of carcinogenic risks for the population. The calculation of individual carcinogenic risks to public health showed low levels of formaldehyde (10^{-5}), benzene (10^{-5}) and ethylbenzene (10^{-6}), which corresponds to the maximum permissible risk. When assessing population risks it was found that the presence of formaldehyde, benzene and ethylbenzene in the atmospheric air of N. Novgorod can provoke 70, 64 and 9 additional cases of malignant neoplasms per year, respectively.

Key words: carcinogenic risk, public health, atmospheric air, air pollution, risk assessment, metropolis.

Загрязнение атмосферного воздуха в городах является одной из крупнейших мировых проблем в области экологии и здравоохранения. По оценкам исследования «Глобальное бремя болезней», в 2019 году 4,14 миллиона смертей были связаны с загрязнением атмосферного воздуха. Воздействие загрязненного атмосферного воздуха на здоровье людей вызывает растущую озабоченность по мере того как научные исследования выявляют все больше связей между наличием в воздухе поллютантов и серьезными проблемами со здоровьем среди различных возрастных групп (WHO, 2015, 2019).

Согласно последним исследованиям загрязнение воздуха в наибольшей степени влияет на смертность от болезней системы кровообращения. Хроническое и постоянное воздействие загрязненного воздуха увеличивает прогрессирование атеросклеротических поражений и оказывает неблагоприятное влияние на регуляцию артериального давления, периферический тромбоз и функцию эндотелия. По данным ВОЗ, наибольший вклад атмосферный воздух городов, содержащий взвешенные частицы (PM_{10} , $PM_{2.5}$) вносит в смертность от инсульта и ишемической болезни сердца (72%). У населения мегаполисов отмечается значимая связь между уровнем загрязнения атмосферного воздуха формальдегидом и болезнями эндокринной системы. Также следует учитывать роль загрязненного воздуха в развитии респираторных заболеваний, включая острые респираторные инфекции и хронические обструктивные заболевания легких (WHO, 2023; Салтыкова, 2020; Bhatnagar, 2006; Gold, Mittleman, 2013; Cosselman et al., 2015; Аскарова, 2012).

С начала XXI века в РФ ежегодно регистрируются более 450 тысяч впервые выявленных случаев злокачественных новообразований. По официальным статистическим данным в России за последнее десятилетие уровень общей

онкозаболеваемости вырос в 1,5 раза, при этом лишь 2,5% населения получает лечение по поводу данной патологии (Федеральная служба государственной статистики, 2022; Кудусова, 2022). В Нижегородской области в 2022 году зарегистрировано 166 943 случаев заболеваний новообразований различной локализации, среди которых 42 218 случая было выявлено впервые. Наиболее распространёнными локализациями рака в регионе являются злокачественные новообразования молочной железы, органов дыхательной системы и новообразований кожи (Государственный доклад, 2022).

Результаты исследования

Нижний Новгород – крупный промышленный, административно-территориальный центр Приволжского федерального округа и Нижегородской области, торговый и культурный центр, аэропорт, речной порт, узел шоссейных и железнодорожных линий.

Климат в г. Н. Новгород умеренно континентальный, с холодной продолжительной зимой и тёплым, сравнительно коротким летом. Преимущественное направление ветра в Нижнем Новгороде это южное и юго-западное (Государственный доклад, 2022). Благодаря особенностям ландшафта город делится на две орографические части: правобережную (Нагорную) и левобережную (Заречную), каждая из которых характеризуется особым микроклиматом.

Основными источниками загрязнения атмосферы в г. Н. Новгород являются предприятия нефтехимической (ООО «ЛУКОЙЛ-Нижегороднефтеоргсинтез»), строительной, авиационной (ПАО «Объединённая авиастроительная корпорация») отраслей промышленности, автомобилестроения (ОАО «ГАЗ»), тепловые электростанции (ООО «Автозаводская ТЭЦ», Сормовская ТЭЦ, ОАО «Теплоэнэрга»), а также автомобильный транспорт.

Огромный объем промышленных отходов ежедневно выбрасывается в атмосферу предприятиями, работающими как на территории города, так и в городах-спутниках Нижегородской агломерации в результате переноса загрязняющих веществ розой ветров. Атмосферный воздух, более влажный в Заречной части города, не способен эффективно самоочищаться, так как в низине частым явлением бывает штиль. Выбросы множества промышленных предприятий опускаются на город вместе с вечерним или утренним туманом, оставаясь там в виде смога.

Система мониторинга воздушной среды г. Нижний Новгород включает 9 стационарных постов наблюдения (ФГБУ «Верхне-Волжское управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды») (рис. 1).

Станции подразделяются на «городские фоновые» в жилых районах (станции 1, 11, 17, 19), «промышленные», вблизи предприятий (станции 3, 4, 7, 18) и «авто» – вблизи автомагистралей или в районах с интенсивным движением транспорта (станция 5). Из числа канцерогенных веществ на стационарных постах контролируется содержание в атмосферном воздухе формальдегида, бензола и этилбензола, по которым проводится ежедневный отбор проб на определение среднесуточных концентраций.

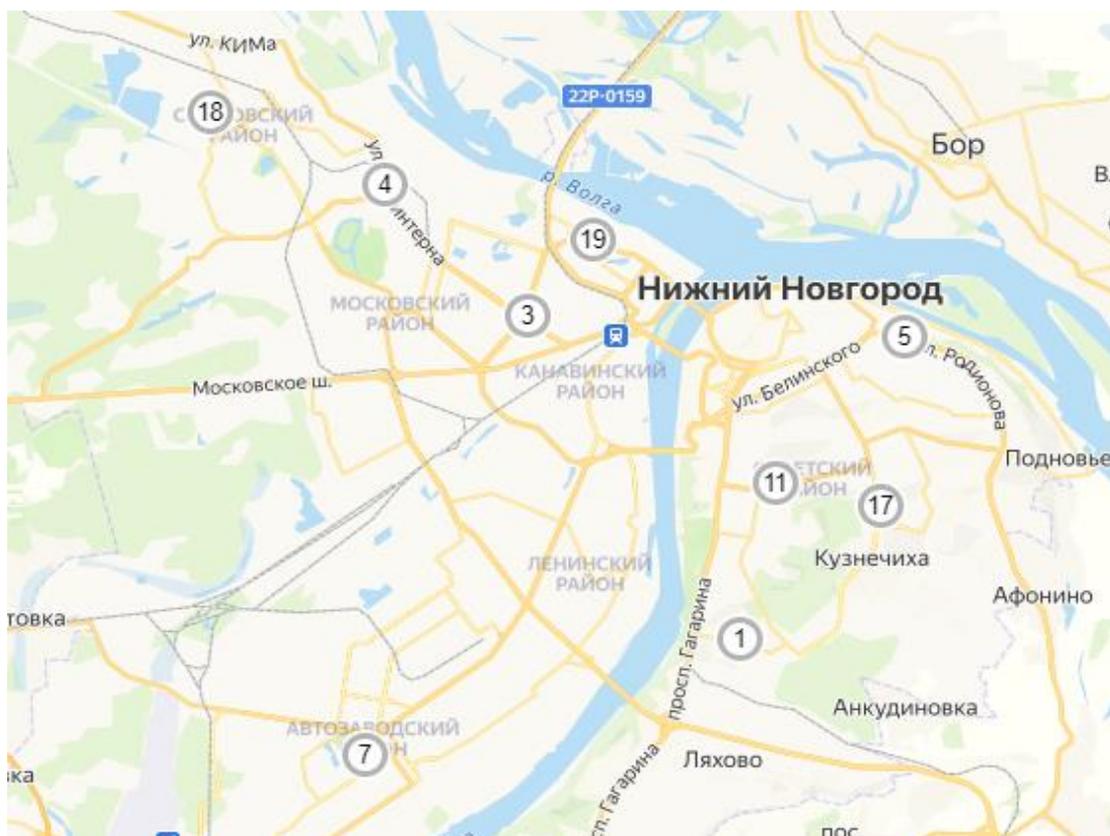


Рис. 1. Станции мониторинга воздушной среды г. Нижний Новгород

Формальдегид – вещество 2 класса опасности (канцероген 1 категории по классификации МАИР), при ингаляционном поступлении критическими органами и системами являются органы дыхания, глаза, иммунная система (Morello-Frosch, 2000), он обладает общетоксическим, раздражающим и аллергенным действием. С воздействием формальдегида связывают повышенный риск развития рака носоглотки и лейкемии (Vardoulakis, 2020; Kang et al., 2021). Значительную роль в создании высоких концентраций формальдегида в атмосферном воздухе играют промышленные предприятия, выбрасывающие в атмосферный воздух летучие органические соединения, при фотохимическом окислении которых происходит вторичное образование формальдегида. В выбросах автотранспорта среди продуктов неполного сгорания всегда присутствует формальдегид; наибольшее образование его происходит при использовании газового и дизельного топлива.

Бензол – вещество 2 класса опасности (канцероген 1 категории по классификации МАИР), при вдыхании критическими органами и системами являются костный мозг, периферическая кровь, ЦНС, кожные покровы. При хроническом воздействии бензол накапливается в жировой ткани. Бензол оказывает вредное воздействие на костный мозг, что приводит к уменьшению количества эритроцитов и, как следствие, к анемии. Он также может вызывать чрезмерное кровотечение и поражать иммунную систему. Длительное воздействие высокого уровня бензола в воздухе может вызвать лейкемию, особенно острый миелогенный лейкоз (рак кроветворящих органов).

Бензол широко используется во многих отраслях промышленности и входит в двадцатку химикатов по объему производства (Capleton, 2005).

Этилбензол – вещество 4 класса опасности (относится к категории 2В по классификации МАИР). Регулярное вдыхание высоких концентраций этилбензола приводит к угнетению центральной нервной системы, вызывает раздражение глаз и кожи, а также может вызвать отек легких (Cappaert, 2001).

В таблице 1 представлены сводные данные по загрязняющим веществам в воздухе г. Нижний Новгород, обладающим канцерогенной природой.

Таблица 1

Сводная таблица по выбросам поллютантов, обладающих канцерогенными свойствами в г. Нижний Новгород в 2022 г.

Загрязняющее вещество	CAS	Класс опасности	Класс канцерогенности	ПДКс.с. (мг/м ³)								Валовые выбросы (т/год)
				Советский	Нижегородский	Приокский	Ленинский	Московский	Канавинский	Сормовский	Автозаводский	
Формальдегид	50-00-0	2	1	0,007	0,004	0,019	0,013	0,008	0,003	0,005	0,018	77
Бензол	71-43-2	2	1	0,014	0,012	0,018	0,016	0,019	0,017	0,018	0,0190	661
Этилбензол	100-41-4	3	2В	0,008	0,005	0,008	0,007	0,009	0,008	0,008	0,009	25

Оценка канцерогенного риска проводилась в соответствии с Р 2.1.10.1920–04 «Руководство по оценке риска для здоровья населения при воздействии химических веществ, загрязняющих окружающую среду».

Концепция риска включает три взаимосвязанных элемента: оценка риска, управление риском и информирование о риске (Р 2.1.10.1920–04) (рис. 2).



Рис. 2. Основные компоненты анализа риска здоровью

В данном исследовании оценивался канцерогенный риск здоровью населения г. Нижний Новгород.

На первом этапе согласно Р 2.1.10.1920–04 рассчитывались значения индивидуального риска развития заболеваний от канцерогенных веществ (carcinogenic risk, CR) в 2022 году по формуле (1):

$$CR = LADD * SF, \quad (1)$$

где CR – индивидуальный канцерогенный риск;

LADD – среднесуточная доза в течение жизни, [мг/(кг*день)];

SF – фактор наклона [мг/(кг*день)]⁻¹.

Результаты расчёта индивидуального канцерогенного риска для населения г. Нижний Новгород от загрязнения воздуха веществами, обладающими канцерогенной природой представлены в таблице 2.

Рассчитанные значения индивидуального канцерогенного риска для жителей г. Н. Новгород за анализируемый период соответствуют низкому уровню по формальдегиду (10⁻⁶), бензолу (10⁻⁵) и этилбензолу (10⁻⁶), что по шкале приемлемости риска (Онищенко, 2014) является приемлемым.

Таблица 2

Результаты расчета индивидуального канцерогенного риска для районов г. Нижний Новгород

Район	Советский	Нижегородский	Приокский	Ленинский	Московский	Канавинский	Сормовский	Автозаводский
Значения CR _{формальд}	3,61*10 ⁻⁵	2,1*10 ⁻⁵	1,04*10 ⁻⁴	7,02*10 ⁻⁵	4,48*10 ⁻⁵	1,78*10 ⁻⁵	2,7*10 ⁻⁵	9,61*10 ⁻⁵
Значения CR _{бензол}	4,44*10 ⁻⁵	3,35*10 ⁻⁵	5,48*10 ⁻⁵	5,1*10 ⁻⁵	6,03*10 ⁻⁵	5,4*10 ⁻⁵	5,58*10 ⁻⁵	6,21*10 ⁻⁵
Значения CR _{этилбензол}	3,62*10 ⁻⁶	3,05*10 ⁻⁶	3,82*10 ⁻⁶	3,59*10 ⁻⁶	3,87*10 ⁻⁶	3,62*10 ⁻⁶	3,39*10 ⁻⁶	3,94*10 ⁻⁶

Определение величин популяционных канцерогенных рисков (population carcinogenic risk, PCR), отражающих дополнительное (к фоновому) число случаев злокачественных новообразований, способных возникнуть на протяжении жизни вследствие воздействия исследуемого фактора, проводится по формуле (2):

$$PCR = CR * POP, \quad (2)$$

CR – индивидуальный канцерогенный риск;

POP – численность исследуемой популяции, чел. (Р 2.1.10.1920-04).

Результаты расчета пожизненного популяционного канцерогенного риска (дополнительное по отношению к фоновому абсолютному числу случаев злокачественных новообразований способных возникнуть на протяжении периода средней продолжительности жизни человека, равной 70 годам, из расчета на среднюю численность населения г. Нижнего Новгорода 1 252 236 человек) при ингаляционном пути поступления канцерогенных веществ из воздуха (PCR) представлены в таблице 3.

Постоянное воздействие концентраций формальдегида и бензола, содержащихся в атмосферном воздухе г. Нижний Новгород, может вызывать появление 70 и 64 дополнительных случаев онкологических заболеваний в год соответственно у жителей г. Н. Новгород. Для этилбензола величина популяционного риска составляет 9 дополнительных случаев онкологических заболеваний в год.

Таблица 3

Результаты расчета популяционного канцерогенного риска для районов г. Нижний Новгород

Район	Советский	Нижегородский	Приокский	Ленинский	Московский	Канавинский	Сормовский	Автозаводский
Значения $PCR_{\text{формальдегид}}$	5	3	3	10	6	10	4	29
Значения $PCR_{\text{бензол}}$	7	3	5	9	13	10	8	9
Значения $PCR_{\text{этилбензол}}$	1	1	1	1	1	1	1	2

Данный риск вызывает беспокойство и требует постоянного контроля и проведения систематических мероприятий по снижению негативного воздействия формальдегида и бензола на городскую среду обитания.

Наиболее неблагоприятная ситуация по содержанию формальдегида и бензола в воздухе складывается в административных районах Заречной части г. Н. Новгород (Автозаводском, Московском, Ленинском и Канавинском районах), где сосредоточены крупнейшие промышленные предприятия города, а также имеются неблагоприятные для рассеивания загрязняющих веществ метеоусловия.

Это требует необходимости разработки и реализации мероприятий, направленных на снижение загрязнения атмосферного воздуха веществами, являющимися прекурсорами формальдегида и бензола, также веществами, участвующими в фотохимических реакциях с их образованием.

Индивидуальный и популяционный канцерогенные риски характеризуют верхнюю границу возможного канцерогенного риска на протяжении периода, соответствующего средней продолжительности жизни человека (70 лет) (Р 2.1.10.1920–04). Значения канцерогенных рисков отражают, главным образом, долгосрочную тенденцию к изменению онкологического фона.

Полученные результаты могут быть распространены среди заинтересованной части населения: среди медицинских работников, научных сотрудников, политиков, лиц, принимающих управленческие решения, а также использованы на этапах управления риском и информировании о риске в соответствующих структурах.

ПРИМЕЧАНИЯ

Р 2.1.10.1920–04. Руководство по оценке риска для здоровья населения при воздействии химических веществ, загрязняющих окружающую среду. М.; 2004. С. 1-144.

Аскарова З. Ф., Аскарлов Р. А., Чуенкова Г. А., Байкина И. М. Оценка влияния загрязненного атмосферного воздуха на заболеваемость населения в промышленном городе с развитой нефтехимией // *Здравоохранение Российской Федерации*. 2012. № 3. С. 44–47.

Кудусова Л. Х. Комплексная гигиеническая оценка канцерогенного риска здоровью населения при сочетанном воздействии внешнесредовых химических и физических факторов: дис. на соискание ученой степени канд. мед. наук. Оренбург, 2022. 214 с.

Онищенко Г. Г. Оценка и управление рисками для здоровья как эффективный инструмент решения задач обеспечения санитарно-эпидемиологического благополучия населения Российской Федерации // *Анализ риска здоровью*. 2014. № 1. С. 4–14.

Основные показатели здоровья населения и деятельности государственных медицинских организаций Нижегородской области за 2022 год // *Сборник* (ред. Д. А. Шафета, Л. Е. Варенова). Нижний Новгород, 2023. 230 с.

Салтыкова М. М., Балакаева А. В., Федичкина Т. П., Бобровницкий И. П. Основные причины смертности, обусловленной загрязнением воздуха // *Гигиена и санитария*. 2020. № 99 (4). С. 337–343.

Bhatnagar A. Environmental cardiology: studying mechanistic links between pollution and heart disease. // *Circ. Res.* 2006. № 99 (7). P. 692–705.

Capleton A. C., Levy L. S. An overview of occupational benzene exposures and occupational exposure limits in Europe and North America // *Chem Biol Interact.* 2005. № 153–154. P. 43–53.

Cappaert N. L., Klis S. F., Muijser H. et al. Simultaneous exposure to ethyl benzene and noise: Synergistic effects on outer hair cells // *Hear Res.* 2001. № 162 (1–2). P. 67–79.

Cosselman K. E., Navas-Acien A., Kaufman J. D. Environmental factors in cardiovascular disease // *Nat. Rev. Cardiol.* 2015. № 12 (11): 627. 42 p.

Gold D. R., Mittleman M. A. New insights into pollution and the cardiovascular system: 2010 to 2012 // *Circulation.* 2013. № 127 (18): 1903. 13 p.

Kang D. S., Kim H. S., Jung J. H., Lee C. M., Ahn Y. S., Seo Y. R. Formaldehyde exposure and leukemia risk: a comprehensive review and network-based toxicogenomic approach // *Genes Environ.* 2021. №43 (1). P. 13.

Morello-Frosch R. A., Woodruff T. J., Axelrad D. A., Caldwell J. C. Air toxics and health risks in California: the public health implications of outdoor concentrations // *Risk Anal.* 2000. № 20 (2). P. 273–291.

Murray C. J., Aravkin A. Y., Zheng P., Abbafati C., Abbas K. M., Abbasi-Kangevari M. & Borzouei S. Global burden of 87 risk factors in 204 countries and territories, 1990–2019: a systematic analysis for the Global Burden of Disease Study 2019 // *The Lancet.* 2020. № 396 (10258). P. 1223–1249.

Vardoulakis S., Giagloglou E., Steinle S., Davis A., Sleuwenhoek A., Galea K. S., Dixon K., Crawford J. O. Indoor Exposure to Selected Air Pollutants in the Home Environment: A Systematic Review // Int J Environ Res Public Health. 2020. № 17 (23). P. 8972.

Государственный доклад «Состояние окружающей среды и природных ресурсов Нижегородской области в 2022 году». Нижний Новгород, 2022. URL: <https://eco.nobl.ru/presscenter/lectures/331> (дата обращения 15.01.2024).

Официальный сайт Всемирной Организации Здравоохранения (World Health Organization) URL: <http://www.who.int> (дата обращения 11.01.2024).

Официальный сайт Федерального государственного бюджетного учреждения «Верхне-Волжское управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды» URL: <https://vvugms.meteorf.ru/osluzhbe/ofgbu.html> (дата обращения 10.01.2024).

Официальный сайт Федеральной службы государственной статистики URL: <https://rosstat.gov.ru> (дата обращения 15.01.2024).

УДК: 599.322.2; 502.742

**Бурканова О. А.¹, Чабовский А. В.², Сапельников С. Ф.³,
Сапельникова И. И.⁴, Батова О. Н.², Скобеев С. В.¹,
Савинецкая Л. Е.², Шекарова О. Н.²**

¹Государственный природный заповедник «Воронинский»
Тамбовская область, Россия

²Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН
Москва, Россия

³Независимый исследователь, Воронежская область, Россия

⁴Воронежский государственный природный биосферный заповедник имени
В. М. Пескова
Воронежская область, Россия

КРАПЧАТЫЙ СУСЛИК (*SPERMOPHILUS SUSLICUS* GÜLD., 1770) ВОЗВРАЩАЕТСЯ В ТАМБОВСКУЮ ОБЛАСТЬ (ОРГАНИЗАЦИЯ ЦЕНТРА СОХРАНЕНИЯ И РЕИНТРОДУКЦИИ КРАПЧАТОГО СУСЛИКА В ВОРОНИНСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ)

Летом 2023 г. в Воронинский заповедник переселено 40 крапчатых сусликов (Красная книга РФ) для создания первой полувольной популяции в организуемом Центре сохранения и реинтродукции вида. Суслики успешно освоили вольеру, нажировались и ушли в спячку.

Ключевые слова: крапчатый суслик, *Spermophilus suslicus*, переселение, вольерная популяция, масса тела, гормональный статус, спячка.

*Burkanova O. A.¹, Tchabovsky A. V.², Sapelnikov S. F.³,
Sapelnikova I. I.⁴, Batova O. N.², Skobeev S. V.¹,
Savinetskaya L. E.², Shekarova O. N.²*

¹*State Nature Reserve "Voroninsky, Tambov region, Russia*

²*A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy
of Sciences, Moscow, Russia*

³*Independent researcher, Russia*

⁴*V. Peskov Voronezhsky State Nature Biosphere Reserve,
Voronezh region, Russia*

THE SPECKLED GROUND SQUIRREL (*SPERMOPHILUS SUSLICUS* GÜLD., 1770) IS RETURNING TO THE TAMBOV REGION (THE FOUNDATION OF A CENTER FOR THE CONSERVATION AND REINTRODUCTION OF THE SPECKLED GROUND SQUIRREL IN THE «VORONINSKY STATE NATURE RESERVE»)

In summer 2023, forty speckled ground squirrels (The Red Book of the Russian Federation) were translocated to the Voroninsky Nature Reserve to establish the first semi-natural enclosed population in the Center for Conservation and Reintroduction of this species. The squirrels successfully colonized the enclosure, fattened and immersed into hibernation.

Key words: speckled ground squirrel, *Spermophilus suslicus*, translocation, semi-natural enclosure, body mass, hormonal status, hibernation.

Крапчатый суслик (*Spermophilus suslicus* Güld., 1770) – обитатель открытых степных и лесостепных ландшафтов. Еще в недалеком прошлом с сусликами активно боролись дезинфекционные, санитарные и сельскохозяйственные службы и суслики даже были объектом пушного промысла. Но с конца прошлого века численность крапчатых сусликов стала повсеместно стремительно сокращаться (Сапельников, Сапельникова, 2021a). Так, в Московской области по нашим многолетним наблюдениям суслики исчезли к 2018 г (Шекарова, Савинецкая, 2019; Красная книга Московской области, 2018). В настоящее время крапчатый суслик занесен практически во все региональные Красные книги РФ в пределах своего ареала, при этом категория вида, как минимум, в 9 регионах по сравнению с предыдущими версиями стала более угрожаемой (Шекарова, Савинецкая, 2022). Крапчатый суслик внесен в последнее издание Красной книги РФ со статусом редкости – «сокращающийся в численности и/или распространении вид»; статусом угрозы исчезновения «исчезающий», и III приоритетом природоохранных мер» (Красная книга РФ, 2021). В зарубежной части ареала – аналогичная ситуация: вид занесен в Красные книги Беларуси, Молдовы, Украины и Польши. К сожалению, специальные мероприятия по охране и восстановлению этого вида до настоящего времени на государственном уровне в России не проводились.

Такая же ситуация в недалеком прошлом складывалась с европейским сусликом (*S. citellus* Linn., 1766), который экологически близок с крапчатым. Многочисленный в прошлом вид, численность которого к концу XX века также значительно сократилась. Благодаря активным совместным действиям ученых, природоохранных и административных органов из разных стран, ситуация улучшается. В 2013 г. при поддержке Европейской комиссии был подготовлен План Действий по сохранению европейского суслика в странах Европейского союза «Action Plan for the Conservation of the European Ground Squirrel *Spermophilus citellus* in the European Union», который реализуется в 16 странах ЕС и за его пределами. Накоплен положительный опыт по сохранению, переселению и разведению этого вида (Janák et al., 2013). Европейских сусликов научились содержать и разводить в клеточных и полувольных условиях, переселять в природные станции. Сведения о биологии, поведении, гормональном статусе европейских сусликов, результаты генетических исследований и другие данные облегчают переселение сусликов и их адаптацию при выпуске в природу (Matějů et al., 2010).

В 2023 г. совместно с ФГБУ «Государственный заповедник «Воронинский» (Тамбовская область) при поддержке Минприроды России впервые начата работа по восстановлению крапчатого суслика. Используя опыт по восстановлению европейского суслика и успешный опыт С. Ф. Сапельникова по созданию поселения крапчатых сусликов в Ломовском природном парке (Сапельников, Сапельникова, 2021б), в настоящее время организуется первый в стране Центр сохранения и реинтродукции крапчатых сусликов.

Исторически в Воронежской, Тамбовской, Липецкой и ряде других областей обитает подвид *S. suslicus suslicus*, поэтому в качестве донорского выбрано поселение на Косыревском кладбище в Липецкой области. Это крупнейшее известное поселение данного подвида. То есть переселение крапчатых сусликов проведено в пределах его ареала. Первый этап – пилотный проект по переселению сусликов и отработке методов содержания и разведения в полувольных условиях (работы одобрены комиссией по биоэтике ИПЭЭ им. А. Н. Северцова РАН, протокол № 73 от 03.07.2023).

Из донорского поселения зверьков перевезли в Воронинский заповедник, где выпустили в природную вольеру. Природная вольера расположена на участке суходольного луга размером 40x40 м, по всему периметру территория огорожена металлической сеткой (высота сетки над землей 2 м, под землей сетка зарыта на 1,5 м), сверху от хищных птиц вольера по всей площади накрыта сетью из нейлоновой нити. Территория вольеры размечена на 64 квадрата. В центре каждого квадрата предварительно были пробурены косые норы под углом примерно 30-45°, диаметром 6 см и глубиной 80-90 см (рис. 1).

В начале июля 2023 г. в вольеру выпущено 40 сусликов (16 самцов и 24 самки) в соответствии с разрешением Росприроднадзора от 21.04.2023 № 053. Выпуск проводили двумя партиями – 5 июля 20 зверьков и через три дня еще 20 зверьков. Всех переселенных сусликов пометили микрочипами Animal ID Стандарт ISO: 11784/11785 1,25x7 мм или 1,4x8 мм (только взрослые), и

красителем урзолом черным для удобства визуальных наблюдений. Все зверьки перед выпуском были взвешены. С момента переселения в вольеру и до залегания в спячку отслеживали состояние сусликов: 1) при каждом отлове сусликов взвешивали, 2) брали пробы фекалий для оценки динамики гормонального статуса, 3) взяли образцы фекалий для определения зараженности эндопаразитами, 4) проследили процесс освоения зверьками вольеры, их наземную активность и норовую деятельность.



Рис. 1. Вольера для сусликов в Воронинском заповеднике
(фото С. В. Павловой)

После выпуска суслики быстро освоили всю площадь вольеры и уже к вечеру в день выпуска вели себя активно: раскапывали норы, ели подкормку (яблоки, семена подсолнечника, хлебцы-печенье) и траву, растущую в вольере. В 18:30 на поверхности отмечено одновременно 10 зверьков (3 взрослых самца и 7 молодых) из 20 выпущенных в этот день. Суслики активно обследовали пробуренные норы по всей площади вольеры. На следующее после выпуска утро (6.07.23 в 10:00) только у 8 нор (12,5%) не отмечено очевидных следов жизнедеятельности (следы, покопы, выбросы грунта, сено), а через день (7 июля) появились и первые норы, вырытые самими сусликами. При обследовании вольеры через месяц (1–4 августа) мы обнаружили много свежих нор, как вертикальных, так и горизонтальных – суслики с момента выпуска активно рыли новые норы и перестраивали пробуренные нами. Наряду с этим, значительная часть нор (39 норовых отверстий), в том числе и вырытых сусликами, была уже забита изнутри землей, а с середины августа сусликов на поверхности не отмечали, что говорит о залегании зверьков в спячку.

Анализ массы тела зверьков показал, что, на момент переселения (начало июля), взрослые самцы были достоверно и значительно тяжелее самок (ср. вес

самцов – 335,6 г, самок – 255,0 г., Mann-Whitney *U* Test: $Z = 2,6; p < 0,01$). Это объясняется тем, что взрослые самцы к этому времени уже практически были готовы к спячке, а взрослые самки после беременности и выкармливания детенышей в спячку уходят позже, продолжая набирать вес. Сеголетки же, как самцы, так и самки, весили меньше взрослых перезимовавших особей и находились в процессе активной наживровки, но при этом молодые самцы все же были достоверно тяжелее самок (самцы – 148,6 г, самки – 129,1 г Mann-Whitney *U* Test: $Z = 1,96; p = 0,04$).

После переселения взрослые особи в первые дни, несмотря на усиленную подкормку, достоверно худели – через три дня они весили меньше, чем в день выпуска (Wilcoxon Matched Pairs Test: $N = 7, T = 2,0; Z = 2,0; p < 0,05$), вероятно это связано с адаптацией к новым незнакомым условиям. Вес молодых сусликов при этом достоверно не изменился (Wilcoxon Matched Pairs Test: $N = 15, T = 50,5; Z = 0,5; p = 0,6$).

В начале августа в вольере отмечены в основном сеголетки, вес которых по сравнению с весом при выпуске значительно увеличился (Wilcoxon Matched Pairs Test: $N = 7, T = 0,00; Z = 2,37; p = 0,017$) и достиг 210–391 г, что, как показывают исследования, достаточно для успешной зимовки (Лобков, 1999).

Полученные материалы в будущем планируется включить в рекомендации по переселению и вольерному содержанию крапчатых сусликов. Важнейшие результаты: 1. Конструкция вольеры и методика переселения подходят для выполнения поставленной задачи. 2. Переселение крапчатых сусликов в начале июля дает возможность успешной наживровки и подготовке к перезимовке в данном районе.

Успешность переселения и содержания сусликов будет оценена по результатам выхода из спячки и размножения.

ПРИМЕЧАНИЯ

Красная книга Московской области (издание 3-е, дополненное и переработанное) / Министерство экологии и природопользования Московской области; Комиссия по редким и находящимся под угрозой исчезновения видам животных, растений и грибов Московской области; под. ред. Т. И. Варлыгиной и др. М.: ПФ «Верховье», 2018. 810 с.

Красная книга Российской Федерации, Животные. 2-ое издание. М.: ФГБУ «ВНИИ Экология», 2021. 1128 с.

Лобков В. А. Крапчатый суслик Северо-Западного Причерноморья: биология, функционирование популяций. Одесса: Астропринт, 1999. 272 с.

Сапельников С. Ф., Сапельникова И. И. Ретроспективный анализ состояния популяций крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Gldenstdt, 1770) в Центральном Черноземье с сопредельными территориями и возможные пути сохранения вида // Полевой журнал биолога. 2021а. № 3 (2). С. 167–212.

Сапельников С. Ф., Сапельникова И. И. Первый успешный опыт создания резервной колонии крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* (Gldenstdt,

1770)) и благоприятствующие этому условия // Полевой журнал биолога. 2021б. № 3 (3). С. 284–297.

Шекарова О. Н., Савинецкая Л. Е. Крапчатый суслик (*Spermophilus suslicus*) в Московской области (ретроспективный анализ) // Млекопитающие России: фаунистика и вопросы териогеографии: матер. научн. конф. Ростов н/Д. М.: Изд-во ООО Товарищество научных изданий КМК, 2019. С. 321–324.

Шекарова О. Н., Савинецкая Л. Е. Крапчатый суслик (*Spermophilus suslicus*, Guld. 1770): из вида-вредителя и объекта охоты в Красную книгу // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России: матер 9-й междунар. научн.-практ. конф. М.: РГАУ – МСХА, 2022. С. 204–206.

Matějů J., Říčanová S., Ambros M., Kala B., Hapl E., Matějů K. Reintroductions of the European Ground Squirrel (*Spermophilus citellus*) in Central Europe (Rodentia: Sciuridae) // Lynx, n. s. (Praha). 2010. № 41. P. 175–191.

Janák M., Marhoul P., Matějů J. Action Plan for the Conservation of the European Ground Squirrel *Spermophilus citellus* in the European Union. European Commission. 2013. 61 p.

УДК 599.362:591.526

Ваганова Е. А.¹, Стариков В. П.¹, Яковлев А. А.², Матковский А. В.¹

¹*Сургутский государственный университет
г. Сургут, Россия*

²*Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений
г. Санкт-Петербург, Россия*

ПОЛОВАЯ И ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ АЛТАЙСКОГО КРОТА *TALPA ALTAICA* НА СЕВЕРНОЙ ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

В статье исследуется половая и возрастная структура популяции алтайского крота на севере его ареала. В возрастной структуре популяции преобладают сеголетки и годовалые особи. Максимальная продолжительность жизни кротов на северной границе ареала составляет 3 года, количество самок преобладает над количеством самцов.

Ключевые слова: алтайский крот, половая структура, возрастная структура, Западная Сибирь.

Vaganova E. A.¹, Starikov V. P.¹, Yakovlev A. A.², Matkovsky A. V.¹

¹*Surgut State University
Surgut, Russia*

²*All-Russian Research Institute of Plant Protection
St. Petersburg, Russia*

GENDER AND AGE STRUCTURE OF THE ALTAI MOLE *TALPA ALTAICA* POPULATION AT THE NORTHERN PERIPHERY OF ITS RANGE IN WESTERN SIBERIA

The article studies the gender and age structure of the *Altai mole* population in the north of its range. The age structure of the population is dominated by juvenile and one-year-old animals. The maximum life expectancy of moles at the northern border of the area is 3 years, the number of females prevails over the number of males.

Key words: *altai mole*, gender structure, age structure, Western Siberia.

Оптимальное распределение животных по возрастам – это один из ключевых экологических механизмов их приспособления к определенным условиям среды обитания (Шварц, 1962). Соотношение полов может служить индикатором состояния популяции, так как его изменения происходят закономерно и отражают общее состояние популяции в определенный момент времени. (Большаков, Кубанцев, 1984). Этот показатель отличается в различных условиях и подвержен географической изменчивости.

Численность алтайского крота не является стабильной и подвержена изменениям под влиянием различных факторов (Депарма, 1951; Юдин, 1971; Поляков, 1972; Лисенков, 1984).

До настоящего времени исследования данного вида проводились преимущественно в оптимуме ареала (Егорин, 1936; Бергер, 1946; Строганов, 1948; Юдин, 1989 и др.). Нами получены данные, отражающие динамику популяции алтайского крота на северной границе ареала.

Материалы и методы

Учеты алтайского крота осуществляли в 2018-2023 гг. с июня по сентябрь на территории Сургутского заказника и в окрестностях горнолыжного комплекса «Каменный Мыс» (Сургутский район). Территория исследования включает пойменные и террасовые участки. Кроты были отловлены на надпойменной террасе. Стационарные точки отловов располагались на расстоянии около 40 км друг от друга. Экологические условия исследованных локалитетов разнятся незначительно. Поскольку кротовины на исследуемой территории практически не выражены, зверьков добывали с помощью метода ловчих канавок (Наумов, 1955).

Учтенных животных обрабатывали с помощью общепринятых зоологических методик (Тупикова, 1964; Карасева и др., 2008). Всего было учтено 99 особей, пол удалось определить у 87, возраст – у 97 особей. Возраст определялся по слоистым структурам коренных зубов (Клевезаль, 2007), а также по стертости зубов (Депарма, 1954; Юдин, 1989).

Для проверки гипотезы о наличии связи между общим количеством животных и количеством самок и самцов различных возрастных групп использовали критерий χ^2 Пирсона. В случаях, когда присутствовали малые частоты, для проверки статистической гипотезы о наличии связи, опирались на

точный критерий Фишера. Проверка гипотез осуществлялась на уровне значимости 0,05. Расчеты выполняли с использованием программы IBM SPSS Statistics 27.

Результаты и обсуждение

Из 87 исследованных кротов 49 оказались самками (56,3% от общего числа), а 38 – самцами (43,7%). Из-за промерзания почвы в мае использование ловчих канавок для отлова животных было невозможно. В процессе исследования не было отловлено беременных и недавно родивших самок. За весь период исследований половой состав алтайского крота характеризовался явным преобладанием самок, особенно среди сеголеток (83,7% к 47,4%) (табл. 1).

Таблица 1

Половая структура алтайского крота

Год	Всего	Самки				Самцы			
		сеголетки	1 год	2 года	3 года	сеголетки	1 год	2 года	3 года
2018	2	0	0	0	0	0	2	0	0
2019	19	8	3	0	0	6	0	1	1
2020	15	5	1	0	0	2	4	2	1
2021	16	8	1	0	0	4	2	0	1
2022	27	13	2	1	0	6	2	3	0
2023	8	7	0	0	0	0	0	1	0
%		83,7	14,3	2	0	47,4	26,3	18,4	7,9
итого	87	49 (56,3%)				38 (43,7%)			

Однако среди годовалых особей преобладали самцы (26,3% к 14,3%).

Анализируя количество алтайского крота за 2018–2023 гг. можно отметить два пика в 2019 и 2022 гг. (рис. 1).

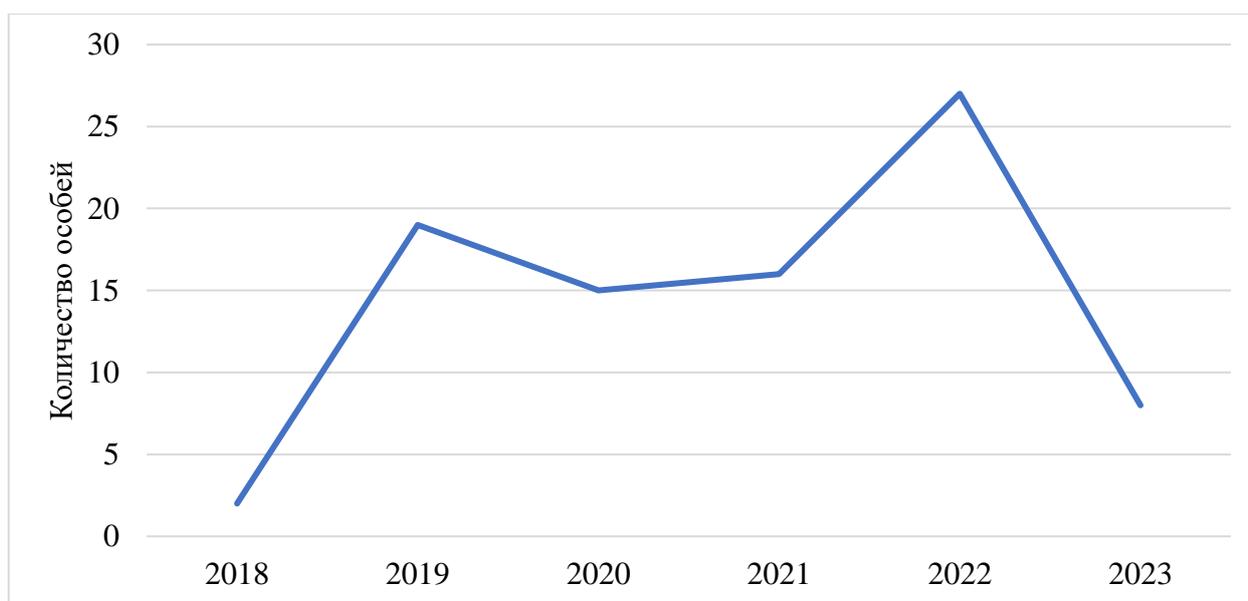


Рис. 1. Динамика количества алтайского крота за период 2018–2023 гг.

Среди самок число животных возрастом 1 год составило 7 особей, возрастом 2 года – 1 особь, животных старше этого возраста обнаружено не было (рис. 2).

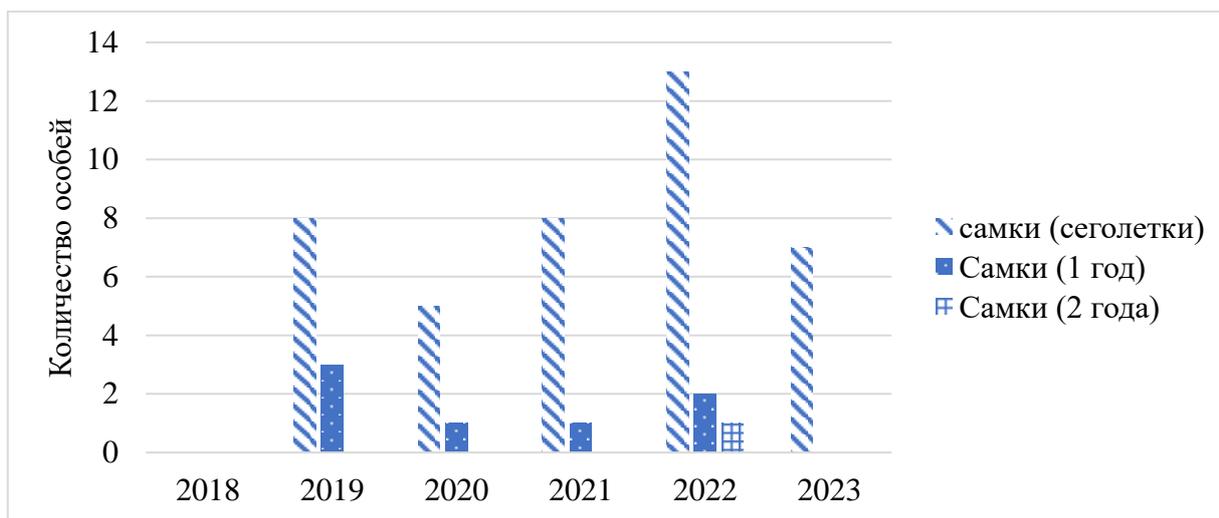


Рис. 2. Возрастная структура самок алтайского крота

Взрослые самки проявляют определенную скрытность и осторожность, поэтому их отлов представляет значительную сложность (Соколов, 1984). Отмечается также, что уровень смертности среди самок выше, чем среди самцов. Распределение особей как по полу, так и по отдельным возрастным группам может значительно изменяться не только в различные годы и сезоны, но и внутри одной популяции за относительно короткий период времени (Большаков, Кубанцев, 1984), что подтверждено и в нашем исследовании.

Возрастная структура самцов в разные годы также колебалась (рис. 3), но наблюдалась тенденция: в годы с наибольшим количеством крота преобладали самцы–сеголетки. Однако, при проведении сравнения распределения количества кротов по годам в зависимости от возраста самцов с помощью критерия χ^2 Пирсона, результаты показали, что количество кротов в разные годы статистически не зависит от возраста самцов ($p = 0,118$).

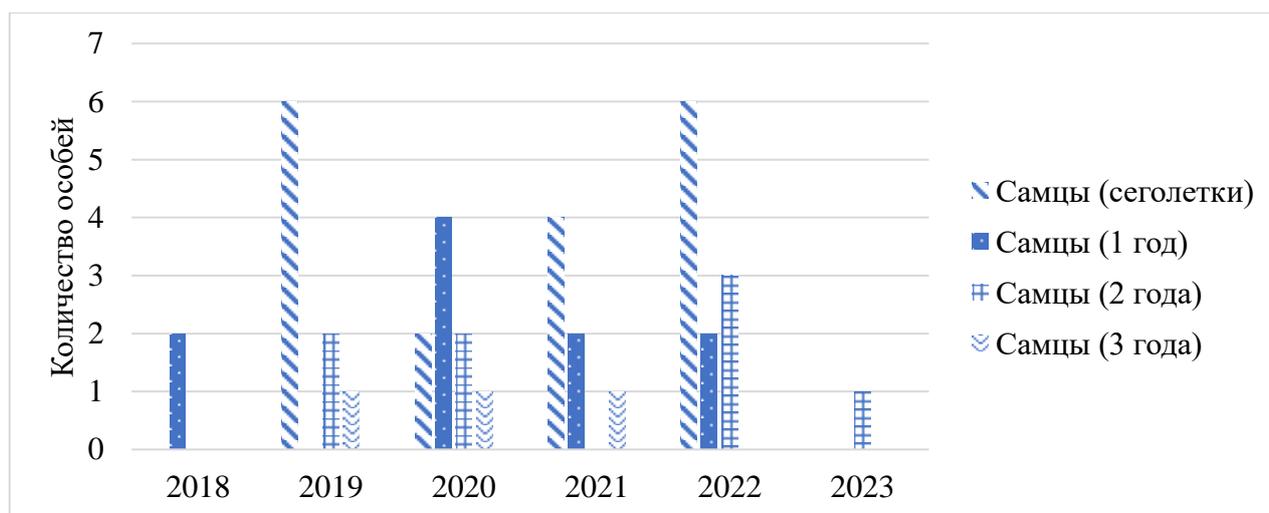


Рис. 3. Возрастная структура самцов алтайского крота

Помимо проверки гипотезы о зависимости количества кротов от возраста самцов было проведено сравнение количества кротов по годам в зависимости от пола, возраста в целом и возраста самок. Результаты тестов показали, что

количество животных статистически не зависит от этих параметров ($p = 0,207$, $p = 0,086$, $p = 0,843$, соответственно). Вероятно, на динамику количества алтайского крота в большей степени влияют абиотические факторы. В работах Н. П. Наумова (1945), Э. В. Ивантера (2018) и ряде других публикаций обращается внимание на то, что численность животных на северной периферии ареала в большей степени зависит от экзогенных факторов, в основном от погодно-фенологических.

На северной границе ареала в Западной Сибири максимальная продолжительность жизни алтайского крота достигала 3 лет. Однако, литературные источники (Депарма, 1954; Юдин, 1989) свидетельствуют о том, что крот в оптимуме ареала может жить 5 лет, но наиболее часто – 4 года. Очевидно, популяция крота, обитающего на северной периферии ареала, характеризуется повышенной смертностью. Н. К. Демарма (1954) указывал, что повышенная смертность характерна в основном для сеголеток и для самых старых представителей вида. В данном исследовании в отношении сеголеток эта закономерность также прослеживалась.

При рассмотрении периода поимки и полового состава кротов, также можно отметить определенную закономерность, упомянутую в работе Т. Л. Бородулиной (1953). В первой декаде июня среди пойманных животных преобладали взрослые самцы, так как это период половой активности взрослых самок и наибольшей активности взрослых самцов. В нашем исследовании, в связи с поздним началом учетов, в этом периоде был отловлен лишь 1 взрослый самец (1,1% от общего числа пойманных). Во второй половине июня и до середины июля в работе Т. Л. Бородулиной соотношение молодых и взрослых самцов примерно равно и составляло 29% к 33%. По нашим данным, молодые самцы в этот период встречались реже, чем взрослые (2,3% к 8,1%). В указанный период самки в отловах встречались реже, чем самцы, так как большинство из них находилось в состоянии половой активности, течка в это время преимущественно у молодых особей, что соответствует литературным данным (Бородулина, 1953). Во второй половине июля количество пойманных самцов и самок теоретически должно быть приблизительно равным, так как период половой активности самок завершается. Однако в нашем случае доля самок во второй половине лета и в начале осени была значительно больше (соответственно 50,6% и 32,2%) (табл. 2).

Таблица 2

Зависимость количества самок и самцов в зависимости от периода отлова

Период отлова	Кол-во	Возраст	Отловлено самок		Отловлено самцов	
			n	%	n	%
01.06 – 15.06	1	молодые	0	0	0	0
		взрослые	0	0	1	1,1
16.06 – 15.07	14	молодые	5	5,7	2	2,3
		взрослые	0	0	7	8,1
16.07 – 22.09	72	молодые	37	42,5	16	18,4
		взрослые	7	8,1	12	13,8

Заключение

Вариации количества алтайского крота в разные годы не зависят от числа особей разного пола и возраста. Возрастная структура популяции характеризуется преобладанием сеголеток (66%), за которыми следуют годовалые (21%) и двухлетние особи (10%), затем трехлетние (3%). Максимальная продолжительность жизни алтайского крота на северной границе ареала составляет 3 года. В исследованной популяции число самок превышает число самцов (соотношение 56,3% к 43,7%, соответственно).

ПРИМЕЧАНИЯ

Бергер Н. М. Крот Западной Сибири // Ученые записки Новосибирского педагогического института. Вып. 3. Новосибирск: Новосибирский пединститут, 1946. С. 97–113.

Большаков В. Н., Кубанцев Б. С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука, 1984. 233 с.

Бородулина Т. Л. К биологии алтайского крота // Труды института морфологии животных им. А. И. Северцова. 1953. № 9. С. 250–280.

Депарма, Н. К. Крот. М.: Заготиздат, 1951. 48 с.

Депарма Н. К. К методике определения возраста и возрастной состав популяции кротов // Бюллетень МОИП. Сер. Биол. 1954. Т. LIX. № 6. С. 11–25.

Егорин Н. Ф. Крот Салаирского кряжа и промысел на него // Десятому съезду Ленинского комсомола Томская городская организация Всесоюзного ленинского коммунистического союза молодежи : научно-технические статьи комсомольцев – научных работников Томской организации. Томск: Красное знамя, 1936. С. 113–125.

Ивантер Э. В. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала. М.: Изд-во науч. изд. КМК, 2018. 770 с.

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

Клевезаль Г. А. Принципы и методы определения возраста млекопитающих. М.: Изд-во научных изданий КМК, 2007. 283 с.

Лисенков Ю. М. Влияние метеоусловий на экологию крота в Кировской области // Проблемы охоты, воспроизводства и охраны промысловых зверей и птиц. Сб. научн. тр. Пермский с.-х. ин-т, 1984. С. 77–81.

Наумов Н. П. Географическая изменчивость динамики численности и эволюция // Журн. общей биологии. 1945. Т. 6. № 1. С. 37–52.

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

Поляков Е. Ф. Значение малоснежных зим в динамике численности сибирского крота // Зоологические проблемы Сибири : Материалы IV совещ. зоологов Сибири. Новосибирск: Наука, 1972. С. 449–450.

Соколов Ф. П. Экологические особенности обыкновенного крота (*Talpa europaea* L.) Верхнего Поволжья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1984. 22 с.

Строганов С. У. Систематика кротовых (Talpidae) // Труды Зоологического института. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. VIII, вып. 2. С. 281–407.

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

Шварц С. С. Возрастная структура популяций млекопитающих // Вопросы экологии. М.: Высшая школа, 1962. Т. 6. С. 165–167.

Юдин Б. С. Насекомоядные млекопитающие Сибири (определитель). Новосибирск.: Наука, 1971. 171 с.

Юдин Б. С. Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск: Наука., 1989. 360 с.

УДК 58.01.07

Василевская Н. В.
Мурманский арктический университет
г. Мурманск, Россия

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ РЕПРОДУКТИВНОГО РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ АРКТИКИ

В статье рассматривается феномен поливариантности репродуктивного развития в популяциях растений Арктики и Субарктики, как в естественных условиях, так и в экспериментах с повышением температуры окружающей среды.

Ключевые слова: Арктика, Субарктика, поливариантность развития, репродукция растений.

Vasilevskaya N. V.
Murmansk Arctic University
Murmansk, Russia

THE POLYVARIANCE OF REPRODUCTIVE DEVELOPMENT OF ARCTIC PLANTS

The article discusses the phenomenon of polyvariance of reproductive development in plant populations of the Arctic and Subarctic, both in natural conditions and in the experiments with increasing of environmental temperatures.

Key words: Arctic, Subarctic, polyvariance of development, reproduction of plants.

Исследование структуры и динамики ценопопуляций является одним из интенсивно развивающихся направлений в популяционной экологии (Жукова, Комаров, 1990; Жукова, 1995; Смирнова и др., 2002; Популяции в пространстве..., 2005). Ценотические популяции видов растений, составляющих фитоценоз – сложные системы надорганизменного уровня, изучение их онтогенетической структуры позволяет выявить реакции на внешнее воздействие (Уранов, 1967; Заугольнова и др., 1988; Жукова, 1995; Экология..., 1998; Жизнь популяций..., 1998). В последние десятилетия получила развитие концепция поливариантности онтогенеза, которая стала основой для изучения многообразия путей индивидуального развития (Жукова, 1995; Нотов, Жукова, 2019). Начались активные исследования ее проявления в растительных популяциях и изучение природы этого явления (Жукова, 1995, 2001; Смирнова и др., 1999; Полянская, 2012). В современной научной литературе имеются обширные сведения о морфологии, онтогенезе, размерной, воспроизводственной, ритмологической, временной поливариантности ценопопуляций более чем 500 видов растений в разных природно-климатических условиях (Популяции в пространстве..., 2005). В результате исследований различных биоморф, разработана классификация поливариантности онтогенеза (Жукова, Комаров, 1990; Жукова, 1995, 2001; Жукова, Глотов, 2001). Показано, что у особей в любом возрастном состоянии может проявляться широкий диапазон изменчивости структурной организации, способов размножения и темпов развития в пределах генетической программы онтогенеза, свойственной данному виду. Концепция поливариантности сформировалась как подход к анализу гетерогенности популяций (Нотов, Жукова, 2019), при этом исследования направлены на выявление различий между особями, которые рассматриваются как результат проявления многовариантности развития.

Популяции растений в Арктике и Субарктике представляют большой интерес в плане изучения феномена поливариантности развития, которая выявлена у многих видов (Василевская, 2007). Под воздействием абиотических и антропогенных факторов среды наблюдается поливариантное прохождение онтогенеза, что выражается в изменении продолжительности или элиминации возрастных состояний, многовариантности репродуктивного развития, варьировании полового и вегетативного размножения, увеличении или замедлении темпов развития (Василевская, 2007). Поливариантность репродуктивного развития в популяциях арктических растений является на сегодняшний день наименее изученной.

Поливариантность репродуктивного развития в популяциях арктических и гипоарктических видов растений. Адаптация к короткому вегетационному периоду в высоких широтах выражается в продлении полного генеративного цикла арктических растений на несколько сезонов и поливариантности онтогенеза (Седова, Василевская, 2005). Формирование и дифференциация цветочных зачатков происходит, как правило, летом и осенью года, предшествующего цветению. Такие данные получены для растений Гренландии (Sorensen, 1941), Аляски (Hodgson, 1966), арктических островов Канады (Bell, 1980; Nams, 1987), Чукотки (Гаврилюк, 1961, 1966) и Кольского

полуострова (Седова, Василевская, 2003, 2005; Василевская, 2007). Т. Соренсен (Sorensen, 1941) изучил 169 видов растений Северной Гренландии и установил, что зимой у 92% видов имеются цветочные зачатки на разных стадиях развития. Аналогичные данные Х. Ходжсон (Hodgson, 1966) получил на Аляске, где у всех высокоширотных трав зимой имеются зачатки соцветий, у более южных экотипов этого не обнаружено. Основная цель такой стратегии – инвестирование ресурсов на следующий вегетационный период (Obeso, 2002; Korner, 2023). Изучение репродуктивных почек растений полярной полупустыни на острове Кинг-Кристиан (Канада) показало, что у большей части видов (27 из 35) репродуктивные почки образовывались за год до цветения, зачатки цветков стали видны в июле (Bell, 1980). Цветки *Potentilla hyperctica* и *Papaver radicum* осенью достигали почти полного размера. Развитие репродуктивных почек *Puccinellia vaginata* продолжалось несколько лет. Установлено, что некоторые цветочные почки не развивались даже до фазы цветения. До 50% репродуктивных почек *Papaver radicum* и *Potentilla hyperctica* погибали до выхода растений из зимнего покоя (Bell, 1980). Аналогичные данные по поливариантности репродуктивного развития получены в тундрах Хибин и Ловозерских гор на Кольском полуострове (Седова, Василевская, 2003, 2005; Василевская, 2007). При изучении органогенеза у кустарничков *Arctous alpina*, *Phyllodoce caerulea* и *Cassiope tetragona* установлено, что образование и дифференциация флоральных меристем начинаются в июне, за год до следующего цветения. Андроцей и гинецей образуются в середине вегетации, а в сентябре органогенез цветков завершается. Выявлена поливариантность репродуктивного развития, обусловленная изменением продолжительности первичной внутривершинной фазы (от одного до нескольких лет) и разной длительностью периода развития моноподиального монокарпического побега от раскрытия начальной почки до цветения (от 2 до 10 и, возможно, более лет) (Седова, Василевская, 2003, 2005; Василевская, 2007). Флоральные меристемы под воздействием низких температур вегетационного сезона могут не образовываться на вегетативных приростах в течение нескольких лет (Василевская, 2007). Соцветия кустарничка *Arctous alpina* закладываются на 3-4-й год развития побегов, однако нередко встречаются побеги, зацветающие только на 5-й и даже 10-11-й год (Седова, Василевская, 2005). Соцветия *Phyllodoce caerulea* формируется на 3-4-й, иногда на 8-й год (Седова, Василевская, 2003). В отличие от описанных *Arctous alpina* и *Phyllodoce caerulea*, имеющих монокарпические побеги, у *Cassiope tetragona* побеги представляют собой многолетний моноподиально нарастающий побег, по повторности цветения поликарпический, с интеркалярным типом соцветий. Продолжительность циклов развития побегов у *C. tetragona* в условиях горных тундр Европейской Субарктики варьирует от 3-х до 18-ти лет (Седова, Василевская, 2005). По данным других авторов, нарастание побегов в условиях высокоширотной Арктики (Шпицберген) может длиться у этого вида до 26, иногда до 35 лет (Navstrom et al., 1995). На 5-6-й год на очередном приросте развиваются соцветия. Годичные приросты с нормально развитым соцветием могут чередоваться с приростами, на которых цветки образовались, но не развились и засохли (или замерзли) на разных стадиях

развития. Среди последовательных репродуктивных приростов могут вклиниваться один или несколько чисто вегетативных, не несущих даже зачатков цветков (Седова, Василевская, 2005).

Поливариантность репродуктивного развития растений Арктики в условиях потепления климата. В начале XXI века в Арктике начались интенсивные изменения, связанные с новыми экологическими вызовами и стрессорами (Arctic Biodiversity Trends, 2010). Одной из новых экологических проблем стала замена арктических и гипоарктических видов бореальными. Растительные сообщества (травы, осоки, мхи и лишайники) в некоторых районах Арктики вытесняются типичными видами более южных местообитаний, такими как вечнозеленые кустарники. Деревья начинают проникать в тундру и, по некоторым моделям, к 2100 году линия деревьев сдвинется на север на 500 км, это может привести к исчезновению 51% тундровых местообитаний. В результате новые экосистемы нельзя будет считать «арктическими» (Arctic Biodiversity Trends, 2010).

Во всех арктических странах в конце XX и начале XXI веков проводился Международный тундровый эксперимент (ИТЕХ). Основной целью этого глобального эксперимента было изучение влияния потепления климата на рост, развитие и фенологию арктических растений. Станции мониторинга были установлены в арктических, субарктических и альпийских экосистемах Аляски, Канады, Евразии и Японии (Collings, 2021; Prevey, 2022). Эксперименты проводились в открытых обогреваемых камерах (ОТК), которые размещались в различных растительных сообществах и на контрольных площадках. По этому методу на всех станциях мониторинга в течение периода от 1 до 20 лет контролировали шесть фенологических фаз растений (развертывание листьев, цветение, окончание цветения, плодоношение, расселение семян и старение листьев). Изучены параметры роста, вегетативного и репродуктивного развития различных видов сосудистых растений: *Cassiope tetragona*, *Salix arctica*, *Oxyria digyna*, *Carex stans*, *Empetrum nigrum*, *Loiseleuria procumbens* и других (Havstrom et al., 1995; Hobbie et al., 1999; Wada et al., 2002, Mallik, 2011; Cooper, 2011; Bjorkman, 2020). Наибольшее количество видов изучено в Латньяхауре (Швеция), где в течение 10 лет отслеживалась фенология цветения 144 видов, а самое продолжительное (1996-2018 гг.) – в Закенберге в Гренландии (Prevey, 2022). Очень длительные серии наблюдений (1994-2019 гг.) проводились в Уткиагвике на Аляске (Prevey, 2022). Анализ данных ИТЕХ показал, что в целом сроки появления листьев и начала цветения растений в арктических экосистемах за последние 30 лет сместились, как и в экспериментах с повышением температуры (Collings, 2021). Первоначальная реакция на потепление может отличаться от долгосрочной, поскольку многие растения тундры используют накопленные ресурсы предыдущих вегетационных периодов для инициации роста или цветения, и эти отсроченные эффекты могут задерживать реакцию (Mulder, 2017). Во многих экспериментах было установлено, что фенология растений в высокоширотной Арктике более чувствительна к изменениям температуры, чем в Субарктике (Prevey, 2017, 2022). Экспериментальные исследования и мониторинг

роста и развития в полярных тундрах и пустынях показали, что растения высокоширотной Арктики обычно реагируют на потепление усилением роста и размножения, ускорением фенологического развития (Barrett, 2016).

Установлено, что чувствительность растений к температуре зависит от среды обитания (более высокая чувствительность в более холодных биотопах), а также от особенностей фенологии видов (Prevey, 2017). Позднецветущие растения обладают большей чувствительностью к температуре (Panchen, Gorelick, 2015; Preve'y et al., 2019). Преждевременное воздействие низких температур на молодые растения из-за более раннего таяния снега сместило время цветения (Wheeler, 2015), что привело к меньшему обилию цветков (Collela, 2020). Раннецветущие виды, такие как *Dryas octopetala*, *Saxifraga oppositifolia* и *Cassiope tetragona*, могут сильнее реагировать на изменения времени таяния снега (Mallik et al., 2011), поскольку это может позволить им использовать весь вегетационный период. Поздноцветущие виды могут быть более чувствительными к температуре или продолжительности дня, чтобы получать выгоду от летних температур (Collela, 2020). Мониторинг фенологии шести видов растений в высокоарктическом районе Гренландии показал, что продолжительность цветения сокращается с повышением температуры вегетационного периода (Hoуe, 2013). Потепление климата, вероятно, может сократить сезон цветения в экосистемах арктической тундры (Prevéу et al., 2019), но продолжительность вегетационного периода и накопление биомассы могут увеличиться и создать дополнительные ресурсы для формирования цветков (Lyngstad et al., 2017; Bescer-Scarpitta, 2023).

Анализ данных многолетнего наблюдения за ростом и репродуктивным развитием растений на экспериментальных обогреваемых участках в Арктике показал, что во многих популяциях, в ответ на длительное повышение температуры, начиналось более раннее цветение (Hollister, 2005; Post, Forchhammer, 2008), увеличивалась высота соцветий (Barrett, 2016) и репродуктивная биомасса (Klady et al., 2011). Арктические растения продолжают реагировать на потепление после двух-трех десятилетий постоянного воздействия (Elmendorf, 2012).

ПРИМЕЧАНИЯ

Василевская Н. В. Поливариантность онтогенетических процессов растений в условиях высоких широт. Мурманск: МГПУ, 2007. 230 с.

Гаврилюк В. А. Формирование цветка у некоторых растений юго-востока Чукотки // Доклады Академии Наук СССР. 1961. Т. 137. № 2. С. 448–450.

Жизнь популяций в гетерогенной среде / Ред. Жукова Л. А., Глотов Н. В., Животовский Л. А. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. Т. 1. 304 с.; Т. 2. 271 с.

Жукова Л. А., Комаров А. С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журнал общей биол. 1990. Т. 51. № 4. С. 450–461.

Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.

Жукова Л. А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология. 2001. № 3. С. 169–176.

Жукова Л. А., Глотов Н. В. Морфологическая поливариантность онтогенеза в природных популяциях растений // Онтогенез. 2001. Т. 32. № 6. С. 455–461.

Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Комаров А. С., Смирнова А. В. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.

Нотов А. А., Жукова Л. А. Концепция поливариантности онтогенеза и современная эволюционная морфология // Известия РАН. Серия биол. 2019. Т. 46. № 1. С. 52–61.

Полянская Т. А. Экологическая поливариантность некоторых малолетних растений бореальной эколого-ценотической группы // Известия Самарского НЦ РАН. 2012. Т. 14. № 1. С. 1821–1824.

Популяция в пространстве и времени: материалы VIII Всеросс. популяционного семинара. Нижний Новгород. 2005. 494 с.

Седова Е. А., Василевская Н. В. Поливариантность онтогенетических процессов *Phyllodoce caerulea* (L.) Vab. (*Ericaceae* Juss.) в горных тундрах Субарктики // Вестник Московского Университета. Сер. 16: Биология. 2003. № 2. С. 44–48.

Седова Е. А., Василевская Н. В. Поливариантность онтогенетических процессов *Cassiope tetragona* (L.) D. Don. (*Ericaceae* Juss.) в горных тундрах Хибин // Вестник Московского Университета Сер. 16: Биология. 2005. № 4. С. 37–43.

Седова Е. А., Василевская Н. В. Поливариантность развития *Arctous alpina* (L.) Niedenzu (*Ericaceae* Juss) в горных тундрах Европейской Субарктики // Вестник Московского университета. Сер. 16: Биология. 2005. № 1. С. 44–49.

Смирнова О. В., Паленова М. М., Комаров А. С. Онтогенез растений разных жизненных форм и особенности возрастной и пространственной структуры их популяций // Онтогенез. 2002. Т. 33. № 1. С. 5–15.

Уранов А. А. Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука. 1967. 156 с.

Экология и генетика популяций / Под ред. Л. А. Жуковой, Н. В. Глотова, Л. А. Животовского. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл. 1998. 333 с.

Arctic Biodiversity Trends 2010 – Selected indicators of change. CAFF International Secretariat: Akureyri. Iceland, 2010. 121 p.

Barrett R. T.; Hollister R. D. Arctic plants are capable of sustained responses to long-term warming // Polar Res. 2016. Vol. 35. P. 25-405.

Bell K.; Bliss L. C. Plant reproduction in high Arctic environment // Arct. Alp. Res. 1980. Vol. 12. P. 1–10.

Becker-Scarpitta A., Antão L. H., Schmidt N. M., Blanchet F. G., Kaarlejärvi E., Raundrup K., Roslin T. Diverging trends and driver of Arctic flower production in Greenland over space and time // Polar Biol. 2023. Vol. 46. P. 837–848.

Bjorkman A. D., Garcí'a Criado M., Myers-Smith I. H., Ravolainen V., Jonsdottir I. S., Westergaard K. B. et al. Status, and trends in Arctic vegetation: Evidence from experimental warming and long-term monitoring // Ambio. 2020. Vol. 49. P. 678–692.

Collins C. G., Elmendorf S. C., Hollister R. D., Henry G. H. R., Clark K., Bjorkman A. D. et al. Experimental warming differentially affects vegetative and reproductive phenology of tundra plants // *Nature Commun.* 2021. Vol. 12. P. 34–42.

Cooper E. J., Dullinger S., Semenchuk P. Late snowmelt delays plant development and results in lower reproductive success in the High Arctic // *Plant Sci.* 2011. Vol. 180. P. 157–167.

Elmendorf S. C., Henry G. H. R., Hollister R. D., Bjork R. G., Boulanger-Lapointe N., Cooper E. J., Cornelissen J. H. C. et al. Plot-scale evidence of tundra vegetation change and links to recent summer warming // *Nature Climate Change.* 2012. Vol. 2. P. 453–457.

Havstrom M., Callaghan T. V., Jonasson S., Svoboda J. Little Ice Age temperature estimated by growth and flowering differences between subfossil and extant shoots of *Cassiope tetragona*, an arctic heather // *Funct. Ecol.* 1995. Vol. 9. P. 650–654.

Hobbie S. E., Shevtsova A., Chapin F. S. Plant responses to species removal and experimental warming in Alaskan tussock tundra // *Oikos.* 1999. Vol. 84. P. 417–434.

Hodgson H. J. Floral initiation in Alaskan Gramineae // *Bot. Gazette.* 1966. Vol. 127. P. 64–70.

Hollister R. D., Webber P. J., Bay C. Plant response to temperature in northern Alaska: implications for predicting vegetation change // *Ecol.* 2005. Vol. 86. P. 1562–1570.

Høye T. T., Post E., Schmidt N. M., Trøjelsgaard K., Forchhammer M. C. Shorter flowering seasons and declining abundance of flower visitors in a warmer Arctic // *Nature Clim. Change.* 2013. Vol. 3. P. 759–763.

Klady R. A., Henry G. H. R., Lemay V. Changes in High Arctic tundra plant reproduction in response to long-term experimental warming // *Glob. Chang. Biol.* 2011. Vol. 17. P. 1611–1624.

Körner C. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems.* Berlin: Springer. 2023. 344 p.

Lyngstad A., Moen A., Pedersen B. Flowering in the rich fen species *Eriophorum latifolium* depends on climate and reproduction in the previous year // *Wetlands.* 2017. Vol. 37. P. 1–13.

Mallik A. U., Wdowiak J. V., Cooper E. J. Growth and reproductive responses of *Cassiope tetragona*, a circumpolar evergreen shrub, to experimentally delayed snowmelt // *Arct. Antarct. Alp. Res.* 2011. Vol. 43. P. 404–409.

Mulder C. P. H., Iles D. T., Rockwell R. F. Increased variance in temperature and lag effects alter phenological responses to rapid warming in a subarctic plant community // *Glob. Chang. Biol.* 2017. Vol. 23. P. 801–814.

Nams M. L. N., Freedman B. Phenology, and resource allocation in a high arctic evergreen dwarf shrub, *Cassiope tetragona* // *Holarctic Ecol.* 1987. Vol. 10. P. 128–136.

Obeso J. R. The costs of reproduction in plants // *New Phytol.* 2002. Vol. 155. P. 321–348.

Panchen Z. A., Gorelick R. Flowering and fruiting responses to climate change of two Arctic plant species, purple saxifrage (*Saxifraga oppositifolia*) and mountain avens (*Dryas integrifolia*) // *Arct. Sci.* 2015. Vol. 1. P. 45–58.

Post E., Forchhammer M. C. Climate change reduces reproductive success of an Arctic herbivore through trophic mismatch // *Philos. Trans. R. Soc. B.* 2008. Vol. 363. P. 2369–2375.

Prevéy J. S., Rixen C., Ruger N., Høye T. T., Bjorkman A. D., Myers-Smith I. H., Elmendorf S. C., Ashton I. W. et al. Warming shortens flowering seasons of tundra plant communities // *Nature Ecol. Evol.* 2019. Vol. 3. P. 45–52.

Prevéy J. S., Elmendorf S. C., Bjorkman A., Alatalo J. M., Ashton I., Assmann J. J. et al. The tundra phenology database: more than two decades of tundra phenology responses to climate change // *Arct. Science.* 2022. Vol. 8. P. 1022–1039.

Prevéy J., Vellend M., Ruger N., Hollister R. D., Bjorkman A. D., Myers-Smith I. H. et al. Greater temperature sensitivity of plant phenology at colder sites: implications for convergence across northern latitudes // *Glob. Change Biol.* 2017. Vol. 23. P. 2660–2671.

Sedova E. A., Vasilevskaya N. V. The distinctive features of ontogenetic processes of *Andromeda polifolia* L. (*Ericaceae* Juss.) in the European Subarctic // *Moscow University Biological Sciences Bulletin.* 2007. Vol. 62. № 2. P. 83–90.

Sørensen T. J. Temperature Relations and Phenology of the Northeast Greenland Flowering Plants // *Medd Grønland.* 1941. Vol. 125. 305 p.

Wada N., Shimono M., Miyamoto M., Kojima S. Warming effects on shoot development growth and biomass production in sympatric evergreen alpine dwarf shrubs *Empetrum nigrum* and *Loiseleuria procumbens* // *Ecol. Res.* 2002. Vol. 7. P. 125–132.

Wheeler H. C., Nøye T. T., Schmidt N. M., Svenning J.-C., Forchhammer M. C. Phenological mismatch with abiotic conditions – implications for flowering in Arctic plants // *Ecol.* 2015. Vol. 96. P. 775–787.

УДК 574.3:575.2:576.3

Васильев А. Г., Васильева И. А.

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

ГЕОМЕТРИЧЕСКАЯ МОРФОМЕТРИЯ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ

Рассмотрена роль многомерного морфометрического подхода – геометрической морфометрии в решении популяционных проблем в русле основных направлений популяционной биологии. Намечены перспективы применения нового метода – геометрической фенетики (фенограмметрии).

Ключевые слова: популяция, изменчивость, морфогенез, геометрическая морфометрия, фенетика, экология, эволюция, развитие.

GEOMETRIC MORPHOMETRICS AND POPULATION BIOLOGY

The role of a multivariate morphometric approach – geometric morphometrics in solving population problems in line with the main directions of population biology is considered. The prospects for the application of a new method – geometric phenetics (phenogrammetry) are outlined.

Key words: population, variability, morphogenesis, geometric morphometrics, phenetics, ecology, evolution, development.

Один из основателей популяционной биологии как особой области биологических исследований – Николай Васильевич Глотов (Тимофеев-Ресовский и др., 1973) в своих работах много внимания посвятил популяционному анализу изменений морфогенеза растений и животных в контрастных условиях среды. В частности, одно из основных его научных достижений касалось обнаружения возможности оценки веера скрытой изменчивости у популяций в неблагоприятных условиях развития – как реакции морфогенеза на воздействие «провокационного фона» (Глотов, 1983). В свете современных мировых экологических вызовов, связанных с вероятностью наступления биотических кризисов (Accelerated modern..., 2015) из-за сочетанного изменения условий обитания, вызванного усилением воздействия на биоту погодно-климатических, антропогенных и биотических (инвазионных) факторов (Parmesan, 2006; The Anthropocene..., 2011), изучение морфогенетических изменений в природных условиях становится крайне актуальной и даже социально значимой задачей. Во многом решению этих научно-прикладных задач на наш взгляд может способствовать геометрическая морфометрия, используемая в рамках популяционной и эволюционной биологии.

Геометрическая морфометрия (ГМ) как направление морфометрических исследований возникла в конце 80-х годов XX в. и опиралась на идеи математика Д. Кендалла (Kendall, 1977, 1984) об особом сферическом пространстве (впоследствии названном Кендалловым пространством), оказавшемся чрезвычайно удобным для характеристики изменчивости формы самых разных объектов. Д. Кендалл впервые осознал, что собственно форма объекта при последовательных процедурах трансляции (смещения), масштабирования (выравнивания) и ротации (вращения) конфигураций объектов остается неизменной, а все атрибуты, не являющиеся формой, при этом отпадают. Поэтому можно отдельно оценивать изменчивость формы и размеров объектов, что было невозможно или затруднительно при использовании традиционной многомерной морфометрии. Метрику Д. Кендалла и его математическую теорию впервые при оценке изменчивости

формы применили биометрики Л. Маркус, Ф. Букштейн и Ф. Дж. Рольф. После их работ ГМ в конце 80-х годов XX в. начала свое дальнейшее бурное развитие. Название области исследований – *геометрическая морфометрия* (geometric morphometrics) было предложено позднее М. Корти в 1993 г. (Corti, 1993). В тот же год и в том же номере журнала вышла статья Ф.Дж. Рольфа и Л. Маркуса (Rohlf, Marcus, 1993), где также были параллельно изложены революционные принципы новой морфометрии. Новую морфометрию, названную геометрической, Ф. Букштейн определил как статистический анализ изменения формы и ее ковариацию с другими переменными (Bookstein, 1991).

За три прошедших десятилетия ГМ прошла большой путь (Adams et al., 2013), сформировала новые методы и подходы и широко применяется при решении разных биологических задач. Наряду с двухмерными (2D) методами анализа изменчивости формы объектов активно развиваются трехмерные (3D) подходы. В последнее время применение меток-ландмарков (landmarks) для характеристики изменчивости формы существенно дополнено использованием полуландмарков (semilandmarks) как в виде кривых с большой плотностью размещения меток, так и поверхностей равномерно и с высокой плотностью покрытых полуметками, что позволяет точнее описывать изменчивость формы объектов. Появилось большое число прикладных компьютерных программ TPS (Rohlf, 2017), MorphoJ (Klingenberg, 2011), PAST (Hammer et al., 2001), IMP (Geometric Morphometrics..., 2004), Landmark (Wiley, 2006), Geomorph (Adams et al., 2014), Morpho (Shlager, 2015), позволяющих проводить исследования методами ГМ. Дальнейшие этапы развития геометрической морфометрии в мире были связаны не только с совершенствованием компьютерных технологий, но и технологий получения изображений (рентгенография, электронная томография, цифровые фотоаппараты, 3D-стереометрия, лазерные и световые 3D-сканеры).

Развитие современных направлений популяционной биологии в последние годы связано с широким применением новых молекулярно-генетических методов (Абрамсон, 2007; Семериков и др., 2021), но все больше они сочетаются с традиционной многомерной морфометрией и анализом полученных с помощью космических аппаратов геоинформационных и погодно-климатических данных. Поскольку технологические возможности таких исследований возрастают, перед специалистами в области популяционной биологии возникают новые перспективы и актуальные задачи.

Цель настоящего сообщения – краткое описание наиболее перспективных направлений использования геометрической морфометрии при решении проблем популяционной биологии для ее основных направлений.

Методологические аспекты применения геометрической морфометрии.

Сначала следует подчеркнуть общий методологический аспект геометрической морфометрии: ГМ не только позволяет независимо сравнивать изменчивость размеров и формы, но также дает возможность морфогенетической интерпретации выявляемых морфологических различий (Zelditch et al., 2012; Sheets, Zelditch, 2013; Васильев и др., 2018). Различия в протекании

постнатального морфогенеза, приводящие к морфологическим изменениям, являются ключевой частью той информации, которая традиционно важна при изучении популяций и внутривидовых группировок. Фактически, как подчеркивал ранее В. В. Корона (Корона, Васильев, 2007), изменчивость морфогенеза можно характеризовать по вариации ростовых процессов – «размерогенеза», варьирования формы – «формогенеза» и структуры – «структурогенеза».

Структурогенез, т. е. закладка и формирование дискретных морфоструктур в процессе пре- и постнатального развития на первый взгляд не может быть описан методами ГМ. Однако это не так, и структурные различия по комплексу дискретных вариаций (фенов) неметрических признаков также возможно описывать методами геометрической морфометрии как изменчивость формы объектов. Ранее мы предложили метод фенограмметрии – геометрической фенетики, который использует радиальные фенограммы – полигоны звездчатой формы (астероны), образованные при соединении вершин радиусов-векторов, характеризующих наличие отдельных фенов или групповые частоты их встречаемости (Васильев и др., 2018). Групповой астерон представляет собой хорошо известный графический способ визуализации популяционных частот генов в виде «полигона», предложенный ранее А. С. Серебровским (1970) для популяционной генетики. Конфигурации индивидуальных и групповых астеронов можно сравнивать методами ГМ так же, как и форму объектов (при этом обязательна нормировка на логарифм «центроидных размеров», косвенно характеризующий число фенов неметрических признаков). Используя предложенный метод геометрической фенограмметрии по комплексу фенов неметрических признаков и собственно геометрической морфометрии по форме фенограмм-астеронов, можно, таким образом, на одних и тех же особях сравнить проявление индивидуальной и групповой изменчивости с учетом всех трех аспектов морфогенеза: размерогенеза, формогенеза и структурогенеза (по В. В. Короне). Добавим также, что при использовании не только 2D-, но главным образом 3D-методов ГМ в сравнении разных внутривидовых групп, сходных по возрасту и времени сбора материала, а также разных близких видов (в частности, симпатрических), наряду с оценкой морфологических различий, как уже отмечалось выше, можно выявить различия в протекании их постнатального морфогенеза.

Популяционная экология. Итак, что может дать ГМ для исследований в области популяционной экологии? Наибольший интерес, на наш взгляд, представляет возможность оценки вероятного влияния динамики численности и ее уровня (обилия) на протекание морфогенеза в разных популяциях в один и тот же год сравнения или в одной и той же популяции в разные годы. Например, на пике численности и/или при депрессии было выявлено изменение морфогенеза, связанное с плотностью вида конкурента (Оценка эффектов..., 2016; Принцип компенсации..., 2017). Другой аспект касается оценки вероятных различий в протекании морфогенеза биотопических группировок – ценопопуляций, что позволяет установить степень чувствительности данного

вида к развитию в разных биотопах. Третий аспект затрагивает функциональные особенности популяций и внутрипопуляционных групп. Например, по конфигурациям кормодобывающих морфоструктур полевок: нижней челюсти, верхних и нижних зубов на основе предварительной процедуры суперимпозиции (Rohlf, Slice, 1990) можно выровнять объекты. Затем по специально созданным протоколам, где указаны пары ландмарков для снятия промеров, можно получить измерения для оценки морфофункциональных индексов (см. Anderson et al., 2014; Последствия интродукции..., 2016; Васильев и др., 2020). Изменение доминирующей диеты, как правило, отражается в изменении мандибулярных индексов и конфигураций жевательной поверхности зубов. Поэтому данный аспект может служить дополнительной информацией о трофической специфике внутрипопуляционных групп и популяций, что важно для популяционной экологии.

Популяционная морфология. Для целей популяционной морфологии широкое применение методов ГМ вполне очевидно, так как эта область исследований тесно связана с морфогенетическими изменениями при развитии животных или растений в разных условиях: например, при сравнении географически удаленных популяций. Сопоставление географических и хронографических (межгодовых) различий позволяет оценить устойчивость протекания морфогенеза в разных условиях среды и степень наследственной обусловленности выявленных межпопуляционных географических различий на фоне внутрипопуляционных – хронографических или биотопических. Такие сравнения позволяют с помощью методов ГМ осуществлять эколого-морфологический мониторинг популяций одного или нескольких близких видов (Васильев и др., 2023), оценивать направления перестроек морфогенеза, характеризовать популяционную структуру и дифференциацию популяционных группировок, выявлять последствия техногенных воздействий на морфогенез, устанавливать наиболее вероятные родственные связи между внутривидовыми формами. Особое значение имеет использование показателей морфологического морфоразнообразия (morphological disparity) близких внутригрупповых форм и видов, выявляющих центры разнообразия и формообразования в общем морфопространстве. Наконец, в перспективе ГМ может способствовать выявлению признаков проявления регионального биотического кризиса по разной морфогенетической реакции ценопопуляций наиболее уязвимых видов на изменение условий среды.

Популяционная феногенетика. Исследования в области популяционной феногенетики в основном связаны с изучением степени стабильности развития популяционных групп по проявлениям флуктуирующей асимметрии (ФА) билатеральных морфологических структур (Захаров, 1987; Zakharov, 1992; Кряжева и др., 1996; Биоиндикация..., 2003; Статистический анализ..., 2004; Васильев и др., 2007; Зорина, 2012). Изучение флуктуирующей асимметрии возможно и с помощью методов геометрической асимметрии (Marques, 2008; Klingenberg, 2011; Adams et al., 2014). Поскольку методы геометрической

морфометрии обеспечивают выравнивание объектов по центроидным размерам, т.е. обеспечивают независимость варьирования формы от изменчивости размеров, при оценке ФА для формы объекта не требуется нормировать индивидуальные оценки разности между значениями левой и правой сторон (см. Ялковская и др., 2014). Существуют специализированные компьютерные программы (SAGE, MorphoJ и др.) для вычисления флуктуирующей асимметрии методами ГМ. Однако, все они используют только метод смешанного двухфакторного дисперсионного анализа, при котором мера ФА вычисляется как средний квадрат взаимодействия факторов «индивидуум» и «сторона тела», а стандартной ошибкой служит удвоенный средний квадрат остаточной дисперсии (Palmer, Strobeck, 1986; Palmer, 1994). Особый интерес представляет анализ стабильности развития, в частности, в интактных и импактных популяциях, на основе сравнения степени рассеивания внутригрупповых ординат в морфопространстве. Ранее нами был предложен альтернативный способ такой оценки уровня дестабилизации развития (Васильев и др., 2018; Васильев, 2021). Согласно этому подходу, после расчетов, выполненных методами геометрической морфометрии, вычисляют прокрустовы координаты особей в выборках, а затем для случайно выровненных по объему наблюдений выборок (процедура случайной «рарефакции») в общем морфопространстве оценивают по значениям крайних ординат внутригрупповые объемы морфопространств – V_m .

Вычислить V_m возможно в пакете R-программ *geometry*: <http://cran.r-project.org/web/packages/geometry/>. Для показателя V_m с помощью бутстреп анализа методом случайной повторной выбраковки рядов значений вычисляется стандартная ошибка. Ранее нами неоднократно было показано, что в неблагоприятных условиях среды, в том числе при низкой численности, возрастает внутригрупповое морфоразнообразие (V_m), что косвенно указывает на усиление стресса развития.

Популяционная генетика и эволюционные аспекты популяционной биологии. Использование методов ГМ позволяет шире интерпретировать предварительно полученные молекулярно-генетические оценки внутри популяции и при сравнении разных популяций. Особенно интересно проведение морфокартирования филогенетических связей, оцененных в виде кластерных филограмм, при проецировании этих деревьев на морфопространство, включающее сравниваемые выборки. Возможность таких процедур вполне успешно реализована в программах MorphoJ и Geomorph. Можно провести такое сравнение параллельно для разных морфологических структур. При выявлении высокого филогенетического сигнала для той или иной морфоструктуры (например, конфигурации определенного зуба) можно установить ее пригодность для суждения о филогении таксона и/или оценить ее адаптивную значимость в филогении определенных внутривидовых таксономических групп. На внутрипопуляционном уровне могут быть выявлены генетически дифференцированные группы (например, окрасочные морфы, разные кариотипы, в том числе маркированные определенными

генными мутациями и др.), которые также можно сравнить методами ГМ. Это позволит выявить возможные генетически обусловленные адаптивные или инадаптивные перестройки морфогенеза у сравниваемых фенотипов и фенонов – групп сходных и единых по происхождению фенотипов. Морфогенетическая интерпретация выявляемых различий допускает в ряде случаев и их эволюционно-экологическую трактовку (Последствия интродукции..., 2016).

Заключение. Таким образом, применение методов ГМ в решении проблем разных направлений популяционной биологии будет способствовать большему пониманию происходящих быстрых морфогенетических изменений в популяциях как при оценке их реакции на изменение погодно-климатических и антропогенных условий, так и смену биотического окружения, включая внедрение инвазионных видов. Особый интерес представляет анализ методами ГМ изменчивости постнатального морфогенеза самих инвазионных видов в новой для них среде обитания при разной полноте состава автохтонных сообществ. Таким образом, можно предполагать, что методы ГМ в комплексе с другими современными популяционными подходами эффективно послужат решению многих задач, возникающих в русле проблем популяционной биологии в самом широком понимании ее основных направлений.

Работа выполнена в рамках государственного задания № 122021000091-2 Института экологии растений и животных УрО РАН.

ПРИМЕЧАНИЯ

Абрамсон Н. И. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы // Вестник ВОГИС. 2007. Т. 11. № 2. С. 307–331.

Биоиндикация воздействия горнодобывающей промышленности на наземные экосистемы Севера: Морфогенетический подход / Е. Г. Шадрина, Я. Л. Вольперт, В. А. Данилов, Д. Я. Шадрин. Новосибирск: Наука. 2003. 110 с.

Васильев А. Г., Васильева И. А., Большаков В. Н. Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та. 2007. 279 с.

Васильев А. Г., Васильева И. А., Шкурихин А. О. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2018. 471 с.

Васильев А. Г., Большаков В. Н., Васильева И. А. Внутри- и межпопуляционная одонтологическая изменчивость красно-серой полёвки (*Craseomys rufocanus*) и «принцип компенсации» Ю. И. Чернова // Экология. 2020. № 1. С. 5–15.

Васильев А. Г. Концепция морфониши в эволюционной экологии // Экология. 2021. № 3. С. 163–178.

Васильев А. Г., Лукьянова Л. Е., Городилова Ю. В. Сопряженная изменчивость видов лесных полевок в нарушенных ветровалом и пожаром биотопах на примере Висимского заповедника (Средний Урал) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2023. Т. 8. № 3. С. 24–46.

Глотов Н. В. Генетическая гетерогенность природных популяций по количественным признакам: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.: АН СССР, ЛГУ, 1983. 33 с.

Захаров В. М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука. 1987. 213 с.

Зорина А. А. Методы статистического анализа флуктуирующей асимметрии // Принципы экологии. 2012. № 3. С. 24–47.

Корона В. В., Васильев А. Г. Строение и изменчивость листьев растений: основы модульной теории. 2-е изд., испр. и доп. Екатеринбург: УрО РАН. 2007. 280 с.

Кряжева Н. Г., Чистякова Е. К., Захаров В. М. Анализ стабильности развития березы повислой в условиях химического загрязнения // Экология. 1996. № 6. С. 441–444.

Оценка эффектов неизбирательной элиминации в сообществе грызунов методами геометрической морфометрии / А. Г. Васильев, В. Н. Большаков, И. А. Васильева, Н. Г. Евдокимов, Н. В. Синева // Экология. 2016. № 4. С. 290–299.

Последствия интродукции ондатры в Западной Сибири: морфофункциональный аспект / А. Г. Васильев, В. Н. Большаков, И. А. Васильева, Н. В. Синева // Российский журнал биологических инвазий. 2016. № 4. С. 2–13.

Принцип компенсации Ю. И. Чернова и влияние полноты состава сообщества грызунов на изменчивость популяции рыжей полёвки (*Clethrionomys glareolus*) на Среднем Урале / А. Г. Васильев, И. А. Васильева, Ю. В. Городилова, Н. Л. Добринский // Экология. 2017. № 2. С. 116–125.

Семерилов В. Л., Семерикова С. А., Путинцева Ю. А. Изменчивость митохондриальной ДНК указывает на американское происхождение современных пихт // Генетика. 2021. Т. 57. № 11. С. 1246–1251.

Серебровский А. С. Генетический анализ. М.: Наука, 1970. 338 с.

Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* / Д. Б. Гелашвили, В. Н. Якимов, В. В. Логинов, Г. В. Епланова // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. трудов. Тольятти. Вып. 7. 2004. С. 45–59.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.

Ялковская Л. Э., Бородин А. В., Фоминых М. А. Модульный подход к изучению флуктуирующей асимметрии комплексных морфологических структур у грызунов на примере нижней челюсти рыжей полёвки (*Clethrionomys glareolus*, Arvicolinae, Rodentia) // Журн. общей биол. 2014. Т. 75. № 5. С. 385–393.

Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction / G. Ceballos, P. R. Ehrlich, A. D. Barnosky et al. // Science Adv. 2015. Vol. 1. № 5. 1. P. 1–5.

Adams D. C., Rohlf F. J., Slice D. E. A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century // *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. 2013. Vol. 24. № 1. P. 7–14.

Adams D. C., Otárola-Castillo E. Geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data // *Methods in Ecol. and Evol.* 2013. Vol. 4. P. 393–399.

Anderson Ph. S. L., Renaud S., Rayfield E. J. Adaptive plasticity in the mouse mandible // *BMC Evolutionary Biology*. 2014. Vol. 14. P. 85-93.

Bookstein F. L. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge Univ. Press, New York. 1991. 435 p.

Corti M. Geometric morphometrics: An extension of the revolution // *Trends in Ecology & Evolution*. 1993. Vol. 8. P. 302–303.

Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer / M. L. Zelditch, D. L. Swiderski, H. D. Sheets, W. L. Fink. New York: Elsevier Academic Press, 2004. 437 p.

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4. № 1. P. 9.

Kendall D. G. The diffusion of shape // *Advances in Applied Probability*. 1977. Vol. 9. P. 428–430.

Kendall D. G. Shape manifolds, procrustean metrics and complex projective spaces // *Bulletin of the London Mathematical Society*. 1984. Vol. 16. P. 81–121.

Klingenberg C. P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Molecular Ecology Resources*. 2011. Vol. 11. P. 353–357.

Marques E. J. SAGE – Symmetry and Asymmetry in Geometric Data. Ver. 1.05. 2008. (program)

Palmer A. R. Fluctuating asymmetry analyses: a primer // *Developmental Instability: Its Origins and Implications / T.A. Markow (ed.)*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer, 1994. P. 335–364.

Palmer A. R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1986. Vol. 17. P. 391–421.

Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change // *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2006. Vol. 37. P. 637–669.

Rohlf F. J. 2017.TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.30. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook (program)

Rohlf F. J., Marcus L. F. A revolution in morphometrics // *Trends in Ecology and Evolution*. 1993. Vol. 8. P. 129–132.

Rohlf F. J., Slice D. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // *Syst. Biol.* 1990. Vol. 39. № 1. P. 40–59.

Sheets H. D., Zelditch M. L. Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data // *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. 2013. Vol. 24. № 1. P. 67–73.

Schlager S. Package Morpho, version 2.9, 2021. (program)

The Anthropocene: conceptual and historical perspectives / W. Steffen, J. Grinevald, P. Crutzen, J. McNeil // *Philosophical Transactions of the R. Soc. A.* 2011. Vol. 369. P. 842–867.

Wiley D. F. Landmark, version 3.0. Institute for Data Analysis and Visualisation (IDAV). 2006. (program)

Zakharov V. M. Population phenogenetics: Analysis of developmental stability in natural populations // *Acta Zool. Fenn.* 1992. Vol. 191. P. 7–30.

Zelditch M. L., Swiderski D. L., Sheets H. D. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Amsterdam: Elsevier Academic Press, 2012. 478 p.

УДК 58.009

Ведерников К. Е., Бухарина И. Л.
Удмуртский государственный университет
г. Ижевск, Россия

ОСОБЕННОСТИ ВИДОВОГО СОСТАВА НАРУШЕННЫХ ЕЛОВЫХ ЭКОСИСТЕМ

Еловые леса региона образованы в основном двумя видами: ель сибирская и ель финская (гибридная). В типологическом отношении преобладают ельники кисличники (*Piceetum oxalidosum*). В живом напочвенном покрове преобладает неморальное широколиственное, однако гибель древостоя и изреживание основного древесного полога меняют экологические факторы. Данное явление влечет к вытеснению лесных трав злаковым разнотравьем. Подлесочный ярус, в исследуемых насаждениях, отсутствует или присутствует, но редкий. Довольно высокая густота подлеска наблюдалась на тех пробных площадях, где был зафиксирован высокий процент гибели деревьев основного яруса. Подрост хвойных пород отсутствует или присутствует, но в недостаточном количестве и низкого качества, который замещается лиственными видами (мягколиственные породы).

Ключевые слова: темнохвойные леса, еловые насаждения, видовой состав, живой напочвенный покров, подрост, подлесок.

Vedernikov K. E., Bukharina I. L.
Udmurt State University
Izhevsk, Russia

FEATURES OF THE SPECIES COMPOSITION OF DISTURBED SPRUCE ECOSYSTEMS

The spruce forests of the region are formed mainly by two species: Siberian spruce and Finnish spruce (hybrid). Typologically, sour spruce forests (*Piceetum oxalidosum*) predominate. Immortal broadgrass prevails in the living ground cover, however, the death of the stand and the thinning of the main tree canopy change environmental factors. This phenomenon leads to the displacement of forest grasses by grasses of various grasses. The undergrowth layer, in the studied plantings, is absent or present, but rare. A fairly high density of undergrowth was observed in those test areas where a high percentage of death of trees of the main tier was recorded. The undergrowth of coniferous species is absent or present, but in insufficient quantity and low quality, which is replaced by deciduous species (soft-leaved species).

Key words: dark coniferous forests, spruce plantations, species composition, living ground cover, undergrowth, undergrowth.

В настоящее время проблема нарушения еловых экосистем привлекает все большее внимание научной и экологической общественности. Данные экосистемы, составляющие значительную часть лесов Европейской части РФ, подвергаются различным воздействиям, которые неизбежно влияют на их видовой состав (Леса России: энциклопедия, 1995; Рысин, 2012).

Одной из особенностей нарушенных еловых экосистем является снижение биоразнообразия. Глобальные климатические изменения, рубка, загрязнение атмосферы и почвы приводят к ухудшению условий роста еловых лесах. В результате, наблюдается сокращение ареала темнохвойных лесов. Это в свою очередь может привести к нарушению экологической равновесия и негативно отразиться на функционировании биосферы (Усольцев, 2001; Рысин, Савельева, 2002).

Кроме того, нарушенные еловые экосистемы характеризуются изменениями в видовом составе. Деградация елового древостоя стимулирует появление быстрорастущих видов деревьев, таких как береза (*Betula*) или осина (*Populus*). Это может привести к формированию новых типов экосистем и изменению взаимодействий между видами (Маслова, 2012).

В целом, описанные особенности видовой состава нарушенных еловых экосистем указывают на важность сохранения этих лесных сообществ и внедрения мер для их восстановления. Предотвращение дальнейшего разрушения и активные меры по восстановлению видовой разнообразия помогут сохранить уникальные экосистемы и способствовать биологическому равновесию.

Методы исследования

Объектом исследований являлись еловые насаждения естественного происхождения, произрастающие в двух лесорастительных районах республики: район хвойно-широколиственных (смешанных) лесов европейской части РФ, южно-таежный район европейской части РФ. В процессе исследования в еловых насаждениях закладывались пробные площади как в лесном районе хвойно-широколиственных лесов, так и в южно-таежном лесном районе. Видовой состав еловых насаждений изучался по общепринятым методикам в границах

пробных площадей (ОСТ 56-69-83; Приказ Министерства природных ресурсов и экологии РФ № 510). Исследования проводились как в нарушенных системах, так и в не подвергшихся деградации.

Результаты исследования

Все виды рода Ель, отличаются наличием только удлиненных побегов и одиночным расположением хвои. В состав рода Ель входит около 40 видов, формирующие с пихтой сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) тёмнохвойные леса. Несмотря на обилие видов в роду на территории России встречается 5 видов, из которых наибольшие площади занимают Ель европейская (*Picea abies* L.) и ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) (Леса России: энциклопедия, 1995).

На Урале и на территории Удмуртии в естественной среде встречаются три вида ели: ель сибирская и ель европейская, а также гибрид предыдущих видов – ель финская (гибридная, уральская) (*Picea fennica* (Regel) Kom.) (Мамаев, 1983; Баранова, Пузырев, 2012). Отличительной особенностью вышеобозначенных видов является множество морфологических форм, выделяемые по типу ветвления и строению коры (Иванчина, Залесов, 2017).

По данным С. А. Мамаева (1983), единственным морфологическим отличием ели финской от исходных видов является строение семенных чешуй. Макростробилы по размеру идентичны ели сибирской, но семенные чешуи более вытянуты по краю и сильнее зазубрены.

При изучении еловых насаждений видовая принадлежность ели производилась по кроющим чешуям макростробил. В результате проведенных исследований выяснилось, что доля ели гибридной от общего количества особей ели, не превышает 18% в лесном районе хвойно-широколиственных лесов, тогда как южно-таёжном лесном районе доля ели финской не превышала 5%. Во всех исследуемых насаждениях преобладает ель сибирская, ель европейская – не обнаружена. Однако следует отметить, что у исследуемых особей ели наблюдается значительное варьирование формы семенных чешуй, что вызвало сложность с точной идентификацией видовой принадлежности. Погибшие деревья (свежий и старый сухостой) в большинстве своем случаев не имели шишек на ветвях, что также затрудняло их идентификацию.

Особое значение в классификации растительных сообществ играет понимание фитоценоза как единства организмов и среды. Для лесных насаждений, с целью обобщения и характеристики среды, широко применяется эколого-фитоценологические ряды, разработанные В. Н. Сукачевым для бореальных лесов СССР: ельники-зеленомошники (*Piceetahylocomiosa*), ельники-долгомощники (*Piceetapolytrichosa*), сфагонвые ельники (*Piceetasphagnosa*), болотно-травяные ельники (*Piceetauliginosa-herbosa*), сложные ельники (*Piceetacomposite*) (В. Н. Сукачев..., 1972).

В типологическом отношении одни из самых распространенных типов леса в еловых насаждениях Удмуртии являются ельники кисличники – *Piceetum oxalidosum*, которые являются самыми производительными в Удмуртии. На долю данного типа леса приходится – 31,7% от площади всех ельников (Лесной план УР, 2019).

В живом напочвенном покрове (далее – ЖНП) в большинстве исследуемых насаждений преобладают такие виды как, кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.), копытень европейский (*Asarum europaeum* L.), подмаренник мягкий (*Galium mollugo* L.), папоротник орляк (*Pteridium aquilinum* L.) и др., из мхов – ритидиадельфус (*Rhytidiadelphus triquetrus*). Таким образом, по лесоводственной типологии В. Н. Сукачева насаждения относятся к группе – *Piceeta hylocomiosa*, тип леса – ельник кисличник (*Piceetum oxalidosum*).

В насаждениях с высокой долей погибших особей ели, выполняющих средообразующую роль, привело к смене растительного сообщества в живом напочвенном покрове. Данные участки потеряли основные признаки еловых лесных экосистем. В живом напочвенном покрове типичные представители живого напочвенного покрова елового леса (копытень европейский, кислица обыкновенная и др.) начинают вытесняться полевым разнотравьем (осот полевой (*Sonchus arvensis* L.), ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.), мятлик луговой (*Poa pratensis* L.), клевер гибридный (*Trifolium hybridum* L.) и др.). Изменение экологических условий в данных насаждениях негативно сказалось на моховом покрове, приведшие почти к полному исчезновению группы блестящих мхов.

Характерные черты подроста обуславливаются особенностями среды, формирующейся под пологом леса. Вследствие высокой сомкнутости кроны верхнего яруса, подросту не хватает солнечного света в связи, с чем верхушечные побеги в несколько раз короче, чем боковые. Таким образом, в условиях недостатка инсоляции подрост хвойных видов имеет зонтикообразную форму кроны и небольшую высоту. Прирост, как по высоте, так и по объему незначителен, в силу недостатка основных экологических факторов.

На пробных площадях в лесном районе хвойно-широколиственных лесов, молодое поколение хвойных пород отсутствует или присутствует, но в недостаточном количестве (менее 500 шт./га) и низкого качества (неблагонадежный). Распределение – куртинное. В исследуемых насаждениях, где наблюдалась высокая степень деградации елового древостоя выявлен подрост березы повислой (*Betula pendula* Roth.), а также подрост липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.), высотой 3,0 м в количестве 1500 шт./га. В результате биологических особенностей лиственных видов деревьев (более высокая энергия роста в сравнении с голосеменными) приведет к смене древесного яруса с хвойного на мягколиственный.

В южно-тежном лесном районе (на севере республики) на всех пробных площадях подрост хвойных пород присутствует, но по количеству (от 500 до 1500 шт./га) и качеству (неблагонадежный) в недостаточном количестве для формирования полноценного древесного полога. В породном отношении подрост, на большинстве пробных площадей, сформирован пихтой, тогда как доля участия ели незначительна. Распределение подроста по пробным площадям куртинное, высота подроста от 1,5 м до 3,0 м.

Подлесок насаждений чаще всего представлен кустарниками. Кроме кустарников, в подлеске могут находиться некоторые виды деревьев, не выходящие в основной ярус из-за несоответствующих им условий местопроизрастания (Мелехов, 2003).

В результате проведенных полевых исследований подлесок оценивался по густоте и видовому составу. В целом подлесочный ярус, в исследуемых насаждениях, отсутствует или присутствует, но редкий. Довольно высокая густота подлеска наблюдалась на тех пробных площадях, где был зафиксирован высокий процент гибели деревьев основного яруса. В видовом отношении подлесочный ярус был однообразен как в лесном районе хвойно-широколиственных лесов, так и в южно-таёжном лесном районе. Чаще всего на пробных площадях встречались такие виды, как малина лесная (*Rubus idaeus* L.), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.), бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosa* Scop.), жимолость лесная (*Lonicera xylosteum* L.), ива козья (*Salix caprea* L.) и др. В лесном районе хвойно-широколиственных лесов, в Можгинском лесничестве (ПП № 3) были выявлены в подлеске лещина (*Corylus avellana* L.) и дуб черешчатый (*Quercus robur* L.). Последний не формирует самостоятельного яруса в природно-климатических условиях Удмуртии, в связи, с чем чаще всего его относят к подлесочной породе.

Редкий подлесок или его отсутствие обусловлено особым микроклиматом елового леса. Густая и плотная крона ели улавливает большое количество атмосферных осадков и пропускает небольшое количество солнечного излучения. Низкие показатели рН почвенного раствора, небольшое количество влаги и света под пологом тёмнохвойного леса ограничивает рост и развитие подроста и подлеска. В связи с этим, на исследуемых пробных площадях подрост и подлесок в основном был приурочен к экотонной зоне лесного фитоценоза, по опушкам леса или «окнам» в древесном пологе, образовавшимся в результате гибели деревьев из основного полога.

Выводы

В процессе исследования выявлены два вида ели, произрастающие в естественных насаждениях: ель сибирская и ель финская (гибридная). На всех пробных площадях преобладает ель сибирская, ель европейская не была обнаружена. Все исследуемые насаждения по происхождению относились к естественным, по способу размножения семенные, одноярусные. Состав древостоев в большинстве своем был чистый (доля участия иных пород не более 10%), кроме некоторых пробных площадей на севере республики. Основной породой спутником еловых древостоев является пихта, доля ее в составе древостоя увеличивается с юга на север. В возрастном отношении все исследуемые древостои были одновозрастными, группа возраста – приспевающие.

Согласно типологии леса, все пробные площади относятся к группе ельники-зеленомошники (*Piceeta hylocomiosa*), тип леса – ельник кисличник (*Piceetum oxalidosum*). В живом напочвенном покрове преобладает неморальное широколиственное и группа блестящих мхов, характерные для кисличных типов

леса. Однако гибель древостоя и изреживание основного древесного полога привело к изменению экологических факторов в усыхающих насаждениях, что в конечном итоге привело к вытеснению лесных трав злаковым разнотравьем.

Подлесочный ярус, в исследуемых насаждениях, отсутствует или присутствует, но редкий. Довольно высокая густота подлеска наблюдалась на тех пробных площадях, где был зафиксирован высокий процент гибели деревьев основного яруса. Подрост хвойных пород отсутствует или присутствует, но в недостаточном количестве и низкого качества для формирования нового поколения хвойного леса. Выявленные мягколиственные породы, обладая высокой энергией роста, начинают формировать основной ярус. Таким образом, наблюдается тенденция смены коренных хвойных лесов на производные мягколиственные.

ПРИМЕЧАНИЯ

Баранова О. Г., Пузырев А. Н. Конспект флоры Удмуртской Республики (сосудистые растения): монография. М.-Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2012. 212 с.

Леса России: энциклопедия / Под общ.ред. А. И. Уткина, Г. В. Линдемана, В. И. Некрасова, А. В. Симолина. М.: Большая Российская энциклопедия, 1995. 447 с.

Маслова А. А. Флуктуация и сукцессии в лесных сообществах на фоне изменения климата // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14. № 1 (5). С. 1316–1319.

Мамаев С. А. Виды хвойных на Урале и их использование в озеленении. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. 113 с.

Мелехов И. С. Лесоводство. 2-е изд. доп. испр. М.: МГУЛ, 2002. С. 11–14.

ОСТ 56-69-83. Площади пробные лесоустроительные. Метод закладки. М.: Гослесхоз СССР, 1984. 60 с.

Приказ Министерства природных ресурсов и экологии РФ № 510 от 05.08.2022 г. «Об утверждении Лесоустроительной инструкции».

Рысин Л. П., Савельева Л. И. Еловые леса России. М.: Наука, 2002. С. 21–152.

Рысин Л. П. Хвойные леса России. Известия Самарского центра РАН. Т. 14. 2012. № 1 (4). С. 1106–1109.

Сукачев В. Н. Избранные труды. Т. 1 Основы лесной типологии и биогеоценологии. под. общ. ред. Е. М. Лавренко. Л.: Изд-во «Наука», 1972. 419 с.

Иванчина Л. А., Залесов С. В. Влияние типа леса на устойчивость еловых древостоев Прикамья // Пермский аграрный вестник. 2017. № 1 (17). С. 38–43.

Усольцев А. В. Фитомасса лесов Северной Евразии: база данных и география. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. 708 с.

Вехник В. А.^{1,2}, Вехник В. П.^{2,3}

¹Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН
г. Тольятти, Россия

²Жигулевский государственный природный биосферный заповедник
имени И. И. Спрыгина
с. Бахилова Поляна, г.о. Жигулевск, Россия

³Национальный парк «Самарская Лука»
г. Жигулевск, Россия

СИНХРОНИЗАЦИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ ДЕНДРОФИЛЬНЫХ ГРЫЗУНОВ И ПИКОВ ОБИЛИЯ РЕСУРСОВ

У ряда видов млекопитающих в условиях ограниченного периода доступности пищи сформировались механизмы «предсказания» оптимального времени рождения потомства. Подобные адаптации на основе разных принципов выявлены у полчка и желтогорлой мыши.

Ключевые слова: урожайность дуба, опережающее размножение, *Glis glis*, *Apodemus flavicollis*, *Quercus robur*, *Corylus avellana*, репродуктивный период, массовая резорбция, активность самцов, широколиственный лес, Жигулевская возвышенность, обилие ресурсов.

Vekhnik V. A.^{1,2}, Vekhnik V. P.^{2,3}

¹Samara Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Institute
of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences
Togliatti, Russia

²I. I. Sprygin Zhiguli State Natural Biosphere Reserve
Bakhilova Polyana Village
city district Zhigulyovsk, Russia

³Samarskaya Luka National Park
Zhigulyevsk, Russia

SYNCHRONIZATION OF TREE-DWELLING RODENT REPRODUCTION AND PEAKS OF RESOURCE ABUNDANCE

In a number of mammal species, under conditions of a limited period of food availability, mechanisms for «anticipating» the optimal time of birth of offspring have been formed. Similar adaptations based on different principles have been identified in the edible dormouse and the yellow-necked mouse.

Key words: oak yield, anticipatory reproduction, *Glis glis*, *Apodemus flavicollis*, *Quercus robur*, *Corylus avellana*, reproductive period, mass embryonic resorption, male activity, broad-leaved forest, the Zhiguli Mountains, abundance of resources.

Зависимость интенсивности размножения животных от обилия доступных ресурсов служит одним из основополагающих принципов современной экологии (Odum, 1959; Ricklefs, 1973). В сообществах, где хорошие урожаи корма доступны только на протяжении конкретного периода, подъем численности у потребляющих их животных происходит обычно через определенный временной интервал в ответ на повышение флуктуирующего уровня доступности кормов (Wolff, 1996; Ostfeld, Keesing, 2000, Bogdziewicz et al., 2016). Однако в ряде случаев период задержки может быть элиминирован за счет ряда экологических механизмов. Потомство появляется при этом непосредственно в период пика обилия ресурсов и наблюдается корреляция не с предыдущим или текущим, а будущим урожаем кормов. Такие адаптации проявляются в условиях зависимости выживаемости животных от короткого периода обилия конкретного вида пищи.

Так, размножение восточного бурундука (*Tamias striatus*) происходит за несколько месяцев до созревания американского бука (*Fagus grandifolia*) (Bergeron et al., 2011). При этом обилие семян красного клена служит индикатором будущего урожая бука (Tissier et al., 2020). У обыкновенной белки (*Sciurus vulgaris*) в Альпах выявлена корреляция годового прироста в течение летне-осеннего сезона размножения с урожаем текущего года (Wauters et al., 2008). У красной белки (*Tamiasciurus hudsonicus*) рождение детенышей происходит за несколько месяцев до появления урожая шишек белой ели (*Picea abies*) (Hämäläinen et al., 2017). У белоногого хомячка (*Peromyscus maniculatus*) повышение темпов размножения происходит задолго до пика численности периодических цикад (*Magicalcica* sp.). Возможным триггером служит обилие личинок, спускающихся с деревьев на поверхность земли примерно за месяц до начала массового лета (Marcello et al., 2008). У белоногого хомячка (*P. leucopus*) выявлена зависимость репродукции от обилия семян сахарного клена (*Acer saccharum*). Наибольшая доля молодых предшествовала годам пика численности. Летняя температура в период формирования примордиев листьев служила предиктором урожайности на следующий год и, соответственно, успешного размножения хомячков (Falls et al., 2007). У тропических грызунов потомство может появляться за 5-6 месяцев до созревания кормов, в период цветения растений (Chakma et al., 2019).

Для ряда видов прослежена подобная синхронизация: у оленьего хомячка (Gashwiler, 1979); обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*) (Lindström, 1988); зайца (*Lepus europaeus*) (Stott, Harris, 2006). Рождение потомства при этом происходит до пика доступности пищи, и начало самостоятельной жизни детенышей совпадает с максимумом обилия кормов.

У красной белки в Канаде и обыкновенной белки в Бельгии и Италии выявлена зависимость между долей размножающихся самок, размерами выводков, вероятностью рождения вторых выводков и будущим осенним урожаем семян деревьев, причем авторы определяют регуляторный механизм как «опережающее размножение» (anticipatory reproduction) (Boutin et al., 2006). При этом исследователи утверждают, что опережающее размножение возможно

благодаря использованию резервных сил организмов самок под действием неопределенных триггерных факторов (Boutin et al., 2013). У некоторых видов даже зафиксировано отсутствие видимых репродуктивных плат в период размножения, таких, как желтый суслик (*Spermophilus fulvus*) (Franceschini-Zink, Millesi, 2008), обыкновенных и красная белка (Boutin et al., 2006), дикий кролик (*Oryctolagus cuniculus*) (Rödel et al., 2015). Исследовано влияние ошибок в «предсказывании» будущего урожая на репродуктивный успех самок в течение жизни (Petrullo et al., 2023). Другие авторы считают, что опережающее размножение представляет собой всего лишь одну из особенностей жизненной стратегии самок, позволяющей использовать дополнительные источники корма в период беременности, и не признают его отдельным биологическим механизмом (White, 2013) либо не находят подтверждения данной концепции (Dri et al., 2022). Например, при исследовании сибирской летяги (*Pteromys volans*) в специальном исследовании Финляндии максимальная интенсивность размножения наблюдалась весной после урожайного сезона (Selonen et al., 2015).

Наряду с трофическими взаимодействиями, у ряда видов существуют эндогенные механизмы зависимости репродуктивной активности от продолжительности светового дня, таких как сирийский хомячок (*Mesocricetus auratus*) (Herbert, 1989; Pendergast et al., 2001), овца (*Ovis aries*) (Woodfill et al., 1994; Malpoux et al., 2002), северный олень (*Rangifer tarandus*) (Stokkan et al., 2007), заяц-русак (Frylestam, 1980) и другие виды (см. обзор Bronson, Heideman, 1994; Bradshaw, Holzapfel, 2007). Зависимость размножения от количества осадков была обнаружена у австралийского водяного питона (*Liasis fuscus*) и его основной добычи – сумеречной крысы (*Rattus colletti*) (Madsen et al., 2006). У многососковой крысы (*Mastomys natalensis*) в Африке продолжительность периода размножения определяется периодичностью наводнений, возникающих из-за сезона дождей (Granjon et al., 2005). У некоторых видов, таких как золотистая иглистая мышь (*Acomys russatus*), триггерным фактором размножения выступает резкое снижение содержания солей в растениях после сезона дождей (Shanas, Haim, 2004).

Было обнаружено также действие конкретных веществ, влияющих на репродуктивные функции млекопитающих. Так, 6-метоксибензоксазолин стимулирует размножение у горной полевки (*Microtus montanus*) (Sanders et al., 1981) и увеличивает вес яичников у лабораторных мышей (*Mus musculus*) (Vomford, 1987). Растительный гормон роста гибберелин А3 стимулирует репродукцию дикоживущих домовых мышей (Olsen, 1981).

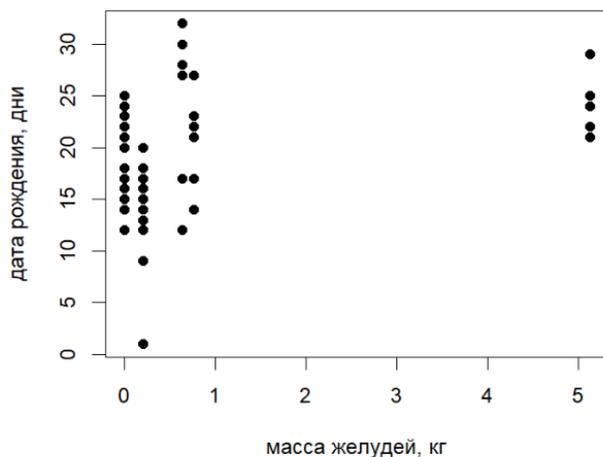
Для исследования природы синхронизации размножения и периодичности появления ресурсов в широколиственных лесах были проанализированы репродуктивные стратегии полчка (*Glis glis* Linnaeus, 1766) как малочисленного субдоминантного вида и массового доминантного вида грызунов – желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834), систематически далекого вида с наиболее сходной с полчком экологической нишей. Исследования проводились на Жигулевской возвышенности (Среднее Поволжье).

Полчок выступает классическим примером опережающего размножения. В оптимуме ареала, Центральной и Западной Европе, размножение сонь связано с наличием или отсутствием буковых орешков или желудей в широколиственных лесах – основном биотопе вида. Интенсивность размножения вида четко коррелирует будущим урожаем кормов (Milazzo et al., 2003; Schlund et al., 2002). В годы неурожаев бука сони остаются репродуктивно неактивными, так как у самцов, питающихся в начале лета цветками и бутонами бука, гонады не функционируют на протяжении всего активного сезона, что предшествует отсутствию высококалорийных семян в течение репродуктивного сезона (Bieber, 1998; Fietz et al. 2004; Ruf et al., 2006). Таким образом, полчки размножаются только в годы обильного плодоношения бука 2-3 раза в жизни.

В периферической популяции полчка на Жигулевской возвышенности регуляция размножения основана на массовой резорбции эмбрионов беременных самок в неурожайные годы (Vekhnik, 2019). При этом рождение детенышей происходит за 1,5-2 месяца до созревания основных кормов – желудей дуба (*Quercus robur*) или орехов лещины (*Corylus avellana*).

В 2016-2023 гг. были проанализированы сроки рождения потомства в искусственных гнездовьях. Дуплянки размером 200×200×400 мм с боковым входом диаметром 35 мм были расположены 10 линиями по 20 штук на расстоянии 30 м друг от друга на высоте около 2,5 м. Проверку дуплянок в 2016-2021 гг. осуществляли два раза в месяц на протяжении активного сезона полчка (с мая по октябрь-ноябрь в разные годы). В 2022–2023 гг. учеты проводили один раз в месяц.

Было установлено, что тип основного нажировочного корма определял периодизацию репродуктивного периода (Estimate = 0,057, SE = 0,027, Z = 2,086, p = 0,037). Итоговая модель обобщенной линейной регрессии включала также массу тела самок (p = 0,789). Выявлена зависимость даты рождения детенышей как от плодоношения дуба, выраженного в баллах, так и от массы желудей, собранных в конусы (рис. 1)



Для лещины подобной зависимости не обнаружено. В годы высокой урожайности дуба рождение потомства происходило позже, чем годы высокой урожайности лещины. Временной сдвиг в рождении детенышей отражает тесную зависимость репродуктивного успеха от доступности необходимых ресурсов и четкую синхронизацию созревания кормов и роста детенышей, а не «предсказывание» будущего обилия кормов. Созревание орехов лещины начинается на две-три недели раньше, чем желудей, и эта разница отражается на времени рождения детенышей. В неурожайные для дуба и лещины годы у большинства самок происходила полная резорбция эмбрионов, и потомство не появлялось. В 2017-2019 гг. отлов желтогорлых мышей живоловками проводили с начала появления завязи желудей до наступления холодных ночей на протяжении примерно двух месяцев. Учеты проводили ежедневно, прерывая только в дни с интенсивными осадками. Ловушки устанавливали на деревьях на расстоянии примерно 10 м одна от другой.

Пик летнего периода размножения желтогорлой мыши также оказался тесно связанным с процессом созревания основного корма. Была обнаружена закономерная корреляция между средней массой желудей во время созревания (при анализе были использованы значения медиан) и долями лактирующих самок: в 2017 г. $r_{su} = 0,7$ ($N = 5, p < 0,05$) и в 2018 г. $r_{sb} = 0,75$ ($N = 6, p < 0,05$) (рис. 2). В 2019 году доля лактирующих самок была очень низкой на протяжении всего периода отловов, и ее корреляции с массой растущих желудей не наблюдалось.

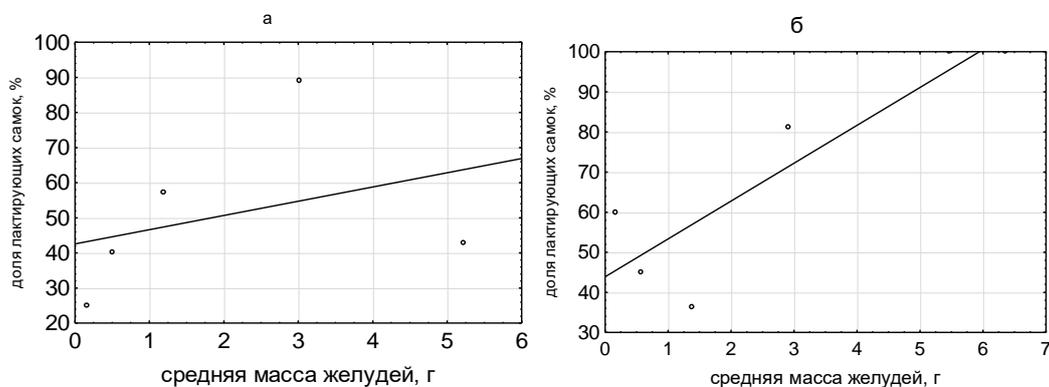


Рис. 2. Корреляция между средней массой созревающих желудей и долей лактирующих самок в 2017(а) и 2018(б) гг. (по: Vekhnik et al., 2019)

Противоположная закономерность наблюдалась для самцов. Выявлена обратная корреляция между средней массой желудей в ходе созревания и долей активных самцов. В 2017 г. $r_s = -0,9$ ($N = 5, p < 0,05$), в 2018 г. $r_s = -0,94$ ($N = 6, p < 0,05$) (рис. 3). В 2019 г., аналогично ситуации с самками, подобной корреляции выявлено не было из-за очень низкой доли активных самцов.

Полученные данные выявили неожиданно большое значение роли незрелых желудей в размножении желтогорлой мыши. Летний пик периода спариваний в значительной степени синхронизирован с созреванием желудей. Крайне низкая доля самцов с признаками репродуктивной активности в 2019 г. на фоне постоянно высокой доли самок в эструсе свидетельствует о решающей роли

репродуктивной активности самцов в регуляции размножения, зависящей от обилия основных кормов. В урожайные годы максимум репродуктивной активности самцов приходится на начало роста желудей, и к моменту опадения желудей доля лактирующих самок достигает своего максимума.

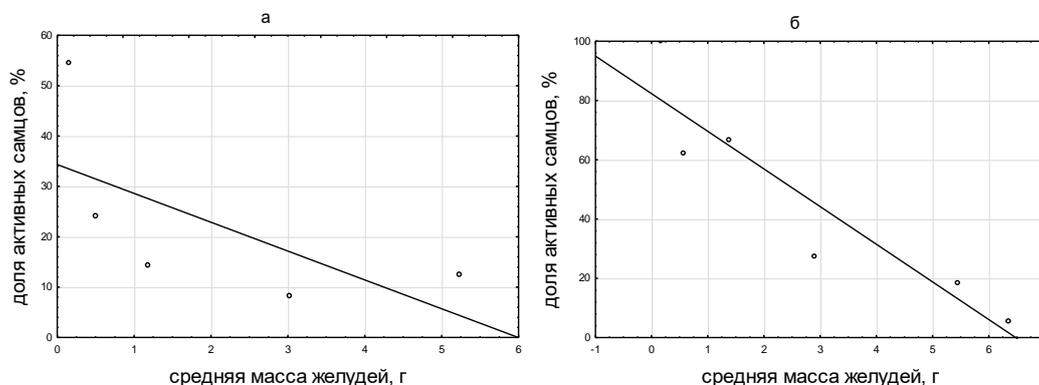


Рис. 3. Корреляция между средней массой созревающих желудей и долей активных самцов в 2017 (а) и 2018 (б) гг. (по: Vekhnik et al., 2019)

Таким образом, в сообществах с периодической доступностью кормов механизм синхронизации беременности самок с ростом семян возможен благодаря поеданию незрелых кормов беременными самками. Поиск экологического триггера начала размножения в этом случае становится ненужным. Исследованные виды грызунов не «предсказывают» будущий урожай, а лишь начинают размножение при появлении порогового уровня доступной пищи, следствием чего является максимальная доступность созревших кормов для уязвимого молодого поколения в период начала самостоятельной жизни.

Как исследованные примеры двух видов, так и литературные данные по другим млекопитающим подтверждают, что синхронизация размножения с созреванием кормов представляет собой не адаптацию отдельных популяций какого-либо вида к конкретным локальным условиям, а группу регуляторных механизмов совершенно разной природы, действующих в сообществах с периодически доступными ресурсами, приводящих к появлению потомства в период пика обилия пищевых ресурсов. При абсолютно разных объектах питания животных, периодичности размножения и жизненных циклах единого механизма подобной регуляции не существует. Общие принципы выявленных механизмов синхронизации размножения гораздо интереснее, чем возможный единый механизм опережающего размножения для разных видов. Это появление потомства задолго до пика обилия ресурсов и корреляция рождаемости с будущей урожайностью основных кормов. Итогом подобной синхронизации всегда будет начало самостоятельной жизни потомства в период максимального обилия пищи, что приводит к повышению выживаемости потомства. В случае длительных периодов дефицита основного корма в экосистеме явно прослеживается адаптивное значение выявленных закономерностей. Исследования грызунов и других млекопитающих

показывают, что случаи четкой синхронизации достаточны, чтобы предположить конкуренцию жизненных стратегий в эффективности адаптаций к периодическим урожаям кормов и «пульсирующим» сообществам в целом. Дальнейшее накопление экологических данных должно выявить большее разнообразие механизмов ранней синхронизации размножения млекопитающих и будущего обилия ресурсов.

Работа выполнена в рамках бюджетной темы № 1023062000002-6-1.6.20;1.6.19 «Наземные позвоночные Среднего Поволжья и сопредельных территории и их паразитические черви: экологические, фаунистические, биологические аспекты организации и функционирования сообществ на фоне природных и антропогенных изменений».

ПРИМЕЧАНИЯ

Bergeron P., Réale D., Humphries M. M., Garant D. Anticipation and tracking of pulsed resources drive population dynamics in eastern chipmunks // *Ecology*. 2011. Vol. 92. P. 2027–2034.

Bieber C. Population dynamics, sexual activity and reproduction failure in the fat dormouse (*Myoxus glis*) // *Journal of Zoology (London)*. 1998. Vol. 244. P. 223–229.

Bogdziewicz M., Zwolak R., Crone E. E. How do vertebrates respond to mast seeding? // *Oikos*. 2016. Vol. 125. P. 300–307.

Bomford M. Food and Reproduction of Wild House Mice I. Diet and Breeding Seasons in Various Habitats on Irrigated Cereal Farms in New South Wales Aust. // *Wildl. Res.* 1987. Vol. 14. P. 183–196.

Boutin S., McAdam A. G., Humphries M. M. Anticipatory reproduction in squirrels can succeed in the absence of extra food // *New Zealand Journal of Zoology*. 2013. Vol. 40. P. 337–339.

Boutin S., Wauters L. A., McAdam A. G., Humphries M. M., Tosi G., Dhondt A. A. Anticipatory reproduction and population growth in seed predators // *Science*. 2006. Vol. 14. P. 1928–1930.

Bradshaw W. E., Holzapfel C. M. Evolution of animal photoperiodism // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2007. Vol. 38. P. 1–25.

Bronson F. H., Heideman P. D. Seasonal regulation of reproduction in mammals / *The physiology of reproduction* (eds Knobil E., Neill J. D.), 2nd edn. New York: Raven Press, 1994. P. 541–583.

Chakma N., Sarker N. J., Sarker S. U., Sarker S. K., Shafali R. B., Belmain S. R. Impact of trap barrier systems on rodent damage to upland rice cropping systems during bamboo masting events // *Crop Protection*. 2019. Vol. 126. P. 104–939.

Dri G. F., Hunter M. L. Jr., Witham J., Mortelliti A. Pulsed resources and the resource-prediction strategy: a field-test using a 36-year study of small mammals // *Oikos*. 2022. Vol. 11. P. 9–551.

Falls J. B., Falls E. A., Fryxell J. M. Fluctuations of deer mice in Ontario in relation to seed crops // *Ecological monographs*. 2007. Vol. 77. № 1. P. 19–32.

Fietz J., Schlund W., Dausmann K. H., Regelman M., Heldmaier G. Energetic constraints on sexual activity in the male edible dormouse (*Glis glis*) // *Oecologia*. 2004. Vol. 138. P. 202–209.

Franceschini-Zink C., Millesi E. Reproductive performance in female common hamsters // *Zoology*. 2008. Vol. 111. P. 76–83.

Frylestam B. Reproduction in the European hare in southern Sweden // *Holarctic Ecol.* 1980. Vol. 3. P. 74–80.

Gashwiler J. S. Deer mouse reproduction and its relationship to the tree seed crop // *American Midland Naturalist*. 1979. Vol. 102. P. 95–104.

Granjon L., Cosson J. F., Quesseveur E., Sicard B. Population dynamics of the multimammate rat *Mastomys huberti* in an annually flooded agricultural region of central Mali // *Journal of Mammalogy*. 2005. Vol. 86. № 5. P. 997–1008.

Hämäläinen A., McAdam A. G., Dantzer B., Lane J. E., Haines J. A., Humphries M. M., Boutin S. Fitness consequences of peak reproductive effort in a resource pulse system // *Scientific Report*. 2017. Vol. 7. P. 9–335.

Herbert J. Neural systems underlying photoperiodic time measurement: a blueprint // *Experientia*. 1989. Vol. 45. P. 965–972.

Lindström E. Reproductive effort in the red fox, *Vulpes vulpes*, and future supply of a fluctuating prey // *Oikos*. 1988. Vol. 52. P. 115–119.

Madsen T., Ujvari B., Shine R., Olsson M. Rain, rats and pythons: climate-driven population dynamics of predators and prey in tropical Australia // *Austral Ecology*. 2006. Vol. 31. P. 30–37.

Malpoux B., Tricoire H., Maillet F., Daveau A., Migaud M., Skinner C. C., Petetier J., Chemineau P. Melatonin and seasonal reproduction: understanding the neuroendocrine mechanisms using the sheep as a model // *Reprod. Suppl.* 2002. Vol. 59. P. 167–179.

Marcello G. J., Wilder S. M., Meikle D. B. Population dynamics of a generalist rodent in relation to variability in pulsed food resources in a fragmented landscape // *Journal of Animal Ecology*. Vol. 77. P. 41–46.

Milazzo A., Faletta W., Sarà M., 2003. Habitat selection of fat dormouse (*Glis glis italicus*) in deciduous woodlands of Sicily // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. 2008. Vol. 49. (Suppl. 1). P. 117–124.

Odum E. P. *Fundamentals of Ecology*. Second edn. Philadelphia: Saunders, 1959. 598 p.

Olsen P. The stimulating effect of a phytohormone, gibberellic acid, on reproduction of *Mus musculus* // *Aust. Wildl. Res.* 1981. Vol. 8. P. 321–325.

Ostfeld R. S., Keesing F. Pulsed resources and community dynamics of consumers in terrestrial ecosystems // *Trends in Ecology and Evolution*. 2000. Vol. 15. P. 232–237.

Pendergast B. J., Kriegsfeld L. J., Nelson R. J. Photoperiodic polyphenisms in rodents: neuroendocrine mechanisms, costs and functions // *Q. Rev. Biol.* 2001. Vol. 76. P. 293–321.

Petrullo L., Boutin S., Lane J. E., Mcadam A. G. Phenotype–environment mismatch errors enhance lifetime fitness in wild red squirrels // *Science*. 2023. Vol. 379 (6629). P. 269–272.

Ricklefs R. E. Ecology. Newton, MA: Chiron Press. 1973. 861 p.

Rödel H. G., Valencak T. G., Handrek A., Monclúsa R. Paying the energetic costs of reproduction: reliance on postpartum foraging and stored reserves // *Behavioral Ecology*. 2015. Vol. 27(3). P. 748–756.

Ruf T., Fietz J., Schlund W., Bieber C. High survival in poor years: life history tactics adapted to mast seeding in the edible dormouse // *Ecology*. 2006. Vol. 87. P. 372–381.

Sanders E. H., Gardner P. D., Berger P. J., Negus N. C. 6-Methoxybenzoxazolinone: a plant derivative that stimulates reproductive activity in *Microtus montanus* // *Science (Wash. D. C.)*. 1981. Vol. 214. P. 67–69.

Schlund W., Scharfe F., Ganzhorn J. U. Long-term comparison of food availability and reproduction in the edible dormouse (*Glis glis*) // *Mammalian Biology*. 2002. Vol. 67. № 4. P. 219–232.

Selonen V., Varjonen R., Korpimäki E. Immediate or lagged responses of a red squirrel population to pulsed resources // *Oecologia*. 2015. Vol. 177. № 2. C. 401–411.

Shanas U., Haim A. Diet salinity and vasopressin as reproduction modulators in the desert dwelling golden spiny mouse (*Acomys russatus*) // *Physiol. Behav.* 2004. Vol. 81. P. 645–650.

Stokkan K.-A., van Oort B. E. H., Tyler N. J. C., Loudon A. S. I. Adaptations for life in the Arctic: evidence that melatonin rhythms in reindeer are not driven by a circadian oscillator but remain acutely sensitive to environmental photoperiod // *J. Pineal Res.* 2007. Vol. 43. P. 289–293.

Stott P., Harris S. Demographics of the European hare (*Lepus europaeus*) in the Mediterranean climate zone of Australia // *Mamm. Biol.* 2006. Vol. 71. P. 214–226.

Tissier M.L., Réale D., Garant D., Bergeron P. Consumption of red maple in anticipation of beech mast-seeding drives reproduction in eastern chipmunks // *J. Anim. Ecol.* 2020. Vol. 89. P. 1190–1201.

Vekhnik V. A. Effect of food availability on the reproduction in edible dormice (*Glis glis* L., 1766) on the eastern periphery of the range // *Mammal Research*. 2019. Vol. 64. P. 423–434.

Vekhnik V. A., Vekhnik V. P., Rozentsvet O. A., Bogdanova E. S. Possible relations between reproduction of the yellow-necked mouse (*Sylvaemus flavicollis*) and oak yield // *Russian Journal of Theriology*. 2019. Vol. 18. № 1. P. 33–42.

Vekhnik V. A. Type of forage influences the timing of reproduction in the edible dormouse // 2024. На рецензии.

Wauters L. A., Githiru M., Bertolino S., Molinari A., Tosi G., Lens L. Demography of alpine red squirrel populations in relation to fluctuations in seed crop size // *Ecography*. 2008. Vol. 31. P. 104–114.

White T. C. R. «Anticipatory» reproduction by small mammals cannot succeed without enhanced maternal access to protein food // *New Zealand Journal of Zoology*. 2013. Vol. 40. № 4. P. 332–336.

Wolff J. O. Population fluctuations of mast-eating rodents are correlated with production of acorns // *Journal of Mammalogy*. 1996. Vol. 77. P. 850–856.

Woodfill C. J., Wayne I. M., Moenter S. M., Karsch F. I. Photoperiodic synchronization of a circannual reproductive rhythm in the sheep: identification of season specific cues // *Biol. Reprod.* 1994. Vol. 50. P. 965–967.

УДК 574.474

Воробьева И. Г., Бабина Т. В.
Марийский государственный университет
г. Йошкар-Ола, Россия

**ПАУКИ (ARACHNIDA, ARANEI) ГОСУДАРСТВЕННОГО
ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА «БОЛЬШАЯ КОКШАГА»
РЕСПУБЛИКИ МАРИЙ ЭЛ**

Исследована фауна и распределение пауков долинных лесных биоценозов среднего течения реки Большая Кокшага. Выявлены семейства, которые представлены большим числом видов. Обнаружены три вида пауков, занесенных в Красную книгу Республики Марий Эл: *Argiope bruennichi* (Scopoli, 1772), *Lycosa singoriensis* (Laxmann, 1770), *Eresus cinnaberinus* (Olivier, 1789).

Ключевые слова: пауки, фауна, разнообразие, заповедник Большая Кокшага, Республика Марий Эл.

Vorobeva I. G., Babina T. V.
Mari State University
Yoshkar-Ola, Russia

**SPIDERS (ARACHNIDA, ARANEI) OF THE STATE NATURE RESERVE
«BOLSHAYA KOKSHAGA»
OF THE REPUBLIC OF MARI EL**

The fauna and distribution of spiders in the valley forest biocenoses of the middle reaches of the Bolshaya Kokshaga River were studied. Families that are represented by a large number of species have been identified. Three species of spiders listed in the Red Book of the Republic of Mari El were discovered: *Argiope bruennichi* (Scopoli, 1772), *Lycosa singoriensis* (Laxmann, 1770), *Eresus cinnaberinus* (Olivier, 1789).

Key words: spiders, fauna, diversity, Bolshaya Kokshaga Nature Reserve, Republic of Mari El.

Первые работы о пауках Марийского края были опубликованы в начале XX века, когда он входил в состав нескольких губерний [4]. Наиболее интенсивный период научной деятельности, посвященный паукам, охватывает последние тридцать пять лет. Основоположником исследований по фауне пауков на территории Республики Марий Эл является Матвеев Валентин Александрович. Исследования по изучению фаунистического состава пауков проводилась совместно с С. Я. Фатеровым, А. Е. Аничкиным [1, 2] и И. О. Камаевым [5, 6]. В результате составлен полный библиографический список, включающий в себя работы о пауках Республики Марий Эл (с указанием видов). Авторами было обнаружено 14 новых видов пауков, и на 2008 год аранеофауна Республики Марий Эл представлена 418 видами [5]. Результаты двадцатилетних арахнологических исследований были обобщены и отражены в книгах «Животный мир Марийской ССР. Беспозвоночные» [7] и «Фауна и экология пауков Республики Марий Эл» [8].

В настоящее время в Среднем Поволжье по видовому составу пауков Республика Марий Эл занимает второе место. Уровень знаний изученности фауны арахнид в Республике Марий Эл составляет около 80% от числа обследованных территорий. Лучше изучены биотопы особо охраняемых природных территорий, таких как государственный природный заповедник «Большая Кокшага» и национальный парк «Марий Чодра», где было выявлено 388 видов пауков [4, 5].

Целью данной работы является изучение видового состава и распределения пауков долинных лесных биоценозов в среднем течении реки Большая Кокшага.

Интерес к пойменным биоценозам вызван их уникальными экологическими условиями и высоким биоразнообразием их сообществ. Заповедник расположен в западной части песчаной низменности левобережья реки Волги в долине Большая Кокшага.

Сбор материала осуществлялся по общепринятой в арахнологии методике. На каждой учётной площадке бралось по восемь почвенных проб размером 25х25 см, и затем разбирались послойно. Экспозиция почвенных ловушек Барбера проводилась с конца апреля до середины сентября. На каждой пробной площади экспонировалось по 10 почвенных ловушек, выемка материала производилась каждые 10 дней [3].

В данной работе проанализирован материал, собранный за период с 2010 по 2020 год. Пробные участки располагались вдоль поперечного профиля речной долины и включали её основные элементы от молодых пляжных сообществ, до хорошо сформированных биоценозов высокой поймы и надпойменной террасы. Всего было исследовано 8 биоценозов.

За периоды исследований на восьми пробных площадях в долинных лесных биоценозах заповедника «Большая Кокшага» было выявлено 97 видов, относящихся к 64 родам и 18 семействам. Наиболее массовым по числу родов и видов является Семейства Linyphiidae (25 родов и 36 видов). Далее идут два семейства Lycosidae (7 родов и 12 видов) и Gnaphosidae (5 родов и 14 видов). Семейство Theridiidae в сборах представлено 5 родами и 6 видами. Остальные

13 семейств не отличаются большим разнообразием, и количество видов, выявленных за период исследований варьирует от 1 до 3 (табл. 1).

Таблица 1

Систематическое разнообразие пауков района исследований

Семейство	Род	Вид
1. Araneidae	3	3
2. Liocranidae	1	2
3. Clubionidae	1	2
4. Gnaphosidae	5	14
5. Lycosidae	7	12
6. Thomisidae	3	5
7. Theridiidae	5	6
8. Salticidae	2	2
9. Zoridae	1	3
10. Hahniidae	2	2
11. Philodromidae	2	2
12. Phrurolithidae	1	1
13. Dictynidae	1	1
14. Mimetidae	1	1
15. Pisauridae	1	2
16. Tetragnathidae	2	2
17. Linyphiidae	25	36
18. Agelenidae	1	1
Всего	64	97

Доля видов трех семейств составляет 63% от общего числа видов, выявленных на территории заповедника за все годы исследований.

По количеству видов доминирует семейство Linyphiidae, доля которого составляет 37% всей аранеофауны района исследований (рис. 1). Наиболее массовыми видами, стабильно встречающимися во всех исследованных экотопах, и в течение всего сезона в этом семействе являются *Agyneta subtilis* (O. Pickard-Cambridge, 1863), *Agyneta rurestris* (L. Koch, 1872), *Allomengea scopigera* (Grube, 1889), *Diplostyla concolor* (Wider, 1834), *Helophora insignis* (Blackwall, 1841), *Microneta viaria* (Blackwall, 1841), *Walckenaeria obtusa* (Blackwall, 1836).

Среди пауков семейства Lycosidae доминировали *Pardosa lugubris* (Walckenaer, 1802), *Piratula hygrophila* (Thorell, 1872) и *Trochosa terricola* (Thorell, 1856).

Также следует выделить ещё 5 видов пауков, которые являются обычными для долинных биоценозов заповедника. Это такие виды как *Robertus lividus* (Blackwall, 1836), *R. arundineti* (O. Pickard-Cambridge, 1871), *Agroeca brunnea* (Blackwall, 1833), *A. proxima* (O. Pickard-Cambridge, 1871) и *Gnaphosa bicolor* (Hahn, 1833).

Следует отметить, что на участках прирусловой поймы пауки были менее многочисленны и их видовое разнообразие ниже чем в сообществах центральной поймы и плакора, где чаще встречались таежные мезофильные виды. Так, в ельнике черничном на плакоре встречались виды, которые за весь период исследования не были выявлены ни на одном из экотопов. Это такие виды как *Abacoproeces saltuum* (L. Koch, 1872), *Anguliphantes angulipalpis* (Westring, 1851), *Centromerus brevivulvatus* (Dahl, 1912), *Maro minutus* (O. Pickard-Cambridge, 1906), *Macrargus multesimus* (O. Pickard-Cambridge, 1875), *Minyriolus pusillus* (Wider, 1834), *Tapinocyb apallens* (O. Pickard-Cambridge, 1872) и др.

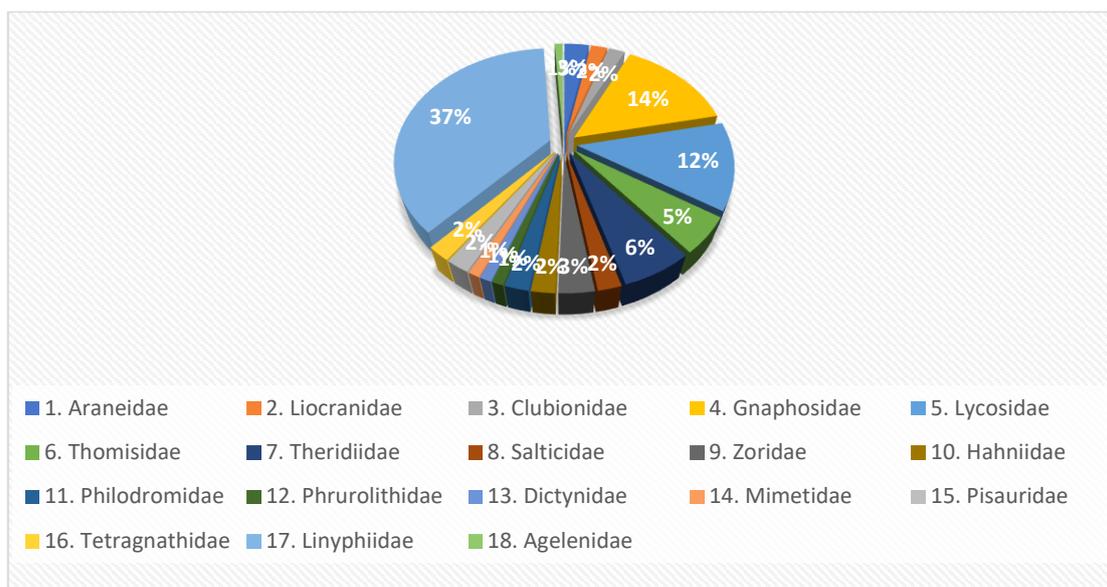


Рис. 1. Систематическое разнообразие пауков

В липняке на центральной пойме таким видом является *Walckenaeria nudipalpis* (Westring, 1851), а в прирусловом валу выявлены *Pardosa agrestis* (Westring, 1861), *Dolomedes plantarius* (Clerck, 1758), *Micaria silesiaca* (L. Koch, 1875).

Плакорный сосняк беломошный также имеет видовое своеобразие. За вегетационный сезон 2020 года было выявлено три вида *Haplodrassus aenus* (Thaler, 1984), *Hahnia pusilla* (C. L. Koch, 1841) и *Psammitis sabulosus* (Hahn, 1832), которые не встречались в предыдущие годы.

Обнаружены три вида пауков, занесенных в Красную книгу Республики Марий Эл: *Argiope bruennichi* (Scopoli, 1772), *Lycosa singoriensis* (Laxmann, 1770), *Eresus cinnaberinus* (Olivier, 1789).

В ГПЗ «Большая Кокшага» пауки также являются массовой и достаточно разнообразной группой герпетобионтов. На песчаной косе и прирусловом валу злаково-разнотравной растительностью (участок 1 и 2) было выявлено 47 видов. В пойменных лиственных смешанных лесах (участок 3-5) был выявлен 61 вид. На склоне террасы в дубняке чиново-папоротниковом (участок 6) и плакорных ельнике черничном (участок 7) выявлено примерно одинаковое число видов 60 и 63, соответственно, а в сосняке беломошном (участок 8) 29 видов.

ПРИМЕЧАНИЯ

Аничкин А. Е. Сезонная динамика населения напочвенных пауков в экосистемах тайги // Проблемы почвенной зоологии: матер. III Всерос. совещ. по почвенной зоологии. М.: КМК, 2002а. С. 8–9.

Аничкин А. Е. Особенности пространственного распределения пауков на водораздельной катене южной тайги // Russian Entomological Journal. 2002б. Vol. 11. № 1. P. 111–116.

Гиляров М. С. Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. 271 с.

Круликовский Л. К. Краткий очерк фауны Вятской губернии // Памятная книжка Вятской губернии и календарь на 1909 г. Вятка: Губ. стат. Ком., 1908. С. 36–69.

Камаев И. О., Матвеев В. А. Аренологические исследования в Республике Марий Эл // Вестник Марийского государственного университета. 2008. № 2. С. 96–100.

Матвеев В. А. Редкие виды пауков (Arachnida, Aranei) в Республике Марий Эл // Вестник Марийского государственного университета. 2009. № 4. С. 152–156.

Матвеев В. А. Животный мир Марийской ССР. Беспозвоночные. Ч. 2. Йошкар-Ола: Мар. кн. изд-во. 1991. 136 с.

Матвеев В. А., Фауна и экология пауков Республики Марий Эл. Самара, 2003. 87 с.

УДК 574.3:582.912.3

Глазырина М. А., Лукина Н. В., Филимонова Е. И.

Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б. Н.

Ельцина

г. Екатеринбург, Россия

ORTHILIA SECUNDA НА НАРУШЕННЫХ ПРОМЫШЛЕННОСТЬЮ ЗЕМЛЯХ (СРЕДНИЙ УРАЛ)

В работе представлена характеристика местообитаний *Orthilia secunda* на промышленных отвалах на Среднем Урале. Проведен анализ пространственной и возрастной структур ценопопуляций, а также изучение морфологических параметров особей данного вида.

Ключевые слова: Pyroleae, *Orthilia secunda*, проективное покрытие, ценопопуляция, возрастной спектр, растительное сообщество, нарушенные промышленностью земли.

ORTHILIA SECUNDA ON THE DISTURBED INDUSTRIAL LANDS (MIDDLE URALS)

Characteristics of *Orthilia secunda* habitats on industrial dumps in the Middle Urals are presented in the article. An analysis of the spatial and age structures of cenopopulations, as well as a study of the morphological parameters of individuals of this species, was carried out.

Key words: Pyroleae, *Orthilia secunda*, projective covering, cenopopulation, age spectrum, plant community, disturbed industrial lands.

Введение

Биологическое разнообразие является одним из главных приоритетов фундаментальных исследований на современном этапе развития в экологии, биологии, биогеографии и других областях науки. Это связано с глобальной антропогенной трансформацией природных экосистем и изменением климата. Антропогенное воздействие на растительный покров Земли приводит к снижению устойчивости растительных сообществ, частичному или полному уничтожению растительности на больших по площади территориях, замене естественных фитоценозов искусственными и т. д. Изменение видового состава, динамика ареалов и численности видов на подобных территориях находятся в центре внимания ведущих экологических школ мира (Жигальский, 2011). В структуре хозяйственного комплекса на Среднем Урале одну из основных ролей играют предприятия добывающей и перерабатывающей промышленности. Земли, нарушенные этими предприятиями, занимают огромные территории, сокращая полезную площадь естественных лесных сообществ, разрушая традиционные местообитания растений и животных и целостность экосистем. Со временем, после прекращения производственной деятельности, на техногенных отвалах Среднего Урала в процессе самозарастания происходит восстановление растительности. Основной тип фитоценозов, формирующихся на техногенных отвалах Среднего Урала – лесные. При формировании лесных фитоценозов начинают поселяться типичные лесные виды, в том числе представители трибы Pyroleae Dumort. (Грушанковые) семейства Ericaceae Juss. (Вересковые) (Глазырина и др., 2021). Виды трибы Pyroleae, как типичные бореальные представители, являются индикаторами процесса восстановления лесных фитоценозов. Одним из таких видов является *Orthilia secunda* (L.) House.

Цель исследования: дать характеристику местообитаний *O. secunda* на нарушенных промышленностью землях на Среднем Урале. Провести анализ пространственной и возрастной структур ценопопуляций, а также изучение морфологических параметров особей данного вида.

Объект исследования – *O. secunda* (ортилия однобокая) – длиннокорневищный вечнозеленый явнополицентрический кустарничек со среднерозеточными побегами и полной ранней специализированной партикуляцией. Наибольшее значение в побеговой системе данного вида имеют почвенно-воздушные и воздушные монокарпические побеги (Бобров, 2009). Онтогенез *O. secunda* относится к Д-типу (Жукова, 1995), предполагается потенциальное бессмертие особей.

O. secunda произрастает в основном в полосе средней и южной тайги и в подтайге. Встречается преимущественно в зеленомошных и в травяно-зеленомошных хвойных, а также в лиственных и смешанных лесах, иногда на лесных лугах с кустарниками и в гипновых редколесьях на почвах в диапазоне рН от 5,2 до 6,2 (Таршис, 2005). *O. secunda* – индикатор бедных почв (Багдасарова, 1990). Потребность в свете колеблется в широких пределах (Полянская и др., 2004). Образует крупные скопления в отсутствии конкурентов (Восточно-европейские..., 1994). *O. secunda* является микотрофным видом (Багдасарова, 1990; Малышева и др., 2017).

Наши исследования проведены в Свердловской области в июне – августе 2019–2020 гг. Изучены пять ценопопуляций *O. secunda* в лесных растительных сообществах, сформировавшихся в результате процесса самозарастания на отвалах добывающей и перерабатывающей промышленности и одна ценопопуляция в естественном лесном фитоценозе (таежная зона, подзона южной тайги).

Две ценопопуляции (ЦП1 и ЦП2) находились соответственно на отвалах № 3 и № 4 Галкинского месторождения известняков. Галкинский карьерно-отвальный комплекс мраморизированных известняков расположен рядом с п. Билимбай на правом берегу р. Чусовая, на западном склоне Уральского хребта, в 60 км к северо-западу от г. Екатеринбурга. Породный состав отвалов: карбонатные и осадочные породы, песчано-глинистые отложения, галечники, а также известняки, обладающие высокой крепостью и вязкостью, запесоченные глины с галькой кварцита и обломками известняка. Каменистость субстрата составляет 60–80 %. Грунтосмеси отвалов карбонатные, не содержат фитотоксичных пород и не засолены, доступные фосфаты и азот практически отсутствуют, обеспеченность калием очень низкая, реакция субстрата слабощелочная (рН 7,3–7,5) (Экологические основы..., 2011).

Отвал № 3 Галкинского месторождения мраморизированных известняков состоит из четырех ярусов, высота отдельных ярусов колеблется от 5 до 20 м, общая высота отвала – около 50 м, площадь – 6,8 га. Склоны ярусов крутые. На нижнем ярусе отвала за 50-летний период сформировался лесной фитоценоз (ЛФ1) с доминированием *Pinus sylvestris* L., высоким обилием *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh. Высота древостоя достигала 12–14 м. Сомкнутость крон составляла 0,75. В подросте также встречались *Populus tremula* L., *Picea obovata* Ledeb., в подлеске – *Salix caprea* L., *Sorbus aucuparia* L., *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Woł.) Klásk. Проективное покрытие кустарникового яруса – 20-25%. Общее проективное покрытие (ОПП) травяно-кустарничкового яруса

крайне неоднородное, в среднем составляло 44,1%, варьируя от 2 до 80%. В составе яруса преобладали *Pyrola rotundifolia* L. (cop₁ gr) и *Pimpinella saxifraga* L. (cop₁), *O. secunda*, *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton (sol gr). Мохово-лишайниковый ярус формируется на камнях, валежнике, вокруг и на стволах деревьев, покрытие данного яруса достигало 60%. Число видов на 0,25 м² в среднем составляло 4,6, изменяясь от 2 до 10.

Отвал № 4 Галкинского месторождения состоит из двух ярусов, высота нижнего 7-13 м, верхнего – 18-20 м, общая площадь составляет 5,6 га. На отвале сформировался смешанный лесной фитоценоз (ЛФ2) с доминированием аналогичных древесных видов. Возраст растительного сообщества – 50 лет. Высота древостоя достигала 8-12 м. Сомкнутость крон составляла 0,6. В подлеске встречались *Ch. ruthenicus*, *S. aucuparia*, *Hippophaë rhamnoides* L. Проективное покрытие кустарникового яруса – 15%. В травяно-кустарничковом ярусе преобладающими видами являлись: *P. saxifraga* (cop₁–cop₂), *Trifolium montanum* L. (cop₁ gr), *Trifolium repens* L., *O. secunda* (sp gr–cop₁), *Trifolium pratense* L., и *P. rotundifolia* (sp gr), *Trifolium medium* L. (sp), *Ch. umbellata* (sol gr–sp gr). ОПП яруса варьировало в пределах 5–70% (в среднем – 27,3%). Покрытие мохово-лишайникового яруса – от 2 до 85% (12,1%). Число видов на 0,25 м² изменялось от 3 до 12, в среднем составляло 5,7.

Одна ценопопуляция (ЦП3) находилась в лесном фитоценозе, формирующемся на отвале Шабровского месторождения тальк-магнезита, расположенного в 25 км от г. Екатеринбурга. Месторождение связано с метаморфизованными гипербазитами, залегающими среди кварцевых сланцев с линзами мраморизованных известняков и других пород Сысертской свиты (Солодкий и др., 2009). Тальк-карбонатные породы Шабровского месторождения на 40–50% состоят из талька и на 50–60% из карбоната, имеют светло-серую окраску, слабо рассланцованы (Венгерова, Венгеров, 2014). В породах повышенное содержание Mn, Cr, Cu, Mo, Co, Ni, V, Pb и др. (Махонина, 2003). Обследование отвала показало, что на 55-60-летнем участке сформировался смешанный лесной фитоценоз (ЛФ3) с доминированием *P. sylvestris* и *B. pendula*. Высота древостоя достигала 8-12 м. Сомкнутость крон – 0,45-0,70. В подросте были отмечены *P. tremula*, всходы *P. sylvestris* и *Acer negundo* L. В подлеске встречались *Salix myrsinifolia* Salisb., *S. aucuparia*, *Ch. ruthenicus*. ОПП травяно-кустарничкового яруса изменялось в пределах от 1 до 50% (18,3%). В данном сообществе были найдены шесть видов сем. Ericaceae (трибы Pyroleae): *O. secunda* (sp–cop₁), *Ch. umbellata*, *Moneses uniflora* (L.) A. Gray, *P. rotundifolia* (sol gr) и *Pyrola chlorantha* Sw. (sol–sp gr), *Pyrola minor* L. (sp gr–cop₁). Покрытие мохово-лишайникового яруса достигало 10%. Число видов на 0,25 м² изменялось от 1 до 8 (4,2).

Две ценопопуляции (ЦП4 и ЦП5) изучены соответственно на рекультивированном и нерекультивированном участках золоотвала Верхнетагильской государственной районной электростанции (ВТГРЭС).

Золоотвал ВТГРЭС расположен в 5 км от г. Верхний Тагил, в 70 км к северо-западу от г. Екатеринбурга. Площадь золоотвала 125 га, высота дамб от 5 до 25

м. Зола содержит малое количество азота и калия, и достаточное количество фосфатов. Реакция среды «свежей» золы слабощелочная (рН 8,5). Общее содержание микроэлементов в золе выше, чем в почве. Зола обладает значительной влагоемкостью и влажностью, а также слабой теплопроводностью. Реакция среды субстрата на время проведения исследований – слабокислая (рН 5,84).

Часть золоотвала была рекультивирована в 1968-1970 гг. нанесением глинистого грунта полосами и оставлена для самозарастания. Через 50 лет на рекультивированном участке золоотвала сформировался лесной фитоценоз (ЛФ4), сомкнутость крон составляла 0,6-0,8. Высота древостоя достигала 14-18 м. В древесном ярусе доминировали *B. pendula*, *P. tremula*, *P. sylvestris*. В подросте, кроме основных культур, произрастали *P. obovata*, *Pinus sibirica* Du Tour, *Larix sibirica* Ledeb. Проективное покрытие кустарникового яруса варьировало от 10 до 15%. В травяно-кустарничковом ярусе преобладали следующие виды: *O. secunda* (cop₁ gr–cop₂), *Lathyrus pratensis* L., *Festuca rubra* L., *Vicia cracca* L. (sp gr). Рассеянно и группами произрастали *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Listera ovata* (L.) R. Br. (sol gr–sp), единичными особями встречались *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. и *Epipactis helleborine* (L.) Crantz. ОПП данного яруса изменялось от 10 до 65% (33,0%). Покрытие мохово-лишайникового яруса составляло 5–10%. Число видов на 0,25 м² изменялось от 2 до 7 (5,1).

В лесном фитоценозе (ЛФ5), формирующемся на нереккультивированном участке золоотвала ВТГРЭС, сомкнутость крон древесных видов составляла 0,5-0,6. Высота древостоя достигала 12-15 м. В составе верхнего полога преобладали *B. pendula*, *P. tremula*, *P. sylvestris*. В подросте встречались сеянцы основных культур, а также *P. obovata* и единично *Abies sibirica* Ledeb. В подлеске были зафиксированы *S. myrsinifolia*, *S. aucuparia*, *Ch. ruthenicus*, *Padus avium* Mill., *Viburnum opulus* L. Проективное покрытие кустарникового яруса – 10-30%. В травяно-кустарничковом ярусе преобладали: *T. repens*, *P. rotundifolia*, *O. secunda* и *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth и *P. bifolia*, (sp gr–cop₁), *L. ovata* (sp gr), *Poa pratensis* L., *Agrostis gigantea* Roth, *V. cracca* (sp), *M. monophyllos* (sol) (Maleva et al., 2021). ОПП яруса варьировало от 10 до 65%, в среднем составляя 32,7%. Мохово-лишайниковый ярус формируется на валежнике и вокруг стволов деревьев, покрытие данного яруса – 5-10 %. Число видов на 0,25 м² изменялось от 2 до 8 (4,9).

В качестве контроля (ЦПб) рассмотрена ценопопуляция *O. secunda* в лесном массиве, расположенном в окрестности п. Исток (восточная часть г. Екатеринбург). В почвенном покрове преобладают подзолистые и дерново-подзолистые, суглинистые и глинистые почвы. Основными лесами являются сосновые, но в результате вырубок они сменились на березовые и осиновые (Шакиров, 2011; Гафуров, 2008). На данном участке сформировался смешанный лес (ЛФ6) с преобладанием в древесном ярусе *P. sylvestris*, *B. pendula* и *P. tremula*. Возраст растительного сообщества достигает 100 лет. Сомкнутость крон составила 0,75. В подлеске отмечена *S. aucuparia*. Проективное покрытие кустарникового яруса – 10-60%. В травяно-кустарничковом ярусе преобладали

следующие виды: *P. rotundifolia* (cop₂), *Pulmonaria mollis* Wulfen ex Hornem. (cop₁), *O. secunda* (sp gr–cop₁), *Rubus saxatilis* L., *Ch. umbellata* (sp–sp gr), *Melampyrum pratense* L., *Veronica chamaedrys* L. (sol gr), *Fragaria vesca* L. (sol). ОПП изменялось от 15 до 95% (48,5%). Покрытие мохово-лишайникового яруса неоднородное, варьировало от 10 до 70%. Число видов на 0,25 м² составляло в среднем 9,6 (от 5 до 14).

Проведенное геоботаническое описание показало, что лесные фитоценозы, формирующиеся на промышленных отвалах, характеризуются меньшими средними показателями проективных покрытий ярусов и видового разнообразия по сравнению с естественным лесным фитоценозом.

Кластерный анализ видового богатства с учетом обилия видов разделил местообитания на четыре кластера и выявил их зависимость от свойств эдафотопы (рис. 1).

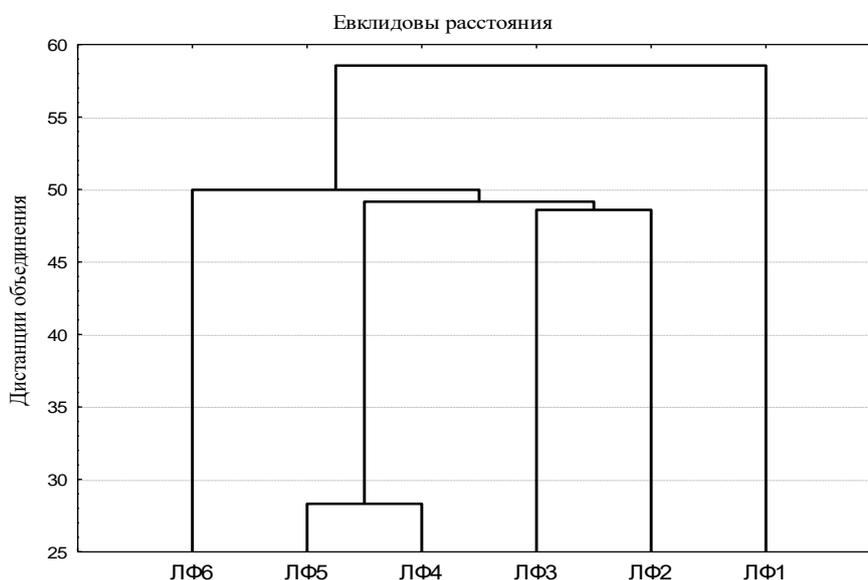


Рис. 1. Дендрограмма сходства растительных сообществ техногенных (ЛФ1–ЛФ5) и естественного местообитаний (ЛФ6)

Наиболее близки по видовому составу лесные фитоценозы, формирующиеся на золоотвале ВТГРЭС (ЛФ4 и ЛФ5).

При изучении пространственной и возрастной структуры ценопопуляций *O. secunda* в качестве счетной единицы принимали рамет (особь вегетативного происхождения) (Полянская и др., 2004). Анализ морфологических параметров проводили у 30 генеративных элементарных побегов. Достоверность различий между параметрами побегов *O. secunda* из изученных местообитаний определяли с помощью ANOVA (уровень достоверности $p = 0,05$).

Изучение пространственной структуры ценопопуляций *O. secunda* показало, что самая высокая средняя плотность рамет (16,0 шт./0,25 м²) наблюдалась на нерекультивированном участке золоотвала ВТГРЭС, при этом плотность рамет варьировала от 1 до 35 шт./0,25 м². На Галкинском отвале № 3 плотность рамет была минимальной, среднее значение составляло 6,4 шт./0,25 м², число рамет варьировало от 1 до 26 шт./0,25 м² (табл. 1).

Анализ возрастной структуры *O. secunda* показал, что возрастные спектры во всех изученных местообитаниях одновершинные (рис. 2).

Таблица 1

Плотность рамет *O. secunda* в ценопопуляциях (шт./0,25 м²)

ЦП	Хср.	lim	Доля особей, %	
			прегенеративные	генеративные
ЦП1	6,4	1–26	97,5	2,5
ЦП2	9,1	2–35	98,6	1,4
ЦП3	9,9	1–43	88,8	10,4
ЦП4	10,6	1–49	79,5	19,7
ЦП5	16,0	1–35	77,1	22,4
ЦП6	11,1	1–37	82,8	17,2

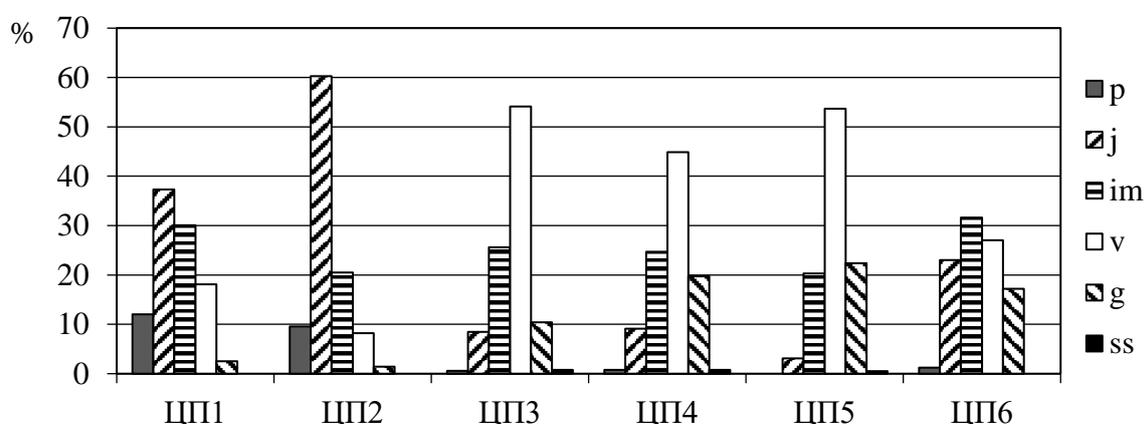


Рис. 2. Возрастные спектры *O. secunda* на изученных объектах

В ценопопуляциях на отвалах Шабровского тальк-магнезитового месторождения и на золоотвале ВТГРЭС преобладали раметы *v* возрастного состояния; в контрольном местообитании – *im*, на Галкинских отвалах – *j*. Во всех исследуемых местообитаниях доля рамет в прегенеративном возрастном состоянии значительно превышала долю генеративных рамет (табл. 1).

ЦП3 и ЦП4 *O. secunda* являются нормальными полночленными, остальные – нормальными неполночленными, т. к. в их структуре отсутствуют либо *p* (ЦП5), либо *ss* раметы (ЦП1, ЦП2, ЦП6).

Анализ значений индексов возрастности (Δ) (Уранов, 1975) и энергетической эффективности (ω) (Животовский, 2001) ценопопуляций показал, что все ценопопуляции *O. secunda* являются молодыми (табл. 2).

При анализе биометрических показателей генеративных побегов *O. secunda* установлено, что растения, выросшие в лесных фитоценозах на промышленных отвалах, достоверно различаются от контроля по высоте надземной части (табл. 3). Исключение составляет ЦП4, произрастающая на рекультивированном участке золоотвала. Достоверно различаются генеративные побеги *O. secunda* ЦП5 (с нерекультивированного участка золоотвала) и ЦП6 (из контрольного местообитания) по количеству мутовок, высоте цветоноса, веса побега и площади листа.

Таблица 2

Индексы ценопопуляций *O. secunda* в изученных местообитаниях

ЦП	Δ^*	ω^{**}	J_e^{***}	Типы нормальных популяций (Δ/ω) (Животовский, 2001)
ЦП1	0,06	0,18	35,5	Молодая
ЦП2	0,04	0,13	65,0	Молодая
ЦП3	0,14	0,39	8,4	Молодая
ЦП4	0,17	0,44	4,0	Молодая
ЦП5	0,19	0,49	3,4	Молодая
ЦП6	0,14	0,36	4,7	Молодая

Примечание: * – индекс возрастности (Уранов, 1975); ** – индекс энергетической эффективности (Животовский, 2001); *** – индекс восстановления (Жукова, 1995).

Наибольшими значениями биометрических показателей генеративных побегов характеризовались растения *O. secunda*, выросшие на золоотвале (ЦП4 и ЦП5). Показатели варьирования (C_v) изменялись от средних значений (13%) до высоких (53%). Проведенный корреляционный анализ продемонстрировал достоверно значимую связь между морфологическими показателями *O. secunda*, а именно, между высотой генеративных побегов и высотой цветоноса и площадью листьев ($r = 0,98$; $r = 0,93$; $p < 0,05$, соответственно).

Таблица 3

Некоторые биометрические показатели генеративных побегов *O. secunda*

Показатели	ЦП	$\bar{X}_{cp} \pm m$	lim	$C_v, \%$
Высота побега, см	ЦП1	13,05 ± 0,30 (b)	10,2–16,8	13
	ЦП2	10,76 ± 0,41 (a)	6,2–16,9	21
	ЦП3	11,22 ± 1,26 (ab)	4,7–19,6	39
	ЦП4	15,63 ± 0,62 (c)	8,9–21,1	22
	ЦП5	18,26 ± 0,47 (d)	13,6–24,5	14
	ЦП6	15,27 ± 0,43 (c)	11,4–20,3	16
Количество листьев, шт.	ЦП1	3,17 ± 0,22(a)	1–6	38
	ЦП2	3,20 ± 0,24 (ab)	1–7	41
	ЦП3	3,92 ± 0,23 (ab)	3–5	20
	ЦП4	4,10 ± 0,26 (b)	1–7	35
	ЦП5	3,60 ± 0,22 (ab)	1–6	33
	ЦП6	3,37 ± 0,25 (ab)	1–6	40
Количество мутовок, шт.	ЦП1	1,53 ± 0,10 (a)	1–3	37
	ЦП2	1,40 ± 0,10 (a)	1–3	40
	ЦП3	1,42 ± 0,15 (a)	1–2	36
	ЦП4	2,00 ± 0,12 (b)	1–3	32
	ЦП5	2,00 ± 0,12 (b)	1–4	32
	ЦП6	1,47 ± 0,09 (a)	1–2	35
Высота цветоноса, см	ЦП1	8,90 ± 0,26 (ab)	5,5–11,8	16
	ЦП2	7,36 ± 0,35 (a)	2,7–11,4	26
	ЦП3	7,19 ± 1,09 (a)	1,4–13,7	53
	ЦП4	11,03 ± 0,50 (c)	3,7–14,8	25
	ЦП5	12,80 ± 0,36 (d)	8,5–16,4	15
	ЦП6	9,48 ± 0,28 (bc)	6,7–12,0	16

Вес побега, г	ЦП1	0,146 ± 0,007 (a)	0,080–0,226	28
	ЦП2	0,147 ± 0,010 (a)	0,080–0,304	38
	ЦП3	0,174 ± 0,019 (a)	0,077–0,308	38
	ЦП4	0,266 ± 0,020 (ab)	0,110–0,564	41
	ЦП5	0,271 ± 0,018 (b)	0,165–0,526	36
	ЦП6	0,208 ± 0,010 (a)	0,111–0,363	25
Площадь листа, см ²	ЦП1	3,08 ± 0,33 (ab)	1,49–4,58	32
	ЦП2	2,45 ± 0,28 (a)	1,34–4,05	34
	ЦП3	3,10 ± 0,23 (ab)	2,36–4,21	21
	ЦП4	4,62 ± 0,30 (c)	3,97–6,32	17
	ЦП5	6,05 ± 0,68 (d)	3,21–9,58	34
	ЦП6	3,49 ± 0,33 (bc)	2,29–4,81	25

Таким образом, на Среднем Урале ценопопуляции *O. secunda* могут произрастать в смешанных лесных фитоценозах, формирующихся на промышленных отвалах на разных субстратах. Ценопопуляции *O. secunda* являются нормальными, молодыми. Возрастные спектры ценопопуляций во всех изученных местообитаниях одновершинные, доля рамет *O. secunda* в прегенеративном возрастном состоянии значительно превышала долю генеративных рамет. Наибольшие значения плотности рамет и биометрических показателей генеративных побегов *O. secunda* отмечены на нерекультивированном участке золоотвала ВТГРЭС.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ в рамках выполнения государственного задания УрФУ FEUZ-2023-0019.

ПРИМЕЧАНИЯ

Багдасарова Т. В. Ортилия (рамышья) однобокая // Биологическая флора Московской области. М.: МГУ, 1990. Вып. 8. С. 172–180.

Бобров Ю. А. Грушанковые России. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2009. 137 с.

Венгерова М. В., Венгеров А. С. Учебная геологическая практика: учеб.-метод. пособие. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2014. 84 с.

Восточно-европейские широколиственные леса / отв. ред. О. В. Смирнова. М.: Наука, 1994. 364 с.

Гафуров Ф. Г. Почвы Свердловской области. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2008. 396 с.

Глазырина М. А., Баркова Н. Ю., Лукина Н. В., Филимонова Е. И. *Moneses uniflora* (L.) A. Gray на промышленных отвалах Среднего Урала // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2021. Т. 20. № 1. С. 102–107.

Животовский Л. А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.

Жигальский О. А. Оценка биологического разнообразия лесных экосистем Урала // Вестник Удмурдского университета. Биология. Науки о Земле. 2011. Вып. 3. С. 13–22.

Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.

Мальшиева В. Ф., Мальшиева Е. Ф., Воронина Е. Ю., Федосеева А. Г., Бибииков Н. М., Киселева Д. С., Туунов А. В., Коваленко А. Е. Микориза грушанковых (*Pyrola rotundifolia*, *P. media* и *Orthilia secunda*): состав грибных симбионтов и трофический статус растений // Микология и фитопатология. 2017. Т. 51. Вып. 6. С. 350–364.

Махонина Г. И. Экологические аспекты почвообразования в техногенных экосистемах Урала. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2003. 356 с.

Полянская Т. А., Зуева Н. В., Ведерникова О. П. Онтогенез ортилии однобокой (*Orthilia secunda* (L.) House) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола: МарГУ, 2004. Т 4. С. 174–185.

Солодкий Н. Ф., Шамриков А. С., Погребенков В. М. Минерально-сырьевая база Урала для керамической, огнеупорной и стекольной промышленности: справочное пособие / Под ред. проф. Г. Н. Масленниковой. Томск: Изд-во ТПУ, 2009. 332 с.

Таршиш Л. Г. Об изменчивости морфологических и анатомических признаков у видов подсемейства *Pyroloideae* (*Ericaceae*) на Урале // Ботанический журнал. 2005. № 8. С. 1197–1208.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.

Шакиров А. В. Физико-географическое районирование Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. 617 с.

Экологические основы и опыт биологической рекультивации нарушенных промышленностью земель / Т. С. Чибрик, Н. В. Лукина, Е. И. Филимонова, М. А. Глазырина. Екатеринбург: Изд-во Урал, ун-та, 2011. 268 с.

Maleva M., Borisova G., Chukina N., Sinenko O., Filimonova E., Lukina N., Glazyrina M. Adaptive morphophysiological Features of *Neottia ovata* (Orchidaceae) Contributing to its Natural Colonization on fly ash Deposits // Horticulturæ. 2021. Vol. 7(5). P. 109.

УДК 504.064.2: 574.2

Горбунова В. Д., Меньшиков С. Л.
Ботанический сад УрО РАН
г. Екатеринбург, Россия

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЛИСТЬЕВ БЕРЕЗЫ И ЖИЗНЕННОЕ СОСТОЯНИЕ БЕРЕЗОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ В ГРАДИЕНТЕ АЭРОТЕХНОГЕННЫХ ВЫБРОСОВ ОАО «КАРАБАШМЕДЬ»

Была установлена зависимость содержания макроэлементов и тяжелых металлов в листьях березы повислой (*Betula pendula* Roth) от жизненного состояния древостоя в градиенте аэротехногенных выбросов «Карабашского

медеплавильного комбината» (АО «Карабашмедь»). Корреляционный анализ показал увеличение содержания тяжелых металлов и серы и снижение содержания макроэлементов в древостоях, наиболее нарушенных выбросами комбината.

Ключевые слова: макроэлементы, микроэлементы, береза повислая, техногенное загрязнение.

Gorbunova V. D., Menshikov S. L.
Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Yekaterinburg, Russia

THE CHEMICAL COMPOSITION OF BIRCH LEAVES AND THE VITAL CONDITION OF BIRCH STANDS IN THE GRADIENT OF AEROTECHNOGENIC EMISSIONS OF JSC KARABASHMED

The dependence of the content of macronutrients and heavy metals in the leaves of the silver birch (*Betula pendula* Roth) on the vital state of the stand in the gradient of aerotechnogenic emissions of the Karabash Copper Smelter (JSC Karabashmed) was established. The correlation analysis showed an increase in the content of heavy metals and sulfur and a decrease in the content of macronutrients in the stands most disturbed by the plant's emissions.

Key words: macronutrients, trace elements, hanging birch, man-made pollution.

Целью работы является оценка жизненного состояния древостоев березы повислой и содержания макроэлементов и тяжелых металлов в листьях березы повислой (*Betula pendula* Roth) в градиенте аэротехногенных выбросов АО «Карабашмедь» (Челябинская область, Российская Федерация).

Были выбраны пять тестовых участков с различной степенью загрязнения на расстоянии от 1,5 км до 24 км от АО «Карабашмедь». Оценка состояния березовых насаждений проводилась методом биоиндикации, используя показатели дефолиации (потеря хвои и листвы) и дехромации (изменение окраски) крон деревьев в качестве индикаторов (Методика организации и проведения работ..., 1995). Категория ослабленности (санитарного состояния) насаждений определяется на основе значения средней категории состояния в соответствии с рекомендациями В. А. Алексеева (Алексеев, 1989). Березовые леса, расположенные ближе к источнику загрязнения (С-1,5), имеют наибольшую степень повреждения. Уровень дефолиации составляет 59,5%, дехромации – 52%, а индекс повреждения – 3,3, что в 1,5 и 2 раза больше, чем в более отдаленных районах тестирования.

Содержание серы увеличилось на 35% ($p < 0,05$) на ВП, ближайшем к источнику загрязнения. На серьезное повреждение листьев березы диоксидом серы в зоне поражения указывала повышенная концентрация серы в листьях, а также ухудшение жизненного состояния древостоя. Результаты анализа макроэлементов показали, что содержание азота колеблется от 22 до 24 мг/г,

калия от 9 до 15 мг/г, фосфора от 6,5 до 7 мг/г, кальция от 5,5 до 8 мг/г, магния от 3,6 до 6,4 мг/г, серы от 1,7 до 2,7 мг/г, натрия от 1,8 до 2,5 мг/г (рис. 1А).

Результаты анализа содержания тяжелых металлов в листьях показали, что концентрации кадмия, свинца и цинка, меди и хрома в листьях березы в районе, ближайшем к источнику загрязнения, увеличились (рис. 1В, 1С, 1D).

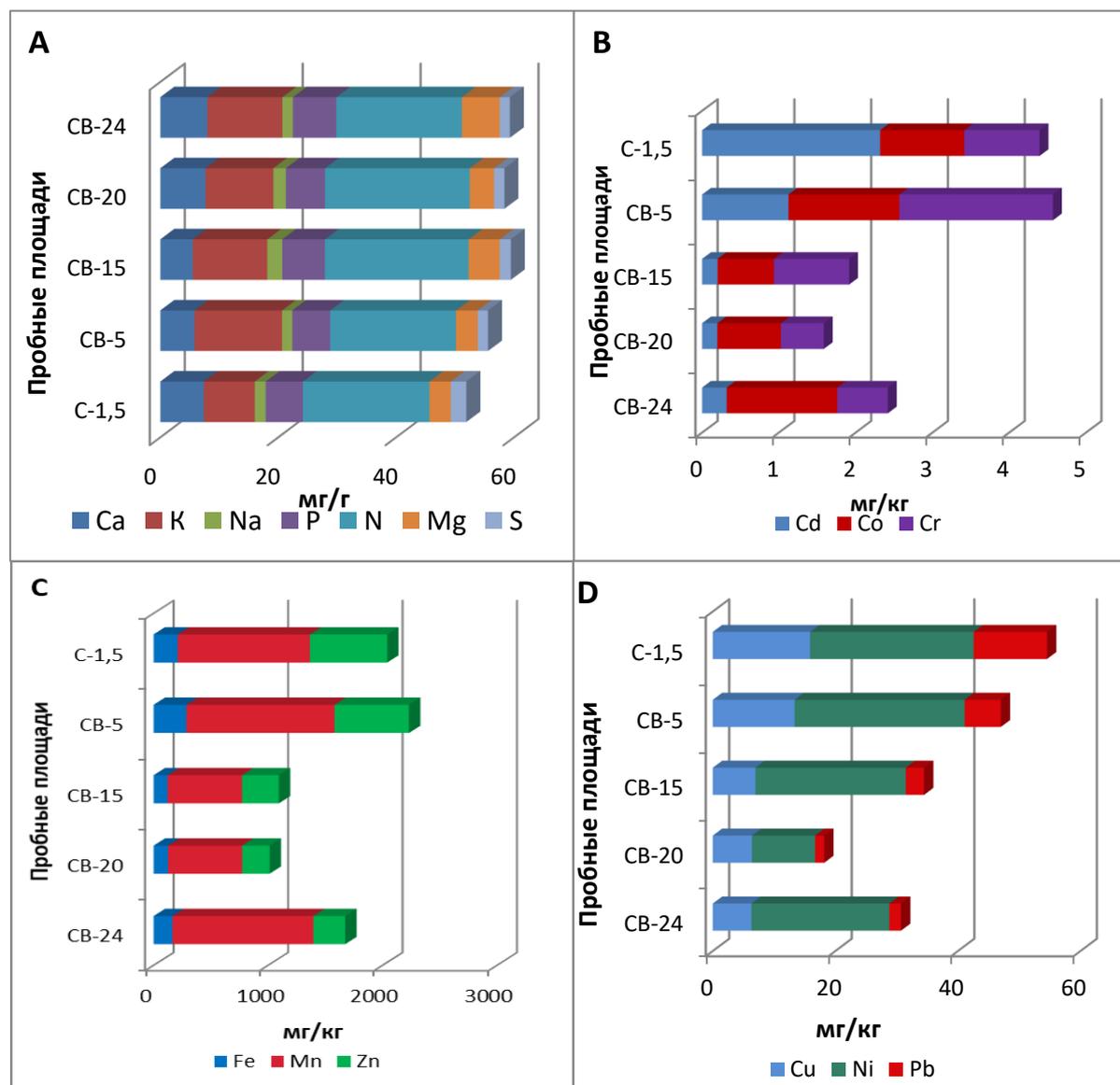


Рис. 1. Содержание азота, фосфора, калия, натрия, кальция, магния, серы (А), кадмия, кобальта, хрома (В), железа, марганца, цинка (С), меди, никеля, свинца (D) в листьях *B. pendula* на различном расстоянии от АО «Карабашмедь»

Содержание кадмия на ПП С-1,5, ближайшее к АО «Карабашмедь», составляет $2,3 \pm 0,5$ мг/кг и превышает в 11,6 раз контрольные ПП. На расстоянии от 15 до 24 км содержание цинка достоверно не изменяется между точками, и варьирует от 240 до 322 мг/кг. Содержание свинца на более удаленных ПП достоверно не отличается и варьирует от $1,48 \pm 0,33$ мг/кг до $2,99 \pm 0,32$ мг/кг, на ПП СВ-5 достигает значений $5,9 \pm 0,4$ мг/кг, и на С-1,5

превышает в 8 раз контрольные значения и составляет $11,96 \pm 1,33$ мг/кг. Содержание меди в листьях увеличивается по мере приближения к АО «Карабашмедь» и на ПП С-1,5 достигает максимальных значений $15,87 \pm 0,59$ мг/мг, что превышает в 2,5 раза контрольные концентрации.

Корреляционный анализ показал увеличение дефолиации и ухудшения жизненного состояния древостоя с увеличением содержанием серы, кадмия, свинца, меди и цинка (коэффициенты корреляции более 0,4-0,6) и снижением азота, фосфора и калия в листьях.

ПРИМЕЧАНИЯ

Алексеев В. А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–57.

Методика организации и проведения работ по наблюдению за лесами в европейской части России в рамках программы ИКП-Леса (методика ЕКО ООН). Москва, 1995. 42 с.

УДК: 574.34: 631.468.514.239: 502.4

Гордиенко Т. А.^{1,4}, Суходольская Р. А.², Вавилов Д. Н.³, Бакин О. В.³

¹*Институт проблем экологии и недропользования АН РТ
г. Казань, Россия*

²*Казанский (Приволжский) федеральный университет
г. Казань, Россия*

³*Волжско-Камский государственный природный биосферный заповедник
Зеленодольский район, пос. Садовый, Россия*

⁴*Казанский государственный медицинский университет
г. Казань, Россия*

ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ДОЖДЕВЫХ ЧЕРВЕЙ (OLIGOSCHAETA, LUMBRICIDAE) В ВОЛЖСКО- КАМСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Динамика численности популяции – одна из основных проблем популяционной экологии. Реакция дождевых червей на динамику температуры мало изучена. Исследования проводили на двух участках заповедника, расположенных в подтаежной и широколиственной подзоне, в различных биотопах с мая по сентябрь от одного до трех лет с 2014-2022 гг. Установлено, что на сезонную динамику численности отдельных видов червей влияет как погодно-климатические параметры, так и особенности местообитания (локалитет). Единой тенденции в флуктуации люмбрицид не выявлено, только некоторая синхронность изменения наблюдалась у пашенного червя в широколиственных биотопах Раифского участка заповедника.

Ключевые слова: сезонная динамика видов дождевых червей, заповедник, температура и осадки, локалитет.

Gordienko T. A.^{1,4}, Sukhodolskaya R. A.², Vavilov D. N.³, Bakin O. B.³

¹*Institute of Ecology and Subsoil Use Problems, Academy of Sciences of RT Kazan, Russia*

²*Kazan (Volga Region) Federal University
Kazan, Russia*

³*Volga-Kama State Natural Biosphere Reserve
Zelenodolsky District Sadovy settlement, Russia*

⁴*Kazan State Medical University
Kazan, Russia*

PECULIARITIES OF SEASONAL DYNAMICS IN EARTHWORMS (OLIGOCHAETA, LUMBRICIDAE) ABUNDANCE IN THE VOLGA-KAMA RESERVE

Population dynamics is one of the main problems of population ecology. The response of earthworms to temperature dynamics is poorly studied. Studies were conducted at two sites of the Reserve, located in the sub-taiga and broad-leaved subzone, in different biotopes from May to September from one to three years from 2014-2022. Seasonal dynamics of the number of worm species was influenced by weather-climatic parameters and habitat features (locality) as well. No single trend in fluctuations of lumbricidae was found, only some synchronisation of changes was observed in the arable worm in broad-leaved biotopes of the Raifa section of the Reserve.

Key words: seasonal dynamics of earthworm species, reserve, temperature and precipitation, locality.

Динамика численности популяции – традиционная проблема популяционной экологии. По мнению многих авторов колебания численности обеспечиваются только изменениями внешних воздействий, однако зарождаются и идеи саморегуляции численности населения (Ердаков, 2021, 2023). Сезонные изменения численности регулируются преимущественно адаптациями жизненного цикла, сопряженными с сезонными изменениями факторов среды (Одум, 1986). Активность и жизнеспособность беспозвоночных как пойкилотермных животных зависит от температуры окружающей среды. Дождевые черви играют ключевую роль в качестве биоинженеров почвы (Ligrone et al., 2024). Их активность и обилие зависит от влажности почвы, ее кислотности и других факторов. Температурные колебания являются фундаментальной характеристикой почвенной среды в умеренном поясе и демонстрируют быструю (суточную) и медленную (сезонную) динамику (Uvarov et al., 2011). Однако реакция «инженеров» почвенных экосистем, таких как дождевые черви, на годовую динамику температуры практически

неизвестна. В литературе имеются различные мнения о сезонной динамике численности почвенных беспозвоночных и факторах их определяющих. Исследования Монроя с соавторами (Monroy et al., 2006) показали, что сезонность оказывала сильное влияние на плотность, биомассу и репродуктивную активность популяции *E. fetida*, максимальная ее плотность, брачная активность и размер коконов достигались весной, но в течение года количество коконов на одного зрелого дождевого червя не менялось. Другие исследователи сезонной динамики состава и структуры почвенных беспозвоночных в сообществах коренной террасы Иртыша выявили, что сезонные колебания численности и массы характерны почти для всех групп мезофауны, особенно они выражены у Oligochaeta, Aranei, Coleoptera и Diptera, максимальной концентрации беспозвоночные достигают в осенний период, в это время в почве полностью формируется уходящий на зимовку состав (Сергеева, 2015). Большое, если не решающее влияние на состав и сезонные колебания численности мезофауны оказывают внутрибиотопические факторы: особенности растительного покрова (мощность подстилки, сомкнутость крон, флористическое разнообразие) и гидротермический режим почвы, наиболее динамичный в открытых местообитаниях. Сходные результаты получены и Тихомировой с соавторами (2015) в Приокско-Террасном биосферном заповеднике, обилие, биомасса и разнообразие увеличивается к осени.

Цель работы – изучение особенностей сезонной динамики численности отдельных видов дождевых червей. Было выдвинуто три предположения: 1) у дождевых червей нет определенного характера сезонной динамики, характерной для каждого отдельного вида, как например у жуков жужелиц, каждый вид которых имеет определенный тип размножения и в определенное время; 2) сезонная динамика дождевых червей зависит от погодноклиматических условий (температуры и осадков); 3) сезонная динамика зависит от особенностей конкретного биотопа (локалитета).

Исследования проводили на двух участках Саралинском и Раифском Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника (ВКГПБЗ) в период с 2014 по 2022 гг. дважды в год весной (конец мая начало июня) и осенью (конец августа начало сентября). Саралинский участок заповедника расположен в широколиственной ландшафтной подзоне, Раифский участок в подтаежной ландшафтной подзоне (Ермолаев и др., 2007). Животных учитывали стандартным почвенно-зоологическим методом – почвенными пробами площадью 25x25 см² и глубиной 15-20 см по 16 проб в каждом биотопе. Исследовали луговые, широколиственные, и сосновые фитоценозы заповедника и его охранной зоны.

Статическую обработку данных проводили в ПП Excel и PAST-8. Методом «подсчета голосов» («the vote counting method») (Wang, Bushman, 1999; Teder, Tammaru, 2005) было подсчитано количество положительной тенденции «+», когда к осени численность вида растет, отрицательной «-» и нейтральной или «0», когда отсутствуют в учетах или она равная весной и осенью и рассчитан процент таких тенденций.

Результаты 12 летних исследований мезофауны заповедника показали, что на его территории обитает 11 видов и подвидов из 6 родов дождевых червей семейства Lumbricidae из 16 отмеченных в Республике Татарстан (Гордиенко, 2019). В Раифском участке заповедника зарегистрированы все 11 видов, в Саралинском участке – 9 видов, здесь отсутствовали два вида из одного рода *L. terrestris* и *L. castaneus* (0,82 коэффициент Жаккара). В сосняках Саралинского и Раифского участков заповедника отмечено почти одинаковое количество видов (4 и 5 видов соответственно) (индекс видового сходства Жаккара $K_j = 0,80$), среди которых доминируют 2 вида подстилочный *D. octaedra* и сибирский подстилочно-почвенный *E. n. nordenskioldi*. В липняках отмечено 9 и 8 видов ($K_j = 0,70$), доминирующий состав дождевых червей несколько отличается – в Саралинском участке *E. n. nordenskioldi*, *A. c. caliginosa*, *D. octaedra*, *E. uralensis*; в Раифском участке – *A. c. caliginosa*, *L. rubellus*, *A. rosea*. В структуре сообщества люмбрицид лугов двух участков есть сходство и различия ($K_j = 0,44$): в первом участке зарегистрировано 5 видов и многочисленны пашенный червь *A. c. caliginosa* и вид уральского происхождения *E. uralensis*; на втором участке – отмечено 8 видов люмбрицид и доминируют пашенный червь *A. c. caliginosa* и *A. rosea*.

Нами проведен анализ динамики среднемесячной температуры воздуха и суммы количества выпавших осадков с мая по сентябрь с 2014 по 2022 гг. (рис. 1).

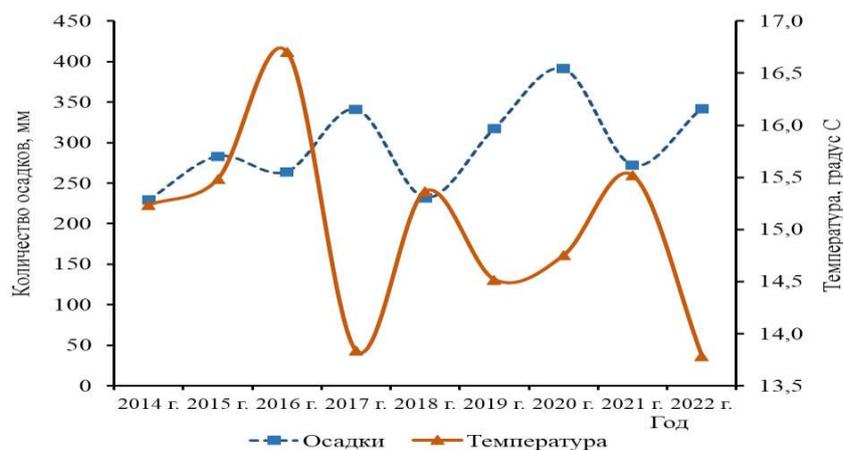


Рис. 1. Динамика среднемесячной температуры и суммы осадков с мая по сентябрь 2014-2022 гг.

Наиболее теплыми были 2015, 2016, 2018 и 2021 гг., наиболее влажными 2017, 2019, 2020 и 2022 гг.

Также провели сравнение температуры с мая по сентябрь в 2020-2022 гг. Было получено, что колебания температуры имели больше сходства, чем отличий (коэффициент корреляции Пирсона 0,72-0,86), наиболее теплым месяцем был июль в 2020 г., в 2021 г. – июнь и август, в 2022 г. – август. Наиболее жарким был 2021 г. (средняя температура за вегетационный период составил 17,6 °С, что на 2,2 и 1,9 °С выше 2020 и 2022 гг. соответственно), максимального значения температура воздуха достигала в июне и августе.

При рассмотрении сезонной динамики дождевых червей было выявлено, что у большинства видов на лугах она варьирует по годам. Например, в кв. 32 Саралинского участка заповедника подстилочный *D. octaedra* в 2020 г. к осени снижает свою численность (рис. 2), в последующий год она ровная (0), а в 2022 г. – она возрастает. У почвенно-подстилочного малого красного червя *L. rubellus* в первый год исследования обилие к осени возрастало, а в последующие годы практически не менялось за сезон. Однако в отдельных случаях у люмбрицид наблюдали одинаковую тенденцию сезонной динамики по годам. Например, в этом же квартале для пашенного червя *A. caliginosa* рост обилия к осени наблюдали.

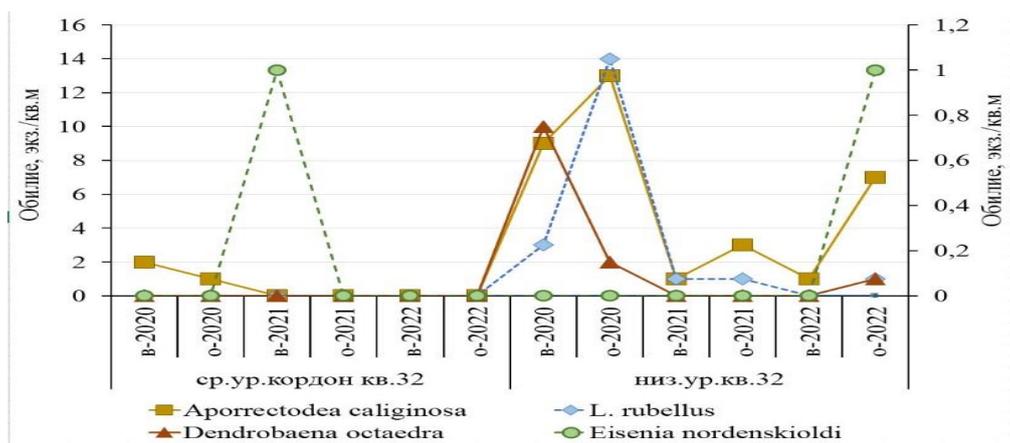


Рис. 2. Динамика численности дождевых червей в мае и сентябре 2020-2022 гг. на лугах кв. 32 Саралинского участка заповедника

В наиболее жаркий 2021 год обилие червей на лугах в Саралинском участке к осени уменьшается. В Раифском участке эта закономерность также прослеживается. Однако в другие годы более благоприятные по влажности, например, в 2020 г. численность люмбрицид тоже к осени снижалась (кв. 33, 38) (рис. 3).

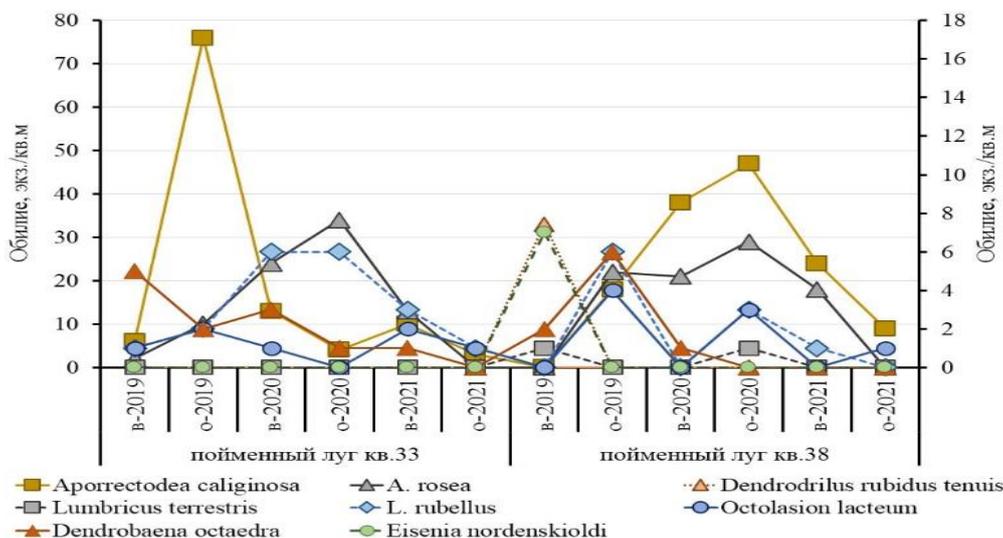


Рис. 3. Сезонная динамика численности дождевых червей на лугах Раифского участка заповедника

В один и тот же период взятия проб в разных луговых фитоценозах Саралинского участка сезонная динамика отдельных видов дождевых червей отличается, например, у *A. caliginosa* и *E. uralensis*.

В других кварталах пашенный червь ведет себя несколько иначе, в первый год его численность к осени немного растет, а в последующие годы снижается (пойменный луг и луг среднего уровня в охранной зоне заповедника). В тоже время обилие подстилочного *D. octaedra* в первый год также растет, а в последующие годы отсутствует в пробах.

Сходную тенденцию мы наблюдали и в лесных биотопах. Только в широколиственных лесах Раифского участка заповедника мы отмечали уменьшение численности пашенного червя *A. caliginosa* к осени (один год в кварталах 33 и 37, 80 и 81) (рис. 4). Возможно, условия для этого вида в четырех кварталах широколиственного леса очень похожи.

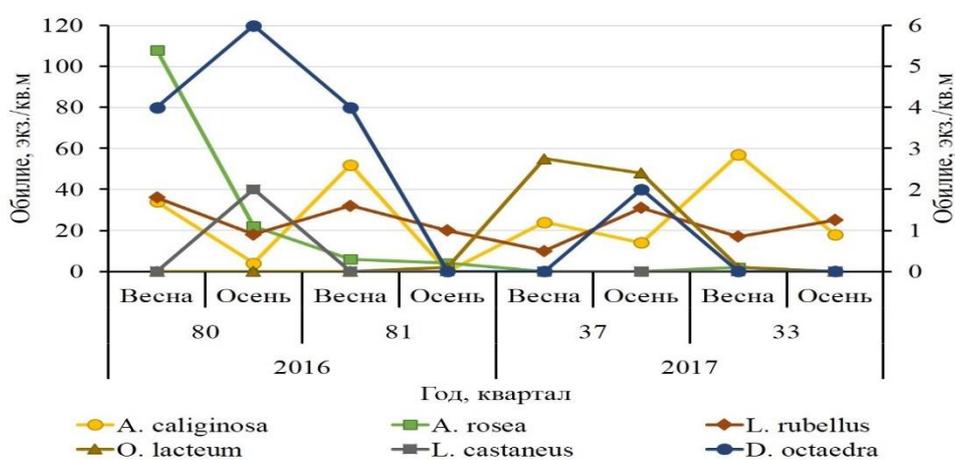


Рис. 4. Сезонная динамика дождевых червей в широколиственных биотопах Раифского участка заповедника

Из выше сказанного можно сделать предположение, что на сезонные флуктуации оказывает влияние не только погодно-климатические условия года, но также особенности локалитета.

Методом подсчета голосов мы подсчитали количество случаев роста численности дождевых червей по видам к осени (+), их снижения (-) и без изменений в сезонном аспекте (0) (таблица).

Получили, что в Саралинском участке заповедника в лесных хвойных и широколиственных биотопах в большинстве случаев было снижение обилия червей к осени (71% и 67%, соответственно), на лугах преобладали случаи с положительной сезонной динамикой (60%). Однако в Раифском участке такой ясно выраженной тенденции мы не наблюдали, примерно одинаковым было количество случаев положительной и отрицательной сезонной динамики дождевых червей.

Уваров с соавторами (Uvarov et al., 2011) проводили исследования по влиянию температуры на эпигейных дождевых червей *L. rubellus* и *D. octaedra*, было установлено, что сезонные и суточные колебания температуры влияют на

производительность этих видов, земляные черви выигрывают от снижения суточных колебаний температуры, *L. rubellus* и *D. octaedra* по-разному реагируют на колебания температуры зимой, на долгосрочное сосуществование этих червей влияют колебания температуры (Uvarov et al., 2011).

Таблица

Количество случаев с положительной, отрицательной и нулевой тенденцией сезонных колебаний численности дождевых червей

Тенденция	Саралинский			Раифский		
	Сосняк и	Широколист-венные леса	Луга	Сосняк и	Широколист-венные леса	Луга
+	4	12	25	7	14	16
-	12	33	15	5	15	17
0	1	4	2	2	2	1

Таким образом, численность дождевых червей может увеличиваться и уменьшаться к осени. Их сезонные флуктуации, связаны как с погодно-климатическими факторами, так и особенностями самого биотопа – типом почвы и ее структурой, растительностью, рельефом и микроусловиями конкретного биотопа. Другими словами, все выдвинутые предположения мы подтвердили.

ПРИМЕЧАНИЕ

Гордиенко Т. А. Дождевые черви (Lumbricidae) Волжско-Камского заповедника // Российский журнал прикладной экологии. 2019. № 4. С. 3–8.

Ердаков Л. Н. Динамика численности популяции: хронологический аспект. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2023. 251 с.

Ердаков Л. Н. Многолетние циклы в популяциях животных. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2021. 658 с.

Одум Ю. П. Экология: В 2-х т. Т. 2. Пер. с англ. М.: Мир, 1986. 376 с.

Сергеева Е. В. Сезонная динамика состава и структуры почвенной мезофауны в сообществах коренной террасы Иртыша // Современные проблемы науки и образования. 2015. № 6. URL: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=23076> (дата обращения: 15.02.2024).

Трифонова Т. А., Буйволова А. Ю., Буйолов Ю. А., Быкова Е. П. Сезонная динамика параметров почвенной мезофауны лесных экосистем Приокско-Террасного государственного природного биосферного заповедника // Вестник Московского университета. Серия 17. Почвоведение. 2015. № 4. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/sezonnaya-dinamika-parametrov-pochvennoy-mezofauny-lesnyh-ekosistem-prioksko-terrasnogo-gosudarstvennogo-prirodnogo-biosfernogo> (дата обращения: 15.02.2024).

Ligrone A., Alvarez M., Jorge-Escudero G., Piñeiro G. Seasonal dynamics of agricultural land use impacts on earthworm communities: Insights into diversity, abundance, and functional composition // European Journal of Soil Biology. 2024. Vol. 120. 103588. URL: <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2023.103588>.

Monroy F., Aira M., Domínguez J., Velando A. Seasonal population dynamics of *Eisenia fetida* (Savigny, 1826) (Oligochaeta, Lumbricidae) in the field // *Comptes Rendus Biologies*. 2006. Vol. 329. № 11. P. 912–915.

Uvarov A. V., Tiunov A. V., Scheu S. Effects of seasonal and diurnal temperature fluctuations on population dynamics of two epigeic earthworm species in forest soil // *Soil Biology and Biochemistry*. 2011. Vol. 43. № 3. P. 559–570.

Wang M., Bushman B. Integrating Results through Meta-analytic Review Using SAS(R) Software / SAS Institute Inc. Cary, 1999.

Teder T., Tammaru T. Sexual size dimorphism within species increases with body size in insects // *Oikos*. 2005. Vol. 108. P. 321–334.

УДК 599.323 -152.5:57.045

Григоркина Е. Б., Оленев Г. В., Гизуллина О. Р.
Институт экологии растений и животных УрО РАН
г. Екатеринбург, Россия

ЗАСУХА – КОНТРАСТНЫЙ ФОН ДЛЯ РЕАЛИЗАЦИИ ПОПУЛЯЦИОННЫХ АДАПТАЦИЙ

Проанализированы адаптивные стратегии популяций доминирующих видов грызунов отряда Rodentia в экстремальных условиях засух на Южном Урале. У *Cl. glareolus* в лесной зоне (Ильменский заповедник) в год засухи (1975 г.) зарегистрированы минимизация процессов обмена, блокировка полового созревания сеголеток. На следующий год: возрастной кросс, пролонгированный период размножения группировки зимовавших. У *S. uralensis* в лесостепной зоне (Восточно-Уральский заповедник) в год засухи (2010 г.) впервые зарегистрирован феномен зимнего размножения, который подтвержден возрастными маркерами. Родившиеся зимой сеголетки успешно реализовали репродуктивный потенциал в благоприятных климатических условиях. Зимнее размножение мышей и возрастной кросс в год засухи способствовали максимальному приросту численности и увеличению генетической гетерогенности популяции. В последующие годы зимнее размножение *S. uralensis* в лесостепной зоне становится обычным явлением, что расценено как климатический паттерн. Стратегии обоих видов оказались оптимальными и свидетельствуют об их экологической пластичности. Сделан вывод, что на фоне засухи максимально реализуется адаптивный потенциал популяций экологически пластичных видов (*Cl. glareolus* и *S. uralensis*).

Ключевые слова: засухи 1975 и 2010 гг., лесная и лесостепная зоны, контрастный фон, *Cl. glareolus*, *S. uralensis*, адаптивные стратегии, блокировка созревания, минимизация процессов метаболизма, возрастной кросс, зимнее размножение.

DROUGHT IS THE CONTRAST BACKGROUND FOR REALIZATION OF POPULATION ADAPTATIONS

Adaptive strategies of dominant rodent' species (order Rodentia) under extreme conditions of droughts in Southern Urals (1975 and 2010) have been analyzed. At bank voles (*Cl. glareolus*) in the forest zone (Il'men reserve) in drought (1975) have been revealed next mechanisms: minimization of metabolic processes, sexual maturation' block of young of the year animals. Age cross and prolongations of overwintered breeding period have been registered in the next year. In 2010 (a year of drought), the winter breeding of the pygmy wood mouse (*S. uralensis*) was first recorded in the forest-steppe zone of the Southern Urals, which confirmed by the age markers. The young born in winter fulfilled successfully their reproductive potential under favorable climatic conditions. Winter breeding and age cross of animals during the year of drought promoted the maximum population growth and enhanced population genetic heterogeneity. In subsequent years, winter breeding of *S. uralensis* became common, which is regarded as a climatic pattern. These adaptive strategies of both species appeared optimum and testify about the ecological plasticity of *Cl. glareolus* and *S. uralensis*. We conclude that on contrast drought' background the adaptive potential of ecologically plastic species is realized maximally.

Key words: drought 1975 and 2010, forest and forest-steppe zones, contrast background, *Cl. glareolus*, *S. uralensis*, adaptive strategies, block of sexual maturation, minimization of metabolic processes, age cross, winter reproduction.

Оценка состояния популяций и сообществ мелких млекопитающих остается актуальной проблемой в связи с широко обсуждаемым в настоящее время глобальным изменением климата. Грызуны – удобные объекты мониторинга благодаря широкому набору различных адаптаций и способности к их быстрой реализации. На фоне обычных флуктуаций условий среды выявление реакций популяций и сообществ на экстремальные климатические события – задача достаточно сложная. С одной стороны, это обусловлено редкостью подобных ситуаций, с другой – необходимостью наличия данных многолетних наблюдений до и после нее. Возможно поэтому процессы, происходящие в сообществах животных в связи с климатическими экстремами пока мало изучены.

Особый интерес представляют аномальные засухи, способные оказывать деструктивное воздействие на экосистемы, частота которых существенно возросла (Васильев и др., 2020). Экстремальные засухи можно рассматривать как контрастный фон, на котором в популяциях и сообществах животных наиболее ярко проявляются адаптивные изменения. Подход с применением контрастного фона для оценки генетической гетерогенности популяций по

изменчивости морфологических признаков, летальных эффектов и др. показателей был предложен Н. В. Глотовым (Глотов, 1983, Glotov, 1992). Мы успешно применили принцип провокационного фона для оценки вклада генетической и средовой компонент в радиорезистентность грызунов с разной степенью близости генотипа (инбредных и аутбредных лабораторных мышей и рыжих полевков из природной популяции) (Григоркина и др., 1999). При этом радиационный фактор был использован как инструмент для выявления изменчивости распределения летальных эффектов у животных, медикаментозный стресс – как физиологическая нагрузка (контрастный фон).

Ранее мы проанализировали последствия засухи 1975 г. для таксоцены грызунов лесной зоны в Ильменском заповеднике, Южный Урал. Были выявлены радикальные изменения биотического состава сообществ и уровня многолетних осцилляций численности у видов разной таксономической принадлежности (Оленев, Григоркина, 2016). Кроме того, показана реальная возможность быстрых популяционных перестроек эволюционного масштаба, жестко закрепившихся в череде поколений.

Цель настоящей работы – анализ реакций доминирующих видов грызунов в двух заповедниках Южного Урала, территории которых в разные годы подверглись воздействию экстремальных засух. При этом мы рассматриваем засуху как контрастный фон (по Н. В. Глотову) для реализации популяционных адаптаций.

В засуху 1975 г. работы выполнены в Ильменском государственном заповеднике (1971-2023 гг.), расположенном в полосе сосново-березовых лесов предлесостепья Южного Урала. В засуху 2010 г. – в Восточно-Уральском радиационном заповеднике (зона Восточно-Уральского радиоактивного следа – ВУРС) и прилегающих территориях (2002-2023 гг.), которые относятся к Зауральской лесостепи (Горчаковский, 1968). Используются традиционные и оригинальные подходы и методы полевых исследований. Демографическая и половая структура популяций грызунов проанализированы на основе функционально-онтогенетического подхода (Оленев, 2004), предполагающего выделение структурных единиц с учетом функционального статуса особей, связанного со спецификой роста, развития, участия в процессах репродукции.

Засуха 1975 г. характеризовалась чрезвычайной длительностью: в течение 5 месяцев (с апреля и до конца лета) не было дождей. Были отмечены повреждения и гибель деревьев, возраст которых, на тот момент, превышал 80 лет. Менее продолжительная (2 месяца – с середины июня до середины августа), Великая Восточно-Европейская засуха 2010 г. (Шмакин и др., 2013; Barriopedro et al., 2011) отличалась, однако, исключительной интенсивностью – высокими температурами, превышающими норму на 5-7 °С, и рекордно низкой суммой осадков. За этот период в 13 районах Челябинской области был объявлен режим чрезвычайной ситуации.

Доминирующим видом в таксоцене грызунов лесной зоны (Ильменский заповедник) в годы наблюдений является рыжая полевка (*Clethrionomy/Myodes glareolus* Schreb., 1780), лесостепной – малая лесная мышь (*Sylvaemus uralensis*

Pall., 1811) (Оленев, Григоркина, 2016). По пищевой специализации *Cl. glareolus* является миксофагом (питается растительными и животными объектами), *S. uralensis* – типичный семенояд.

В 1975 г. в Ильменах уже в конце февраля у рыжих полевок отмечено увеличение массы тела, в начале марта – увеличение семенников, в апреле – массовый выход молодняка (обычно это происходит в начале мая). Дальнейший ход процессов размножения *Cl. glareolus* был еще более необычным: зимовавшие особи окончили размножения в начале июля, а у сеголеток произошла полная блокировка полового созревания (как в сухих, так и во влажных биотопах); таким образом, все сеголетки относились исключительно ко II типу онтогенеза (не созревающие) (Оленев, 1981, 2004). При этом отмечена высокая гибель сеголеток в летний и осенне-зимний (1975-1976 гг.) период. Размножение на следующий (1976) год началось на месяц позже обычного, что вероятно имеет отношение к эффекту последействия засухи, характерного для грызунов аридных зон. Прирост численности в 1976 г. происходил за счет более длинного периода размножения (5,5 мес.) зимовавших самок против 3,5 мес. в обычные годы. Они принесли по пять – шесть пометов, против обычных трех – четырех, прожив 16 мес. вместо 12-13 мес. Помимо увеличения продолжительности жизни и удлинения репродуктивного периода у *Cl. glareolus* зарегистрирован возрастной кросс (Оленев, 2004, Оленев, Григоркина, 2016), который способствует сохранению разнородности популяции (Шварц, 1969, Шилов, 1981). Суть явления состоит в формировании пар за счет особей из разных поколений, в данном случае – зимовавшие самки и самцы-сеголетки.

Похожий результат – смещение сроков размножения наблюдали и у мышей в Восточно-Уральском радиационном заповеднике (зона ВУРС) и сопредельных территориях весной 2010 г. В этом году нами впервые зарегистрирован феномен подснежного размножения (Григоркина и др., 2019). Молодняк, родившийся зимой, успешно выжил и принял активное участие в процессах репродукции. В конце апреля в уловах присутствовала значительная доля родивших самок, в мае регистрировали уже беременных сеголеток *S. uralensis*. Даты их рождения, подтвержденные степенью стёртости зубов (Колчева, 2009), пришлись на середину февраля. Анализ демографической и половой структуры по данным летних выборок выявил наличие возрастного кросса у *S. uralensis* в год засухи, когда в середине лета самки-сеголетки спаривались с зимовавшими самцами. Самцы-сеголетки не размножились вовсе (Оленев, Григоркина, 2016). Численность грызунов, рассчитанная по результатам ежемесячных отловов (6 отловочных сессий), формировалась исключительно за счет *S. uralensis* и составила 45 ос/100 л-с (рис.). Рекордный сезонный пик этого года для *S. uralensis* пришелся на сентябрь – 65 ос/100 л-с. Представители других видов (до засухи их было 10) в период 2010-2012 гг. в уловах отсутствовали (Оленев, Григоркина, 2016). В последующий период у *S. uralensis* отмечена стабильная циклическая динамика численности.

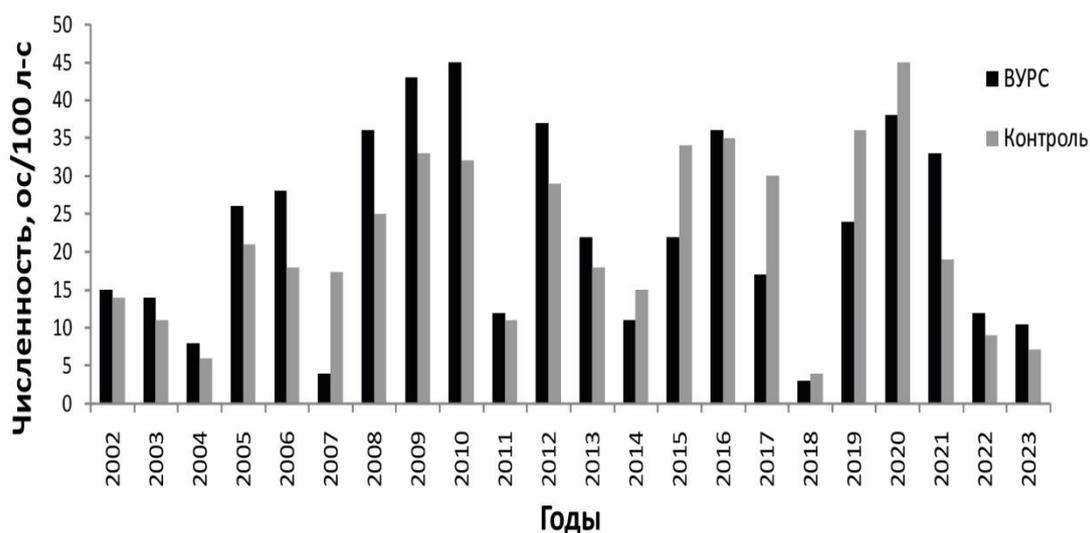


Рис. Многолетняя динамика численности (среднегодовые значения) малой лесной мыши (*S. uralensis*) на ключевых участках (ВУРС-контроль, расстояние 10 км) (2002-2023 гг.)

Отдаленные последствия. Ретроспективное изучение краниологических материалов показало, что весенние отловы до 2010 г. всегда состояли только из зимовавших особей *S. uralensis*, а после 2010 г. зимнее размножение становится обычным явлением (Григоркина и др., 2019).

Таким образом, на примере видов разной таксономической принадлежности, населяющих разные ландшафтно-географические зоны, продемонстрирована видовая специфика реагирования на экстремальную засуху. Стратегии популяций *Cl. glareolus* и *S. uralensis* оказались оптимальными и свидетельствуют об экологической пластичности видов, которые в условиях экстремальных засух (контрастный фон) максимально реализовали адаптивный потенциал.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (№ 122021000077–6, № 122021000085–1).

ПРИМЕЧАНИЯ

Большаков В. Н., Васильев А. Г., Васильева И. А., Городилова Ю. В., Чибиряк М. В. Сопряженная биотопическая изменчивость ценопопуляций симпатрических видов грызунов на Южном Урале // Экология. 2015. № 4. С. 265–271.

Васильев Д. Ю., Водопьянов В. В., Семенов В. А., Чибилев А. А. Оценка тенденций изменения засушливости для территории Южного Урала в период 1960-2019 гг. с использованием различных методов // Доклады РАН. Науки о Земле. 2020. Т. 494. № 1. С. 91–96.

Глотов Н. В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // Экология. 1983. № 1. С. 3–10.

Горчаковский П. Л. Растительность Урала // Урал и Приуралье. М., 1968. С. 211–262.

Григоркина Е. Б., Любашевский Н. М., Оленев Г. В. Оценка гетерогенности грызунов из лабораторных колоний и природной популяции по критерию радиорезистентности при стрессе // Экология. 1999. № 4. С. 293–298.

Григоркина Е. Б., Оленев Г. В., Смирнов Н. Г. Зимнее размножение цикломорфных млекопитающих: от феномена к явлению // Доклады РАН. 2019. Т. 485. № 5. С. 638–641.

Колчева Н. Е. Стертость зубов как критерий возраста малой лесной мыши при анализе возрастной структуры популяций // Вестн. ОГУ. 2009. Спец. вып. Ч. I. С. 77–80.

Оленев Г. В. Популяционные механизмы приспособлений к экстремальным факторам среды (на примере рыжей полевки) // Журн. общ. биол. 1981. № 4. С. 506–511.

Оленев Г. В. Функционально-онтогенетический подход в изучении популяций цикломорфных млекопитающих: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 2004. 47 с.

Оленев Г. В., Григоркина Е. Б. Эволюционно-экологический анализ стратегий адаптации популяций грызунов в экстремальных условиях // Экология. 2016. № 5. С. 375–381.

Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1969. Вып. 66. 199 с.

Шилов И. А. Биосфера, уровни организации жизни и проблемы экологии // Экология. 1981. № 1. С. 5–11.

Шмакин А. Б., Чернавская М. М., Попова В. В. «Великая» засуха 2010 г. на Восточно-Европейской равнине: исторические аналоги, циркуляционные механизмы // Изв. РАН. Сер. географич. 2013. № 6. 59–75.

Barriopedro D., Fischer E. M., Luterbacher J. et al. The Hot Summer of 2010: Redrawing the Temperature Record Map of Europe // Science. 2011. № 332. P. 220–224.

Glotov N. V. Analysis of the genotype-environment interaction in natural populations // Acta Zool. Fennica. 1992. Vol. 191. P. 47–55.

УДК 58.007: 575.2

Гриценко В. В.

*Российский государственный аграрный университет – МСХА
имени К. А. Тимирязева
г. Москва, Россия*

НИКОЛАЙ ВАСИЛЬЕВИЧ В ДАГЕСТАНЕ

Статья содержит воспоминания о жизни и деятельности Николая Васильевича Глотова в Дагестане. Показана роль Н. В. Глотова как основоположника становления и развития популяционной биологии растений.

Ключевые слова: воспоминания, Н. В. Глотов, М. М. Магомедмирзаев, Л. Ф. Семериков, Дагестан, Гунибское плато, популяционная биология растений.

NIKOLAI VASILYEVICH IN DAGESTAN

The article contains memoirs about the life and work of Nikolai Vasilyevich Glotov in Dagestan. The role of N.V. Glotov as the founder of the formation and development of population biology of plants is substantiated.

Key words: memoirs, N. V. Glotov, M. M. Magomedmirzaev, L. F. Semerikov, Dagestan, Gunib plateau, population biology of plants.

В жизни Николая Васильевича Глотова с Дагестаном связаны яркие, значительные и, быть может, еще не вполне освещенные страницы. Со своей стороны, Н.В. Глотов многое сделал для развития науки в Дагестане. Его, вместе с создателем Гунибского горного ботанического сада, Магомедмирзой Мусаевичем Магомедмирзаевым, следует считать основоположниками исследований популяционной биологии растений Дагестана. До этого флору и растительность Дагестана описывали многие знаменитые ботаники, но популяционный подход был впервые использован здесь именно этими учеными.

В начале 70-х годов Николай Васильевич, работая на кафедре генетики МГУ, начал глобальный цикл исследований популяционно-генетической изменчивости дубов Кавказа совместно с Леонидом Филатовичем Семериковым и Львом Анатольевичем Животовским. Начали с Северо-Запада, организовав несколько летних экспедиций в Краснодарский край (Убинское лесничество, окрестности горы Шишан). Я там был студентом, в 1972 г. и могу засвидетельствовать, что исследователи, как и положено, жили в популяции, в дубово-грабовом горном лесу. Помимо обычного черешчатого дуба, который на Кавказе изменчив более обычного, изучали сложную и запутанную группу сидячецветных дубов (скальный, пушистый, грузинский и др.). Относительно выделения и описания видов данной группы, их диагностических признаков, в классической ботанике бытовали дискуссии. Помню, как-то Николай Васильевич подшутил над Леонидом Филатовичем. Он тщательно счистил с листа войлочное опушение (важный признак дуба пушистого) и принес Семерикову: «Глянь, Филатыч, не пойму, что за дуб». Семериков внимательно осмотрел лист, воспользовался лупой, потом догадался и стал виртуозно ругаться.

В 1974 г. Глотов, Семериков и Животовский добрались до Восточного Кавказа, впервые приехав в Дагестан и встретившись с М. М. Магомедмирзаевым, крупнейшим ботаником, генетиком и морфогенетиком, знатоком дагестанской флоры (рис. 1). Он заведовал лабораторией генетики растений Дагестанского филиала АН СССР и создавал

Гунибскую экспериментальную базу. Собственно, он и пригласил Глотова с товарищами в Дагестан, предлагая дружбу и сотрудничество, кров и помощь в организации экспедиционных поездок. Отсюда началось многолетнее плодотворное содружество.

В августе 1975 г., покинув студенческую скамью, я поехал вместе с Николаем Васильевичем в Дагестан, в качестве коллектора и вообще, для знакомства с местом и людьми.

Кроме того, что Дагестан сам по себе прекрасен и удивителен, это очень интересное место для популяционных биологов. Его отличает чрезвычайная гетерогенность и мозаичность среды, образуемая изрезанным рельефом горной страны, с высотной зональностью, известняковыми плато и сланцевыми хребтами, контрастными южными и северными склонами, глубокими речными долинами. Это определяет сильную изолированность популяций. Не случайно в Дагестанской флоре такая степень эндемизма. В общем, по крылатому выражению Магомедмирзаева: «Дагестан – арена интенсивных микроэволюционных процессов».



Рис. 1. М. М. Магомедмирзаев и Н. В. Глотов

Популяции дубов здесь выглядели совершенно иначе. Если на Западном Кавказе это были высокоствольные леса, то в предгорьях Дагестана был «горный дубняк», низкорослая поросль вперемешку с кустами и колючками. Когда мы поехали в окрестности селения Талги неподалеку от Махачкалы и стали обследовать мелколесье на склоне ущелья, Глотов с Семериковым были совершенно потрясены открывшейся картиной изменчивости. Листья буквально каждого дерева были отличны от остальных. Между диагностическими признаками разных видов наблюдались всевозможные переходы и сочетания. Это была не плавная картина интрогрессивной гибридизации, о которой говорил Д. Л. Стеббинс на примере американских дубов, а какая-то бешеная комбинаторика. Здесь мы набрали огромные

гербарные папки. С тех пор Глотов и Семериков обозначали сидячецветные дубы Дагестана как видовой комплекс.

Теперь пора сказать о месте и людях. «Сердцем» популяционной биологии была экспериментальная база, расположенная на прославленном историками и ботаниками Гунибском плато (рис. 2).

Она представляла сравнительно небольшой огороженный участок на террасах внутреннего северного склона. База имела лабораторный корпус – одноэтажный дом с комнатой-лабораторией, где были рабочие столы с биноклями и шкафы, заполненные гербарными материалами. Еще в корпусе была кухня и веранда с прекрасным видом на плато и окрестные горы, служившая столовой и гостиной. Сотрудники жили тогда в палатках на нижней террасе участка. Сейчас эту базу не узнать – она «выросла» в Горный ботанический сад, значительно расширилась, окультурилась и «похорошела».



Рис. 2. Гунибская экспериментальная база в 70-е годы

База была стационаром, откуда на филиаловской полуторке периодически совершались экспедиционные выезды в разные районы Дагестана, за материалами из разных популяций. Однако, главное – люди. «Магомедмирзаевцы» – небольшой, дружный и симпатичный коллектив молодых энтузиастов популяционной биологии растений, куда я легко и естественно влился в качестве аспиранта Николая Васильевича. Я не могу перечислить всех, но назову основное «ядро», пионеров Гунибской экспериментальной базы. Называю без отчеств – тогда все были молоды. Они для меня неразрывны со своими объектами – так вместе и пишу: Галина Арнаутова – примулы, Наталья Гасанова (Магомедова) и Людмила Бондаренко (Гриценко) – дикая алыча, Зиярат Гусейнова – солнцезвезд, Салимат Далгатова – дикая земляника, Али Хабибов – клевера, Магомед Дибиров – береза Радде, Меджид Омариёв – облепиха, Баграм Чатуев – Вавиловия (высокогорный

бобовый эндемик), Вячеслав Гриценко – овсяница Воронова. Можно понять, что программа исследований была очень разнообразна. Сотрудники экспериментальной базы под руководством Магомедмирзаева героически ее создавали, огораживая базу (главным образом – от коров), ремонтируя лабораторный корпус, закладывая на каменистых террасах опытные участки, где выращивали коллекции своих объектов. Они стойко переносили спартанские условия, бытовые лишения, тряслись в полуторке по горным дорогам, не теряя при этом оптимизма.

Появление Николая Васильевича было благотворно. Бодрый, улыбающийся, остроумный, он умел создавать атмосферу свободного неформального научного творчества и общения. В Гунибе у него было три аспиранта: Арнаутова, Бондаренко и я (рис. 3). Однако Николай Васильевич оказывал поддержку и помощь всем без исключения. Готов – признанный ас биометрии. Он очень тщательно относился к планированию работы: выбору пунктов и маршрутов сбора материалов, закладке трансект, учетных площадок, к объему и характеру выборок, выбору признаков, организации опытов. При этом, конечно, он заранее знал, как обсчитывать полученные данные и интерпретировать результаты. Любимым из его методов был дисперсионный анализ, различные его схемы, в которых все мы не сильно разбирались. Николай Васильевич своим мелким аккуратным почерком (ну не было тогда компьютеров) писал нам планы работы, алгоритмы статистической обработки, списки необходимой литературы. У него был редкостный в то время статистический калькулятор «Hewlett-Packard» на котором он проводил завершающий анализ, а для предварительных расчетов одалживал машинку нам.



Рис. 3. Н. В. Готов с аспирантами (Г. И. Арнаутова, В. В. Гриценко, В. М. Соломатин с «Hewlett-Packard») в лаборатории

Не припомню, чтобы кто-то боялся встречи с Николаем Васильевичем, наоборот, все очень этого желали. Иной раз к нему на консультацию выстраивалась очередь. Это была тяжелая нагрузка, но Глотов с ангельским терпением переносил ее. Критика его была не обидной, корректной и позитивной. Он настраивал всех на успешное выполнение и завершение научной работы и, чем мог, старался помочь в этом.

Николай Васильевич любил устраивать всякие публичные научные выступления: лекции, доклады, отчеты, прения. Иногда он давал какую-нибудь интересную статью с просьбой перевести, прочесть и доложить. Сотрудники базы периодически рассказывали о своих объектах, результатах и планах (рис. 4).

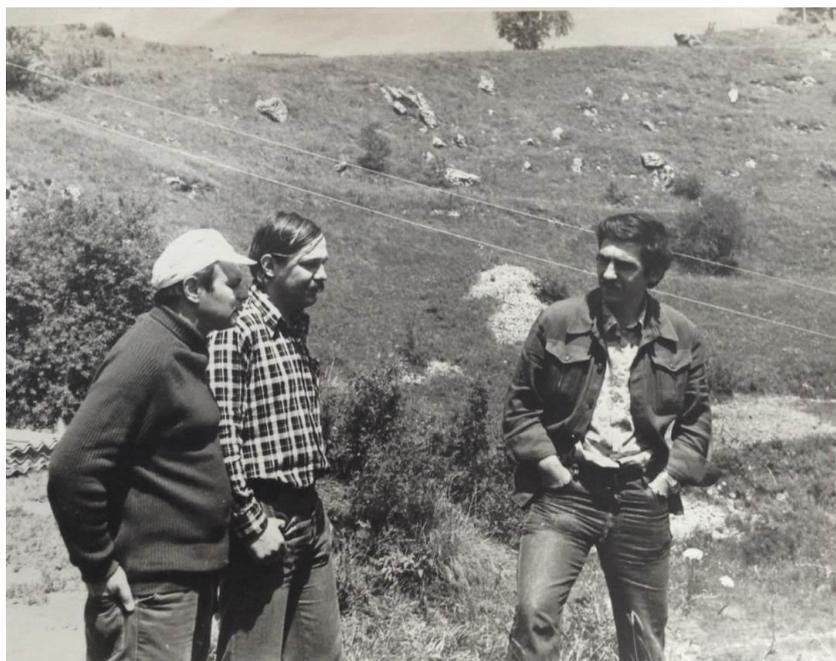


Рис. 4. Дискуссия: Н. В. Глотов, В. В. Гриценко, В. М. Соломатин



Рис. 5. Участники выездной сессии в Гунибе

В Гунибе бывали разные гости, интересные ученые. Первым требованием к ним было – прочесть доклад по своей теме, вовсе не обязательно из популяционной биологии. Например, другой аспирант Николая Васильевича и мой друг – энтомолог Валерий Михайлович Соломатин, будучи в Гунибе, прочел вдохновенный доклад о биологической защите растений от вредителей. Все это давало молодым ученым возможности научного общения, опыт публичных выступлений, расширяло кругозор, оттачивало ораторские и полемические способности. Позже я понял, что эта славная традиция идет от «Дрозосоора» С. С. Четверикова и «трепов» Н. В. Тимофеева-Ресовского.

В 1975 г. вышел первый сборник трудов лаборатории генетики растений Дагестанского филиала «Генетика и эволюция природных популяций растений», в котором Николай Васильевич поместил программную для популяционных биологов статью «Популяция как естественно-историческая структура».

В 1976 г. при деятельном участии Н. В. Глотова и М. М. Магомедмирзаева в Гунибе была организована и проведена на высшем уровне дагестанского гостеприимства выездная секция эволюционной и популяционной генетики Научного совета по проблемам генетики и селекции АН СССР. Здесь были многие замечательные ученые, выступления которых в великолепной панораме Гунибского плато усиливали эффект события (рис. 5).

Николай Васильевич был очень интересен и обаятелен не только в науке, но и в жизни (рис. 6).

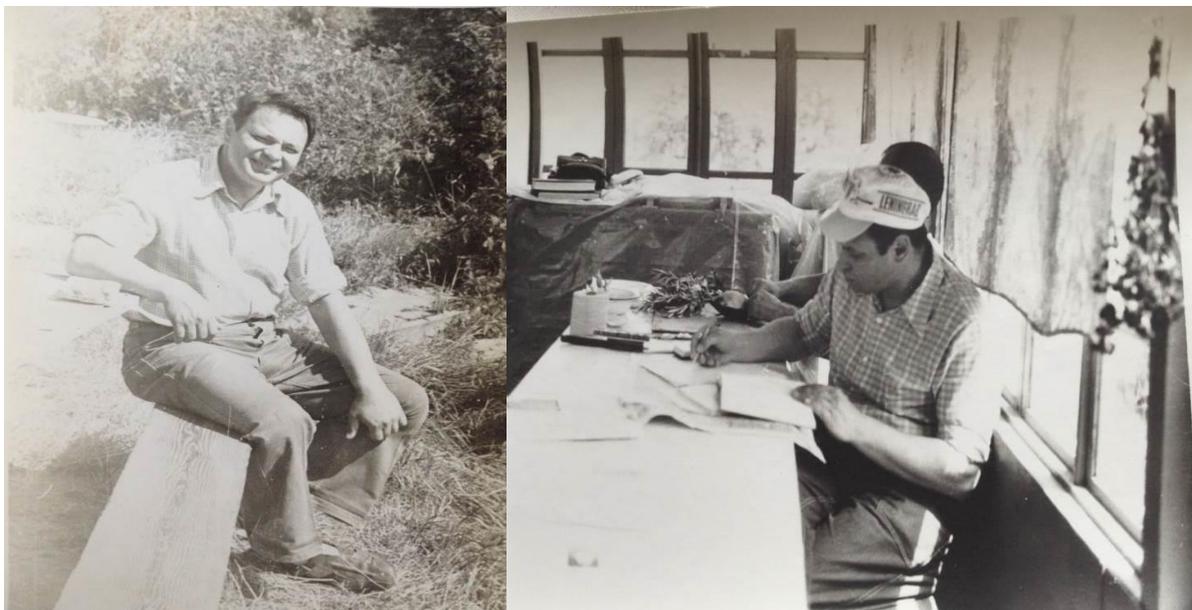


Рис. 6. Гуниб: Николай Васильевич на отдыхе и за работой

При своем подвижническом труде, умел хорошо, со вкусом отдохнуть. Великолепный рассказчик и внимательный слушатель он всегда был желанным собеседником в дружеской компании.

Природу тонко воспринимал не только в популяционном, но и в эстетическом аспекте. Любил литературу и искусство: среди писателей высоко

ценил Н. Лескова, из поэтов – Б. Пастернака и О. Мандельштама, среди художников – О. Ренуара.

Николай Васильевич еще не раз приезжал в Дагестан. Но и потом всегда с теплом вспоминал Гуниб и дагестанских друзей, интересовался их жизнью, с радостью встречался, писал, звонил, оказывал научную поддержку.

А мы всегда ощущаем себя питомцами «гнезда Глотова и Магомедмирзаева» и до сих пор чувствуем доброту и заботу Николая Васильевича.

Вспоминая Николая Васильевича, вспомним вместе с ним Магомедмирзу Мусаевича и Леонида Филатовича с любовью и благодарностью за бесценную школу науки и жизни.

ПРИМЕЧАНИЯ

Глотов Н. В. Из истории популяционной биологии: Леонид Филатович Семериков (1939-1995) // Экология и генетика популяций. Йошкар-Ола, 1998. С. 9–21.

Глотов Николай Васильевич: библиографический указатель/ научная библиотека МарГУ; сост.: Ю. Г. Суетина, Т. В. Архипова, ред. И. О. Безденежных. Йошкар-Ола, 2017. 123 с.

Магомедмирзаев Магомедмирза Мусаевич: библиографический указатель / научная библиотека ДНЦ РАН; сост.: Гусейнова З. А., Гаджиханова З. Д.; отв. ред. Асадулаев З. М. Махачкала: АЛЕФ, 2018. 52 с.

Животовский Лев. Вспышки из прошлого (о Николае Васильевиче Глотова)
URL: [https://ipae.uran.ru/sites/default/files/gallery/files/Животовский%20\(Вспышки%20из%20прошлого\).pdf](https://ipae.uran.ru/sites/default/files/gallery/files/Животовский%20(Вспышки%20из%20прошлого).pdf)

УДК 575.2

Гриценко В. В.
*Российский государственный аграрный университет – МСХА
имени К. А. Тимирязева
г. Москва, Россия*

ЖУКИ ЛИСТОЕДЫ (COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE) КАК ОБЪЕКТЫ НАУЧНЫХ И УЧЕБНЫХ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Рекомендованы распространенные виды жуков листоедов в качестве удобных объектов научных и учебных популяционных исследований. Приведены описания изменчивости, биологических особенностей и достоинств предлагаемых объектов.

Ключевые слова: жуки листоеды, природные популяции, изменчивость, генетика, экология, полиморфизм, экологические расы, научные и учебные исследования.

LEAF BEETLES (COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE) AS AN OBJECTS OF SCIENTIFIC AND EDUCATIONAL POPULATION RESEARCHES

Some common species of leaf beetles are recommended as convenient objects of scientific and educational population researches. The descriptions of variability, biological features and advantages of the proposed objects are given.

Key words: leaf beetles, natural populations, variability, genetics, ecology, polymorphism, ecological races, scientific and educational researches.

Многие виды семейства листоедов предоставляют богатые возможности для разносторонних научных и учебных исследований изменчивости, генетики, экологии и эволюции природных популяций. Ряд видов имеет широкое распространение и высокую массовость. У многих листоедов имаго и личинки обитают открыто на травянистых и невысоких древесных и кустарниковых растениях. Все это дает удобные возможности для обнаружения и сбора массовых выборок объектов.

Некоторые листоеды обладают замечательной внутривидовой изменчивостью окраски или рисунка имаго. Она представляет широкий спектр: от классического полиморфизма, с ограниченным числом четко различимых форм до поливариантной фенетической изменчивости, которую обычно редуцируют в несколько групп. Другие листоеды обладают полиморфизмом экологическим, образуя расы и другие трофические группы на разных кормовых растениях. Наконец, популяции любых массовых видов можно характеризовать по изменчивости количественных признаков.

На листоедах можно хорошо изучать явления полиморфизма, анализировать количественную изменчивость, выявлять экологические группировки и их пищевую избирательность, рассматривать структуру скрещиваний в популяциях, отслеживать миграционные процессы, как в краткосрочных, так и в долговременных исследованиях. Кроме того, некоторые листоеды имеют хозяйственную значимость, являясь вредителями сельскохозяйственных культур, лекарственных растений, древесных озеленительных пород.

По своему опыту хотел бы порекомендовать всем интересующимся и желающим некоторые виды листоедов в качестве замечательных объектов для популяционных исследований. Это вполне обычные, распространенные, доступные и массовые виды, за которыми не придется далеко ездить и слишком долго искать.

Полиморфизм окраски. Идеальным объектом популяционной генетики можно считать изменчивого зверобойного листоеда *Chrysolina varians*. Он развивается на зверобое прорытленном и некоторых других близких видах,

вдоль лесных просек и дорог, на опушках, полянах, вырубках. Умеренно мезофильный вид. У этого листоеда преобладают три качественно выраженные формы: красная, зеленая и синяя (рис. 1).



Рис. 1. *Chrysolina varians*:
формы окраски

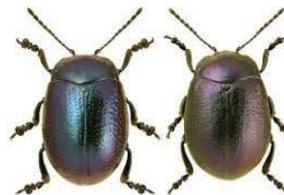


Рис. 2. *Chrysolina geminata*:
формы окраски

Скрещивания и анализ потомства показали, что признак имеет моногенное, с промежуточным доминированием наследование, причем массовая красная и более редкая синяя формы гомозиготны, зеленая форма гетерозиготна (Гриценко и др., 1986). Таким образом, генотип можно установить по фенотипу. При анализе достаточно крупных выборок, или их объединении соотношение частот форм соответствует распределению Харди-Вайнберга. Это свидетельствует о панмиксии форм при скрещивании, что подтверждалось и непосредственными наблюдениями. Выявлены закономерные различия в частотах форм локальных мест обитания. В закрытых, более затененных лесных участках значительно преобладает красная форма; в открытых, более освещенных участках крупных вырубках, просек и полян – возрастают частоты зеленой и синей форм. Причина этого явления до конца не ясна. Возможно, влияют некие селективные факторы, либо это связано с различным выбором мест обитания разными формами. К сожалению, массовые скопления зверобойного листоеда нестабильны и могут исчезать в результате сукцессионных изменений растительности. В скоплениях зверобоя на более открытых участках встречается близкий вид *Ch. geminata*. Он более сухоустойчивый и местами более обильный, чем *Ch. varians*. В окраске выделяются две основные формы: синяя и фиолетовая, менее четко различимые, чем у предыдущего вида (рис. 2).

У двух обычных массовых видов – медного ольхового листоеда *Plagiosterna aenea* и щавелевого листоеда *Gastrophysa viridula* существует типичная изменчивость металлической окраски: от зеленой до бронзовой. У распространенного и массового хренового листоеда *Phaedon cochleariae* выделяются зеленая и синяя формы. Здесь четкому выделению форм несколько препятствует зависимость восприятия окраски от освещения. (рис. 3).

Два других массовых вида – синий ольховый листоед *Agelastica alni* и ясноточный листоед *Chrysolina fastuosa*, имеющие красивую, но мономорфную окраску (рис. 4), можно использовать для изучения количественной изменчивости, а также в опытах, где требуются большие выборки (изучение миграций, структуры скрещиваний, пищевой избирательности).



Рис. 3. Формы окраски *Plagiosterna aenea*, *Gastrophysa viridula*, *Phaedon cochleariae*



Рис. 4. *Agelastica alni*, *Chrysolina fastuosa*

Изменчивость рисунка. Замечательным объектом, не уступающим знаменитым в популяционной генетике божьим коровкам, является встречающийся на ивах (козьей и др.) листоед *Gonioctena viminalis*. У него существуют многие формы рисунка надкрылий с развитием и слиянием черных пятен на красном фоне (рис. 5).



Рис. 5. Формы рисунка *Gonioctena viminalis*; *Gonioctena rufipes*

Края ряда изменчивости занимают полностью красная и черная формы.

Особенности развития затрудняют лабораторное культивирование для генетического анализа. Однако другие свойства дают удобную возможность краткосрочного посемейного анализа изменчивости. Самки откладывают группы по 20-30 яиц на листьях ивы. Отродившиеся личинки питаются и развиваются до третьего возраста компактной группой, представляющей потомство одной матери. Сбор таких групп, докармливание личинок в лаборатории, сохранение куколок и получение имаго принципиальных сложностей не представляет. Близкий вид *Gonioctena rufipes*, встречающийся чаще на осине, имеет аналогичную изменчивость. У него рядом с группой развивающихся личинок присутствует охраняющая их самка, что позволяет уточнить посемейный анализ. Надо иметь в виду, что массовое появление имаго у этих жуков приходится на конец весны – начало лета, чтобы не пропустить оптимальный период.

Богатой изменчивостью меланистического рисунка переднеспинки, надкрылий, головы обладает самый известный представитель листоедов - колорадский жук *Leptinotarsa decemlineata*. Наиболее выражена и изучена, хотя и не до конца, изменчивость рисунка переднеспинки (Кохманюк, 1982; Фасулати, 1985; Гриценко, 1998 и многие другие). Разные элементы рисунка комбинируют, образуя многочисленные формы (рис. 6).



Рис. 6. Рисунок переднеспинки колорадского жука

Изменчивость имеет эколого-географическую структуру с возрастанием меланистичности к северу, комплексную эколого-генетическую детерминацию и связи с различными параметрами жизнеспособности. Показано, что она определяется генотипом, полом и температурой, при которой шло развитие (Гриценко, Глотов, Орлинский, 1998). Между формами отмечали различия по успеху в скрещиваниях, выживанию при зимовке, по пищевой избирательности и чувствительности к некоторым инсектицидам. В рисунке переднеспинки нередко встречается асимметрия. Кроме того, существуют разные формы окраски яиц и личинок четвертого возраста. На разных пасленовых культурах (картофеле, томате, баклажане) выделяются экологические группировки, различающиеся по пищевой избирательности. Все это представляет обширную сферу для исследований.

Экологические расы. Классический пример экологических рас по кормовым растениям представляют ивовая и березовая расы листоеда – козявки ивовой *Lochmaea capreae* (Кожанчиков, 1946; Михеев, Креславский, 1980). Первая связана с несколькими видами ивы (козья, ушастая и др.), вторая – с березой пушистой. Морфологические различия между расами неуловимы (рис. 7), биологические различия весьма существенны. Имаго этих рас и при распространении, и в лабораторных тестированиях пищевого выбора значительно предпочитают «свои» кормовые растения. Личинки ивовой расы способны питаться и развиваться только на иве. Личинки березовой расы успешнее развиваются на березе, однако могут существовать и на иве. При этом расы потенциально могут скрещиваться между собой и дают плодовитое потомство. Однако опыты с массовым мечением и повторным отловом особей, а также тестирование потомства взятых в природе оплодотворенных самок показали очень низкий, порядка 1% реальный уровень межрасового обмена.

В каждой расе отмечали выделение мелких нестабильных группировок: у ивовой расы – на осине; у березовой расы на березе бородавчатой. Подобная картина свойственна для Европейской части России; в Сибири и на Дальнем

Востоке отмечали несколько иные этапы формирования рас (Креславский, Михеев, 1993).



Рис. 7. *Lochmaea capreae*

Большинство из отмеченных видов в средней полосе России дают одно поколение в год, однако в лабораторных условиях можно получить до двух-трех поколений. Более длительное культивирование затрудняют потребность в свежих кормовых растениях и наличие имагинальной диапаузы.

Относительно образовательного процесса достаточно упомянуть, что некоторые из отмеченных видов давно и успешно используют в летней учебной практике по популяционной генетике у студентов Московского государственного университета; в практике по зоологии у студентов Казанского государственного университета и, конечно, они служат объектами ряда ВКР. Равиль Муфазалович Зелеев (2007) очень хорошо показал, как можно использовать колорадского жука в целях учебной практики.

Безусловно, в данной проблематике интересны и востребованы современные методы анализа ДНК для точного выявления возможных генетических различий у внутривидовых группировок. В заключение, хочу пожелать удачи новому поколению популяционных исследователей.

ПРИМЕЧАНИЯ

Гриценко В. В. Популяционные основы вредности колорадского жука // Сборник «Жизнь популяций в гетерогенной среде. Материалы II Всероссийского популяционного семинара». (Часть 2). Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. С. 219–228.

Гриценко В. В., Глотов Н. В., Орлинский Д. Б. Эколого-генетический анализ изменчивости центральных элементов рисунка переднеспинки у колорадского жука // Зоологический журнал. 1998. Т. 77. №3. С. 278–284.

Гриценко В. В., Креславский А. Г., Михеев А. В., Соломатин В. М. Основные варианты окраски *Chrysolina varians* L. (Col. Chrysomelidae), их наследование и пространственное распределение в природе // Бюллетень МОИП. 1986. Т. 91. В. 2. С. 41–50.

Зелеев Р. М. Спецпрактикум по проведению исследований беспозвоночных на зоостанции КГУ (для студентов 2 курса кафедры зоологии беспозвоночных биолого-почвенного факультета. Казань: изд. КГУ, 2007. 78 с.

Кожанчиков И. В. Биологические формы ивового листоеда (*Lochmaea capreae*) // Тр. ЗИН АН СССР. 1946. Т. 8. № 1. С. 7–42.

Кохманюк Ф. С. Изменчивость фенетической структуры популяций колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) в пределах ареала // Сб. Фенетика популяций. М: Наука, 1982. С. 233–243.

Креславский А. Г., Михеев А. В. Геногеография расовых различий у *Lochmaea carpeae* (Coleoptera, Chrysomelidae) и проблема симпатрического видообразования // Зоологический журнал. 1993. Т. 72. № 11. С. 50–57.

Михеев А. В., Креславский А. Г. Взаимоотношения ивовой и березовой рас *Lochmaea carpeae* L. (Coleoptera, Chrysomelidae) с кормовыми растениями // Зоологический журнал. 1980. Т. 59. № 5. С. 705–715.

Фасулати С. Р. Полиморфизм и популяционная структура колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say в Европейской части СССР // Экология. 1985. № 6. С. 50–56.

УДК 574.3

Груданова П. В., Корчиков Е. С.
Самарский национальный исследовательский университет
имени академика С. П. Королева
г. Самара, Россия

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *LACTUCA QUERCINA* L. В САМАРСКОЙ ОБЛАСТИ

В Самарской области в 2021 и 2022 гг. выявлено 5 ценопопуляций из 137 особей, имеющих виталитет 3-2 балла. Онтогенез *Lactuca quercina* L. включает не менее 7 возрастных состояний, в первый год растение развивается до ювенильного состояния, а во второй – до средневозрастного генеративного. Все ценопопуляции являются нормальными неполночленными, № 2 и № 4 – «молодыми», № 1 и № 3 – «зреющими», а № 5 – «зрелой». Фитоценотический оптимум *Lactuca quercina* L. в Красносамарском лесном массиве находится в сообществе с сомкнутостью древостоя 0,5–0,6, полуосветлённым световым состоянием, на свежеватых среднебогатых почвах, в умеренном климате, с общим проективным покрытием травостоя 35% и преобладанием в составе древостоя *Quercus robur* L. Латук дубравный является сильвантом-рудерантом, сциогелиофитом, ксеромезофитом, мезотрофом и мезотермом.

Ключевые слова: латук дубравный, онтогенез, фитоценотический оптимум, экологическая ниша.

Grudanova P. V., Korchikov E. S.
Samara National Research University
Samara, Russia

ONTOGENETIC STRUCTURE OF *LACTUCA QUERCINA* L. IN THE SAMARA REGION

In the Samara region in 2021 and 2022 5 cenopopulations were identified from 137 individuals having vitality 3-2 points. The ontogeny of *Lactuca quercina* L. includes at least 7 age states, in the first year the plant develops to a juvenile state, and in the second – up to the average-age generative. All cenopopulations are normal incomplete, № 2 and № 4 – «young», № 1 and № 3 – «maturing», and № 5 – «mature». The phytocenotic optimum of *Lactuca quercina* L. in the Krasnosamarsky Woodland is located in a community with a tree-stand closure of 0,5-0,6, a semi-illuminated light state, on a fresh, medium-rich soil, in a temperate climate, with a total projective grass cover of 35 % and a predominance in the tree stand *Quercus robur* L. *Lactuca quercina* L. is a silvant-ruderant, scio-heliophyte, xeromesophyte, mesotroph and mesotherm.

Key words: *Lactuca quercina*, ontogeny, phytocenotic optimum, ecological niche.

Латук дубравный (*Lactuca quercina* L., *Lactuca chaixii* Vill.) – двулетнее травянистое растение до 150 см высотой из семейства Asteraceae. Корень клубневидный; стебель ветвистый, прямой, толстый, полый, голый. Прикорневые листья сужены в черешок, цельные или перистораздельные с крупной конечной яйцевидной долей, обратнойцевидные. Стеблевые листья сидячие, полустеблеобъемлющие, со стреловидным основанием, цельные (var. *integrifolia*), по краю зубчатые или почти цельнокрайние, продолговато-эллиптические, верхние – уменьшенные, ланцетные или линейные. Корзинки в узкой щитковидной метёлке, содержат около 10 желтых цветков, цилиндрические, при плодах 10-13 мм высотой, с трёх-четырёхрядной оберткой. Семянки от 4 до 5 мм длиной и 1,25 мм шириной, продолговато-эллиптические, уплощённые, угольно-чёрные с очень тонким носиком до 2,5 мм длиной. Цветет в июле – августе. Размножение семенное. Устойчив к умеренной антропогенной нагрузке. Число хромосом $2n = 18$ (Красная книга..., 2017).

В отличие от латука компасного (*L. serriola* L.), вида, близкого к объекту исследования, у латука дубравного стебли в нижней части и листья снизу по главной жилке без жёстких щетинок, семянки чёрные, а не серые, листья сизые и никогда не располагаются вертикально (Кирпичников, 1964; Bhellum, Singh, 2015; Красная книга..., 2017). *Lactuca quercina* L. произрастает в разреженных чистых дубняках и избегает задернения. В Самарской области встречается в окрестностях Могутовой горы и в Красносамарском лесном массиве и охраняется под статусом 1 – вид, находящийся под угрозой исчезновения. В других Красных книгах на территории России не указан. Ареал охватывает Скандинавию, Среднюю и Восточную Европу, Кавказ, Средиземноморье (Красная книга..., 2017).

Четыре ценопопуляции *Lactuca quercina* L. в Красносамарском лесном массиве и одна в черте г. Самара (возле д. 9 по ул. Гагарина) исследовались нами в июле в 2021 и в 2022 годах. Для определения фитоценологических условий в местах произрастания вида закладывались регулярным способом учётные площадки (1×1 м), на которых проводилось общее геоботаническое описание согласно

методическим рекомендациям Н. М. Матвеева (2006). В рамках оценки виталитета определялись наличие цветения, толщина стебля на уровне корневой шейки в миллиметрах, высота стебля, а также длина, ширина листьев в сантиметрах линейкой и их число.

Описание онтогенеза *Lactuca quercina* L. Латук дубравный – стержнекорневой травянистый двулетник, относящийся к моноподиальной розеточной модели побегообразования. Гемикриптофит. Рассмотрим онтогенез изучаемого нами растения (табл. 1).

Таблица 1

Морфометрические показатели возрастных состояний *Lactuca quercina* L.

Возрастное состояние	j	im	v	g ₁	g ₂
Высота	–	26,3±0,9	59,5±2,9	94,0±6,2	130,4±4,8
Число листьев, шт	5,1±0,3	9,8±0,3	22,0±3,1	23,6±1,2	32,2±1,4
Длина листьев, см	18,3±0,8	13,3±1,5	4,7±1,1	4,2±0,4	4,3±0,3
Ширина листьев, см	5,1±0,2	6,4±0,3	2,7±0,4	1,5±0,1	1,4±0,1
Толщина стебля у корневой шейки, мм	–	7,2±0,5	6,3±0,3	6,6±0,3	8,5±0,3
Общее число корзинок, шт	–	–	–	7,1±0,8	24,9±3,5

Плод – паракарпная односемянная, невскрывающаяся семянка, продолговато-эллиптическая, уплощённая, почти угольно-чёрная, с каждой стороны с (2)3-5-ю заметно выступающими продольными ребрышками, верхушка семянки оттянута в чёрную, очень тонкую носиковидную часть, достигающую около 2,5 мм длиной и заканчивающуюся светлым диском, несущим хохолок; он состоит из чрезвычайно тонких белых волосков, шелковистых, почти гладких (при сильном увеличении видно, что они слегка зазубрены), очень легко поодиночке опадающих, 5-6 мм длиной.

Проростки (рис. 1А). Прорастание семян латука дубравного надземное. Проростки – это розеточные небольшие растения с двумя семядольными листьями на длинных черешках, овальной формы, 5-7 мм длиной, 2-3 мм шириной. Первый ассимилирующий лист простой, имеет округлую листовую пластинку с цельным краем. Длина листа $1,6 \pm 0,2$ см, ширина – $0,4 \pm 0,1$ см. Корневая система стержневая. Продолжительность онтогенетического состояния около двух недель.

Ювенильные растения (рис. 1Б) розеточные. Семядольные листья отмирают. Имеется $5,1 \pm 0,3$ листов ювенильного типа. Листья простые, обратнойцевидные, цельные или струговидные, с цельным или мелкозубчатым краем на черешках длиной от $5,0 \pm 0,3$ см. Длина листовой пластинки $13,5 \pm 0,6$ см, ширина – $5,1 \pm 0,2$ см. Корневая система стержневая. Через 1,5-2 месяца вегетации наблюдается отмирание всех листьев с сохранением живой корневой системы и тогда растение перезимовывает в ювенильном состоянии. Продолжительность онтогенетического состояния – несколько месяцев.

Имматурные растения (рис. 2А) вначале представлены розеточным побегом с $4,7 \pm 0,3$ листьями, а затем образуют один моноподиально нарастающий побег высотой $26,3 \pm 0,9$ см. Нижние листья простые, обратнойцевидные, цельные или струговидные с зубчатым, реже цельным краем, имеют черешок длиной $6,4 \pm 0,5$ см. Верхние листья без черешка, простые, обратнойцевидные, у основания не

рассечённые, полустеблеобъемлющие, с шиповато-зубчатым краем. Длина листа $13,3 \pm 1,5$ см, ширина – $6,4 \pm 0,3$ см. Количество листьев на стебле $9,8 \pm 0,3$. Первые розеточные вегетативные листья начинают отмирать через месяц после начала вегетации. Толщина стебля у корневой шейки $7,2 \pm 0,5$ мм. Корневая система стержневая. Продолжительность онтогенетического состояния – от 2 до 3 месяцев.



А

Б

Рис. 1. Возрастные состояния *Lactuca quercina* L.:
А – проросток, Б – ювенильное растение

Виргинильные растения (рис. 2Б) высотой $59,5 \pm 2,9$ см. Надземная часть представлена удлинённым побегом с моноподиальным нарастанием. Нижние живые листья сидячие, простые, цельнокрайние, продолговато эллиптические, средние – сидячие, простые, цельнокрайние, узкояйцевидные, полустеблеобъемлющие, со стреловидным основанием, верхние – уменьшенные, ланцетные или линейные. Длина листа $4,7 \pm 1,1$ см, ширина – $2,7 \pm 0,4$ см. Количество листьев на стебле – $22,0 \pm 3,1$. Толщина стебля у корневой шейки $6,3 \pm 0,3$ мм.



А

Б

Рис. 2. Возрастные состояния *Lactuca quercina* L.:
А – имматурное растение, Б – виргинильное растение

Молодые генеративные растения (рис. 3А) высотой $94,0 \pm 6,2$ см, имеют 1 в верхней части разветвлённый побег. Нижние листья сидячие, простые, цельнокрайние, продолговато-эллиптические, средние – сидячие, простые, цельнокрайние, узкояйцевидные, полустеблеобъемлющие, со стреловидным основанием, верхние – уменьшенные, ланцетные или линейные. Длина листа $4,2 \pm 0,4$ см, ширина – $1,5 \pm 0,1$ см. Количество листьев $23,6 \pm 1,2$. Общее число корзинок $7,1 \pm 0,8$. Толщина стебля у корневой шейки $6,6 \pm 0,3$ мм. Это растение второго года жизни, цветёт в июле. Корневая система стержневая. Средневозрастные генеративные растения (рис. 3Б) высотой $130,4 \pm 4,8$ см (максимально до 201 м). Длина листа $4,3 \pm 0,3$ см, ширина – $1,4 \pm 0,1$ см. Количество листьев на всё растение $32,2 \pm 1,4$. Форма листьев такая же, как у молодых генеративных растений. Общее число корзинок $24,9 \pm 3,5$. Толщина стебля у корневой шейки – $8,5 \pm 0,3$ мм. Это растение также второго года жизни, цветёт в июле – августе.

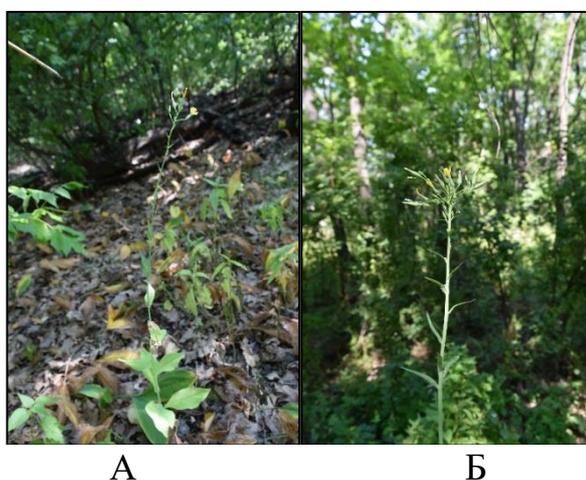


Рис. 3. Возрастные состояния *Lactuca quercina* L.:

А – молодое генеративное растение, Б – средневозрастное генеративное растение

Онтогенетическая структура выявленных ценопопуляций *Lactuca quercina* L. в Самарской области. В результате оценки онтогенетической структуры ценопопуляций *Lactuca quercina* L. мы выяснили, что все ценопопуляции являются нормальными неполночленными по Т. А. Работнову, так как в них присутствуют особи прегенеративного и генеративного состояния (в ценопопуляции № 5 найдены особи только генеративного состояния, что, вероятно, связано с более поздним временем её исследования) (рис. 4).

Также, после расчёта индекса возрастности ($I_{\text{воз}}$) по А. А. Уранову и средней энергетической эффективности (ω) по Л. А. Животовскому стало известно, что ценопопуляции № 2 и № 4 являются «молодыми», № 1 и № 3 – «зреющими», а № 5 – «зрелой» (рис. 5).

Для более точных результатов необходимо в случае с двулетним видом проводить исследования не менее двух раз в год, т.к. ювенильные особи скорее всего к моменту цветения генеративных могут быть в состоянии покоя, но уже

сейчас можно предварительно сделать вывод о том, что популяция № 5 в городе Самара более старая, чем в Красносамарском лесном массиве, где нет преград для расселения особей в охраняемом лесном массиве, в отличие от густонаселённого района города Самары.

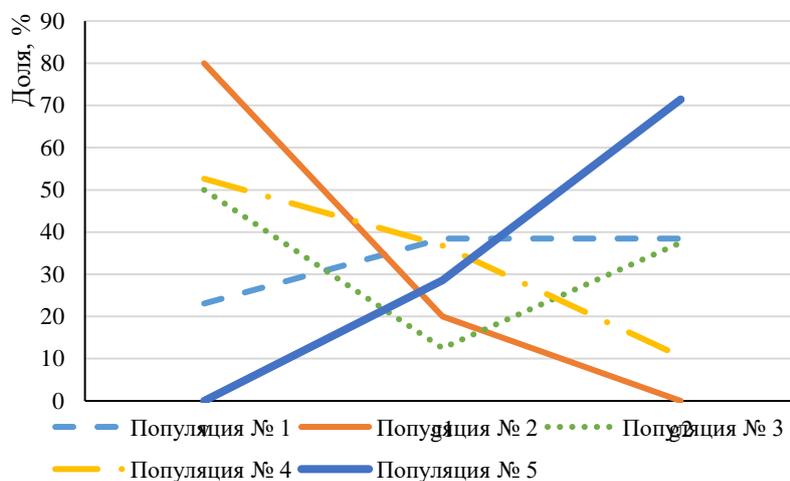


Рис. 4. Возрастные спектры ценопопуляций *Lactuca quercina* L.

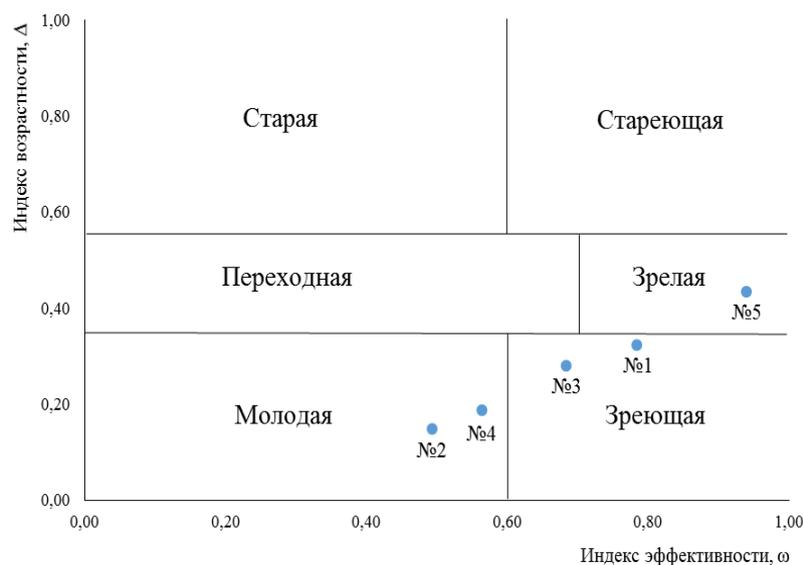


Рис. 5. Типы ценопопуляций *Lactuca quercina* L.

Оценка экологических факторов в сообществах с участием *Lactuca quercina* L Результаты анализа почвенных образцов в сообществах с участием *Lactuca quercina* L. показали следующее (табл. 2). В условиях Красносамарского лесного массива Латук дубравный произрастает на легкосупесчаной, супесчаной или легкосуглинистой, близкой к нейтральной ($pH = 6,80-7,24$) почве с содержанием хлоридов меньше 0,1 мг/100 мл, сульфатов – меньше 0,5 мг/100 мл, ионов кальция – от 0,5 до 10 мг/100 мл, гумуса от 2,49 до 6,78%, с мощностью подстилки от 2,0 до 2,5 см и её покрытием от 80 до 90%.

В условиях г. Самара Латук дубравный произрастает на среднесуглинистой, щелочной ($pH = 8,08$) почве с содержанием хлоридов 1 мг/100 мл, сульфатов –

меньше 0,5 мг/100 мл, ионов кальция – 5 мг/100 мл, гумуса 3,96%, с мощностью подстилки 1 см и её покрытием в 30%.

С учётом данных по численности и виталитету можно выявить наиболее благоприятные эдафические условия на пробных площадях № 1, № 4 и № 5. Следовательно, биотоп данного сообщества наиболее близок к фитоценоотическому оптимуму Латука дубравного, и можно сказать, что для *Lactuca quercina* L. в Красносамарском лесном массиве наиболее благоприятны по гранулометрическому составу лёгкие супеси или лёгкие суглинки, реакция раствора 6,97-7,24 (близкая к нейтральной), содержание ионов кальция около 1-9 мг/100 мл и содержание гумуса 3,07-6,78% (табл. 2).

Таблица 2

Результаты анализа почвенных образцов в сообществах с участием *Lactuca quercina* L.

Характеристика	Пробная площадь № 1	Пробная площадь № 2	Пробная площадь № 3	Пробная площадь № 4	Пробная площадь № 5
Гранулометрический состав	Лёгкая супесь	Лёгкая супесь	Супесь	Легкий суглинок	Средний суглинок
pH почвенного раствора	6,97	7,10	6,80	7,24	8,08
Проба на Cl ⁻ , мг/100 мл	отсутствует	отсутствует	<0,1	<0,1	1
Проба на SO ₄ ²⁻ , мг/100 мл	отсутствует	отсутствует	<0,5	<0,5	<0,5
Проба на Ca ²⁺ , мг/100 мл	9	10	0,5	1	5
Определение содержания гумуса, %	6,78	5,52	2,49	3,07	3,96
Мощность подстилки, см	2,5	2,0	2,0	2,0	1,0
Покрытие почвы подстилкой, %	90	90	80	90	30

Проведя общее геоботаническое описание сообществ с участием Латука дубравного, мы выяснили, что объект нашего исследования на территории Красносамарского лесного массива произрастает в чернокленовой дубраве, дубово-липовом и вязово-дубовом сообществах, с сомкнутостью 0,5-0,7, с общим проективным покрытием травостоя 26-55%, с полуосветлённым световым режимом, с общим числом кустарников 4-8 и травянистых растений 21-40, с доминированием *Carex supina* Willd. ex Wahlenb., *Convallaria majalis* L., *Galium aparine* L., *Poa angustifolia* L. (табл. 3).

На территории г. Самара Латук дубравный обитает в московскотополево-пенсильванской сенево-ясенелистнокленовом сообществе, с сомкнутостью 0,5, с общим проективным покрытием травостоя 53%, с полуосветлённым световым режимом, с общим числом кустарников 4 и травянистых растений 16, с

доминированием *Lactuca quercina* L. (табл. 3).

Почва на пробной площади № 5 в городе Самара по сравнению с таковой в Красносамарском лесном массиве является более тяжёлой по гранулометрическому составу (средний суглинок), более щёлочной ($pH = 8,08$), с небольшим превышением содержания хлоридов (1 мг/100 мл), с меньшей мощностью подстилки и существенно меньшим её покрытием.

Таблица 3

Характеристика фитоценологических условий в сообществах с участием *Lactuca quercina* L.

Характеристика	Пробная площадь № 1	Пробная площадь № 2	Пробная площадь № 3	Пробная площадь № 4	Пробная площадь № 5
Сомкнутость древостоя	0,6	0,7	0,5	0,5	0,5
Общее проективное покрытие травостоя, %	20	50	40	50	60
Световое состояние	полу-осветлённое	полу-осветлённое	полу-осветлённое	полу-осветлённое	полу-осветлённое
Состав древостоя	9Дч1Кт, ед. Лс, Кя	8Лс2Дч+Кт	5Лс5Дч	8Дч2Вш+Бп	6Кя3Яп1Тм
Общее число видов кустарников	8	5	4	5	4
Общее число травянистых растений	32	21	26	40	16
Доминирующие виды травянистых растений и их проективное покрытие, %	<i>Carex supina</i> Willd. ex Wahlenb. (11,2), <i>Convallaria majalis</i> L. (6,9), <i>Urtica dioica</i> L. (1,6)	<i>Convallaria majalis</i> L. (5,2), <i>Fallopia convolvulus</i> (L.) Á. Löve (4,0), <i>Chelidonium majus</i> L. (3,5)	<i>Galium aparine</i> L. (11,5), <i>Carex supina</i> Willd. ex Wahlenb. (10,1), <i>Torilis japonica</i> (Houtt.) DC. (4,6)	<i>Poa angustifolia</i> L. (10,6), <i>Chelidonium majus</i> L. (5,5), <i>Dactylis glomerata</i> L. (3,2)	<i>Lactuca quercina</i> L. (14,7), <i>Campanula bonniensis</i> L. (8,9), <i>Saponaria officinalis</i> L. (7,5)

Отметим, что для травянистых растений вообще экологические условия на пробной площади № 4 более благоприятны, чем на остальных пробных площадях. Это может быть связано с более контрастными условиями произрастания, благоприятными для большего числа видов растений.

Также с учётом данных по виталитету и численности Латука дубравного, можно предположить, что фитоценологический оптимум *Lactuca quercina* L. в Красносамарском лесном массиве находится в сообществе с сомкнутостью древостоя 0,5-0,6, полуосветлённым световым состоянием, общим проективным покрытием травостоя 35% и преобладанием в составе древостоя *Quercus*

robur L.

Рассмотрим результаты изучения травостоя в сообществах с участием Латука дубравного. Выявлено, что на пробной площади № 1 произрастает 32 вида сосудистых растений с преобладанием *Carex supina* Willd. ex Wahlenb. (11,2), *Convallaria majalis* L. (6,9), *Urtica dioica* L. (1,6) (приложение А, таблица А.1), на площади № 2 – 21 вид с преобладанием *Convallaria majalis* L. (5,2), *Fallopia convolvulus* (L.) Á. Löve (4,0), *Chelidonium majus* L. (3,5) (приложение А, таблица А.2), на площади №3 – 26 видов с преобладанием *Galium aparine* L. (11,5), *Carex supina* Willd. ex Wahlenb. (10,1), *Torilis japonica* (Houtt.) DC. (4,6), на площади №4 – 40 видов с преобладанием *Poa angustifolia* L. (10,6), *Chelidonium majus* L. (5,5), *Dactylis glomerata* L. (3,2), на площади № 5 – 16 видов с преобладанием *Lactuca quercina* L. (14,7), *Campanula bononiensis* L. (8,9), *Saponaria officinalis* L. (7,5).

Рассчитав по методике Н. М. Матвеева (2006) градацию экологических факторов, мы получили, что *Lactuca quercina* L. произрастает на среднебогатых, суховатых, свежеватых и свежих почвах, в полуосветлённых и полутеневых умеренных и умеренно холодных условиях. С учётом данных по виталитету и численности Латука дубравного, мы выяснили, что он предпочитает произрастать в сообществах с полуосветлённым световым режимом, на свежеватых среднебогатых почвах и в умеренном климате (рис. 6).

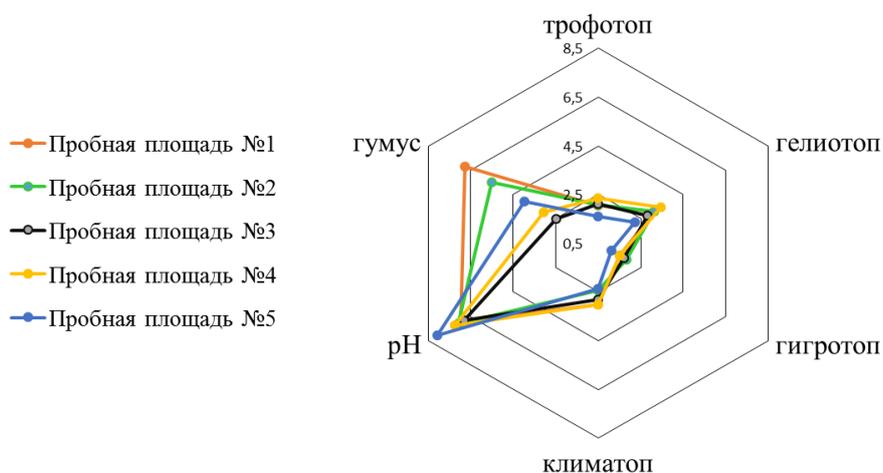


Рис. 6. Экологическая ниша *Lactuca quercina* L.

Таким образом, по фитоценологическому оптимуму при произрастании в дубравах на территории Самарской области *Lactuca quercina* L. является сциогелиофитом, ксеромезофитом, мезотрофом и мезотермом. Сравнивая с литературными данными (Матвеев, 2006), можно отметить расхождение в трофоморфе – в нашем исследовании латук предпочитает менее плодородные почвы.

Определим ценоморфу *Lactuca quercina* L. Для этого нужно подробно охарактеризовать его местообитание. Поскольку данный вид встречается в разреженном лесном фитоценозе (сомкнутость не выше 0,7) с суммарным проективным покрытием травостоя не выше 60, с активной деятельностью

кабанов, расположенном на склоне с определённой почвенной эрозией, сдуванием подстилки и пр., можно предположить, что Латук дубравный является по ценоморфе силвантом-рудерантом (SilRu).

ПРИМЕЧАНИЯ

Кирпичников М. Э. Род 1654. Латук, Салат – *Lactuca L.* // Флора СССР. Т. XXIX / под ред. В. Л. Комарова. М.; Л.: Наука, 1964. С. 274–317.

Красная книга Самарской области. Т. 1. Редкие виды растений и грибов / под ред. С. А. Сенатора и С. В. Саксонова. Самара: Издательство Самарской государственной областной академии (Наяновой), 2017. 284 с.

Матвеев Н. М. Биоэкологический анализ флоры и растительности (на примере лесостепной и степной зоны): учебное пособие. Самара: Самарский университет, 2006. 311 с.

Bhellum B. L., Singh B. Taxonomic novelties of the genus *Lactuca L.* in Jammu and Kashmir (India): diversity, phenology and distribution // Current Life Sciences. 2015. Vol. 1. №. 3. P. 93–102.

УДК 574.34

*Гудовских Ю. В., Бушуева Ю. О., Егошина Т. Л., Лугинина Е. А.,
Сорокина А. А., Ярославцев А. В.*
ВНИИ Охотничьего хозяйства и звероводства
имени проф. Б. М. Житкова
г. Киров, Россия

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS L.* НА СКЛОНАХ НАДПОЙМЕННЫХ ТЕРРАС Р. ВЯТКА

В регионе исследований изучено 7 ценопопуляций *Cypridium calceolus L.*, произрастающих на склонах надпойменных террас коренного берега р. Вятка в антропогенно-преобразованных сообществах южно-таёжной подзоны Кировской области. Выявлены эколого-ценотические особенности местообитаний вида в рассматриваемом фрагменте ценоареала. Определена динамика численность вида в ценопопуляциях вида за период с 2021 по 2023 гг.

Ключевые слова: ценопопуляция, *Cypridium calceolus L.*, редкий вид, Красная книга, Кировская область, река Вятка, антропогенно-преобразованные территории, численность.

*Gudovskikh Yu. V., Bushueva Yu. O., Egoshina T. L., Luginina E. A.,
Sorokina A. A., Yaroslavtsev A. V.*
Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming
Kirov, Russia

POPULATION DYNAMICS OF *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* L. ON THE SLOPES OF THE ABOVE-FLOODPLAIN TERRACES OF THE VYATKA RIVER

In the research region, 7 cenopopulations of *Cypripedium calceolus* L. growing on the slopes of the above-floodplain terraces of the indigenous bank of the Vyatka River in anthropogenically transformed communities of the South taiga subzone of the Kirov region were studied. The ecological and cenotic features of the species' habitats in the considered fragment of the cenoareal are revealed. The dynamics of the number of species in the cenopopulations of the species for the period from 2021 to 2023 has been determined.

Key words: cenopopulation, *Cypripedium calceolus* L., rare species, Red Book, Kirov region, Vyatka River, anthropogenically transformed territories, ontogenetic spectra, abundance.

Cypripedium calceolus L. (Венерин башмачок настоящий) – многолетнее травянистое короткостебельное поликарпическое растение неяснопозиционной биоморфы (Денисова, Вахрамеева, 1978; Kull, 1999). Жизненная форма по классификации К. Раункиера – криптофит.

C. calceolus произрастает по всей лесной зоне Европейской и азиатской частей России, а также на Кавказе, в Крыму, на Дальнем Востоке, в странах Западной Европы, Малой Азии, Монголии, Китае, Японии. Приурочен к разреженным хвойно-лиственным, лиственным и реже хвойным лесам, опушкам, облесенным склонам, лесным полянам с разреженным древесным ярусом (Ефимов, 2010; Вахрамеева, Варлыгина, Татаренко, 2014).

В Кировской области известны более 50 местообитаний вида (Егорова, Егошина, 2018; Егорова, Сулейманова, Егошина, 2020). Вид охраняется в пределах территории ГПЗ «Нургуш» (Тарасова, 2007), взят под охрану и в других памятниках природы региона. *C. calceolus* занесен в Красную книгу РФ (2008) (Категория редкости – 3б), Кировской области (2014) (III категория статуса редкости), также включен в Красные книги ряда регионов Российской Федерации и имеет международный статус охраны: включен в перечень IUCN Red List Category (Europe) со статусом Least concern, LC (Вызывающие наименьшие опасения) и в списки охраняемых видов Бернской конвенции и Конвенции СИТЕС (Rankou, Bilz, 2014).

В Кировской области имеющиеся сведения о состоянии вида недостаточны для разработки и организации эффективных мероприятий по сохранению вида (Чиркова и др., 2011). В условиях южно-таёжной подзоны также изучены эколого-ценотические особенности представителей сем. *Orchidaceae* Juss. (Bushueva et al., 2021; Бушуева и др., 2022).

Цель данного исследования состояла в изучении демографических параметров вида *C. calceolus* на склонах надпойменных террас р. Вятка в условиях южно-таёжной подзоны Кировской области.

Материалы и методы

Объектами исследований являлись 7 ценопопуляций (ЦП) *Cypripedium calceolus* L., изученные в подзоне южной тайги (Слободской район Кировской области, окр. д. Успенское и д. Бакули) в вегетационные сезоны 2021-2023 гг.

Учёт демографических параметров проводили в период цветения *C. calceolus*: конец мая – начало июня. В работе использовали общепринятые геоботанические методы (Методы изучения растительных сообществ, 2002). Краткая фитоценотическая характеристика местообитаний *C. calceolus* приведена в таблице 1. В качестве счётной единицы использовали надземный парциальный побег. Названия видов приведены в соответствии с базой данных The Plant List (<http://www.theplantlist.org/>).

Статистическая обработка данных выполнена в соответствии с общепринятыми методами (Ивантер, Коросов, 2011).

Результаты и их обсуждение

Исследуемые ценопопуляции *C. calceolus* занимают верхние и средние притеррасные склоны коренного берега р. Вятка и произрастают на дерново-карбонатных почвах с проточным режимом увлажнения.

Местообитания башмачка представлены лесными сообществами: преимущественно хвойными (пихтовыми, еловыми и сосновыми) и смешанными лесами (елово-пихтовыми, сосново-еловыми и елово-сосновыми) различного возраста (от 25 до 80 лет). Вид в исследуемых условиях предпочитает тенистые участки леса (полуоткрытые парцеллы лесных сообществ), формируя небольшие куртины под пологом подроста и подлеска, избегая как открытые, хорошо прогреваемые солнцем пространства, так и густосомкнутый древостой и подлесок.

Изученные сообщества формируются в различных условиях антропогенной нарушенности (слабой – рекреации, выраженной в сборе дикоросов, пеших троп и значительной, представленной антропогенно-нарушенными участками, формирующимися на обнажениях известковых пород старого отработанного карьера, вблизи биатлонных трасс, после пожаров) (табл. 1).

Изученные сообщества формируются в различных условиях антропогенной нарушенности (слабой – рекреации, выраженной в сборе дикоросов, пеших троп и значительной, представленной антропогенно-нарушенными участками, формирующимися на обнажениях известковых пород старого отработанного карьера, вблизи биатлонных трасс, после пожаров) (табл. 1).

Древесный ярус темнохвойных и смешанных лесов сформирован преимущественно *Picea obovata* и *Abies sibirica*, реже – *Pinus sylvestris* невысокой степени сомкнутости (0,2-0,6). В подросте встречаются пихта сибирская (*A. sibirica* Ledeb.), ель сибирская (*P. obovata* Ledeb.), реже – осина (*Populus tremula* L.), достигающие в высоту до 10 м.

Таблица 1

Фитоценотическая характеристика местообитаний *C. calceolus*

№ ЦП	Тип фитоценоза	Местообитание	Географическое положение, координаты	Древостой			Травяно-кустарничковый ярус		Тип антропогенного воздействия
				Состав	Сомкнутость крон	Возраст, лет	Общее ПП*, %	Доля вида в сложении, %	
1	Елово-пихтовый зеленомошно-костянично-травяный лес	Окр. с. Успенское, вершина крутого склона юго-западной экспозиции 2 надпойменной террасы р. Вятка	N 58°40.798 E 50.009.658 h=191 м.	7Е2П	0,3	40-50 лет, ед. – 80	25	30	Пожар 30-летней давности, в 2022 году – рубка ухода
2	Елово-пихтовый зеленомошный лес	Окр. д. Успенское, вершина склона юго-восточной экспозиции 2 надпойменной террасы р. Вятка	N 58°040.816 E 50.009.908 h=238 м.	4Е6П	0,2	60-70	30	+	Старая тропа, следы очень старого пожара
2а	Пихтовый зеленомошно-мертвопокровный лес с примесью рябины	Окр. д. Успенское, вершина склона юго-восточной экспозиции 2 надпойменной террасы р. Вятка, окраина зарастающего поля	N 58°040.871 E 50.010.065 h=153 м.	1Е9П	0,6	70-80	30	10	Множественные следы пожаров
3	Еловый травяной лес	Окр. д. Бакули, вдоль пологого склона юго-восточной экспозиции 2 надпойменной террасы р. Вятка	N 58°041.145 E 50.011.123 h=185 м.	9Е1С	0,4	80	50	8	Множественные следы пожаров, тропы, вблизи сброс сточных вод
4	Сосново-еловый травяной лес с примесью пихты	Окр. д. Бакули, вдоль пологого склона юго-восточной экспозиции 2 надпойменной террасы р. Вятка	N 58°041.208 E 50.011.412 h=172 м.	6С3Е1П+Ос	0,5	40-50	60	15	Тропы
5	Сосновый травяной лес с примесью ивы козьей и березы	Окр. д. Бакули, холмы техногенного характера, образовавшиеся на известковых обнажениях 2 надпойменной террасы р. Вятка	N 58°041.272 E 50.011.183 h=180 м.	9С+ивы	0,3	30	35	20	Зарастающие отвалы отработанного известкового карьера, тропы, дороги
6А	Елово-сосновый разнотравно-зеленомошный лес	Окр. д. Бакули, крутые холмы техногенного характера, образовавшиеся на известковых обнажениях 2 надпойменной террасы р. Вятка	N 58°41.252 E 50.11.310 h=166 м.	5Е5С	0,2	30	50	+	Зарастающие отвалы отработанного известкового карьера, биатлонные трассы

Примечание: * – проективное покрытие, %

Видовой состав подлеска относительно богат и представлен *Sorbus aucuparia*, *Salix caprea*, *Frangula alnus*, *Daphne mezereum*, *Lonicera xylosteum*, *Viburnum opulus*, *Rosa majalis*, *Rhamnus cathartica*, *Ribes spicatum*, *Amelanchier spicata* и *Chamaecytisus ruthenicus*, достигающими в высоту в среднем до 2,5 м. Степень сомкнутости яруса кустарников варьирует значительно. Так, в средневозрастном сосняке с примесью ивы козьей и березы травяном (ЦП 5) и в елово-пихтовом зеленомошно-костянично-травяном лесу (ЦП 1) ярус подлеска разрежен, а в елово-сосновом разнотравно-зеленомошном лесу (ЦП 6А) характеризуется средней густотой.

Травяно-кустарничковый ярус различной степени общего проективного покрытия (от единичных пятен до почти сплошного, 60%) представлен, преимущественно, разнотравьем и типичными представителями бореальных лесов: *Solidago virgaurea*, *Ajuga reptans*, *Asarum europaeum*, *Lathyrus vernus*, *Maianthemum bifolium*, *Luzula pilosa*, *Linnaea borealis* и др. Следует отметить, что при полном доминировании злаков и разнотравья состояние вида ухудшается – доля участия вида в покрытии травянистого яруса демонстрирует тенденцию к снижению, а затем – практически полностью вытесняется из растительного сообщества. Это говорит о проявлении особенностей видов с эксплерентной составляющей эколого-ценотической стратегии в сообществе.

Мохово-лишайниковый покров в исследуемых сообществах слабо развит, либо несформирован (например, на участках на техноземе). Покрытие мхов не превышает 30% от общего напочвенного покрытия закладываемых площадей, за исключением ЦП 1, произрастающей на участке, где данный показатель достигает почти сплошного покрытия – 60%. Напочвенный покров сформирован, преимущественно, представителями зеленых мхов – *Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt. и *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch.

В исследуемых сообществах *C. calceolus* встречается единично, либо небольшими группами – куртинами, количество которых в фитоценозе варьирует от 1 до 7.

Общая численность вида в 2021 г. варьировала от 34 (ЦП 2А) до 216 (ЦП 5) побегов. В среднем численность генеративных особей *C. calceolus* в 2021 г. изменялась от 9 растений в пихтовом зеленомошно-мертвопокровном лесу с примесью рябины (ЦП 3) до 58 особей – в елово-сосновом разнотравно-зеленомошном лесу (ЦП 6а). Максимальным показателем численности вегетативных растений характеризовалась ЦП 5, описанная в сосновом травяном лесу с примесью ивы козьей и березы (159 ос.), наименьшим – в пихтовом зеленомошно-мертвопокровном лесу (ЦП 2а, 9 ос.) (рис. 1).

Иная картина наблюдалась в 2022 г.: численность побегов была в среднем в 1,5-2 раза выше, по сравнению с показателями 2021 и 2023 гг., и составила 251 ± 46 ос. Наибольшее общее число надземных побегов вида отмечено для ЦП 2а – 352, наименьшее – для ЦП 5 (97). В том числе численность генеративных побегов изменялась от 35 (ЦП 3 и 5) до 100 (ЦП 2а) побегов. Численность молодых и взрослых вегетативных растений была в 2-3 раза выше генеративных и варьировала от 60 (ЦП 2) до 265 (ЦП 4) побегов (рис. 2).

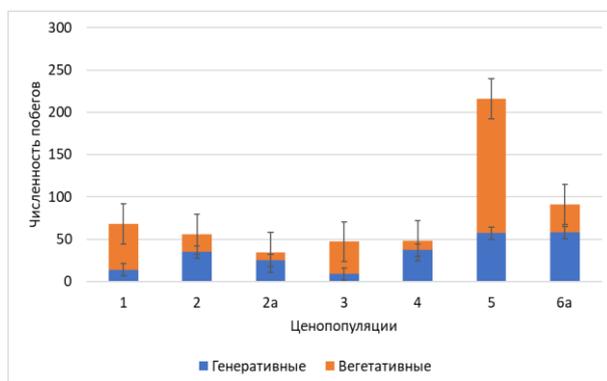


Рис. 1. Демографические параметры *C. calceolus* в исследуемых ЦП в 2021 г.

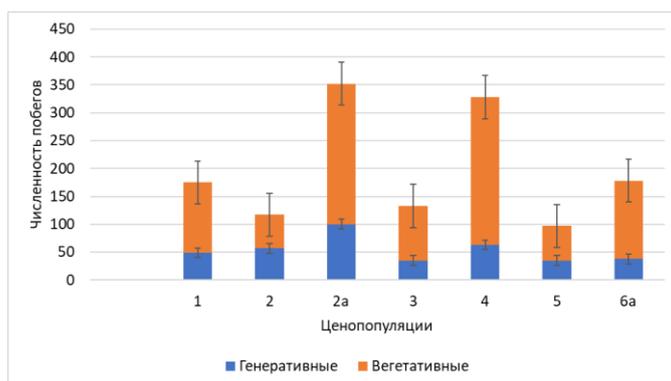


Рис. 2. Демографические параметры *C. calceolus* в исследуемых ЦП в 2022 г.

В 2023 г. максимальные показатели общей численности отмечены для ЦП 5, расположенной в сосновом травяном лесу с примесью ивы козьей и березы (321 побег), минимальные – для ЦП 2, описанной в елово-пихтовом зеленомошном лесу (41 побег). Численность генеративных растений изменялась от 18 (ЦП 3) до 140 (ЦП 4) побегов. Наибольшее количество вегетативных растений отмечено для ЦП 5 (242 побегов), наименьшее – для ЦП 6а (14 побегов) (рис. 3).

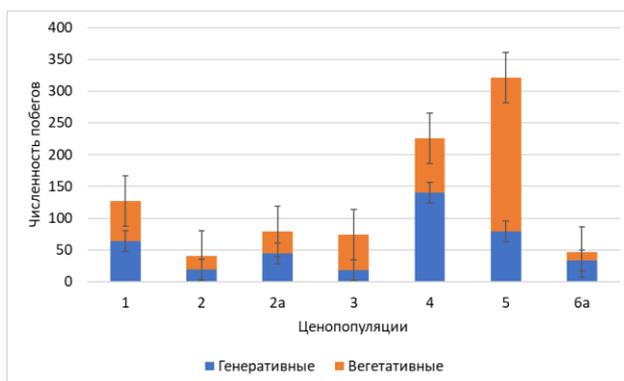


Рис. 3. Демографические параметры *C. calceolus* в исследуемых ЦП в 2023 г.

В исследуемых ЦП на протяжении учетного периода численность *C. calceolus* характеризовалась высокими показателями изменчивости (CV варьировал в диапазоне 78-100%).

Выводы

В условиях южно-таёжной подзоны *C. calceolus* приурочен к лесным сообществам, формирующимся на дерново-карбонатных почвах на склонах

надпойменных террас р. Вятка, с преобладанием в древесном пологе *Picea obovata*, *Pinus sylvestris* и *Abies sibirica* невысокой степени сомкнутости и невысоким проективным покрытием травянистого яруса. Все изученные ЦП произрастают в различных условиях антропогенной нарушенности.

Численность вида за рассматриваемый период значительно варьирует от 34 до 352 особей в зависимости от эколого-ценотических параметров местообитаний в исследуемом фрагменте ценоареала. Максимальных значений данный показатель достигает в условиях пихтового зеленомошно-мертвопокровного леса с примесью рябины (в 2022 г.), минимален – в елово-пихтовом зеленомошном лесу (в 2023 г.).

ПРИМЕЧАНИЯ

Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М.: Тов. науч. изд. КМК, 2014. 437 с.

Денисова Л. В., Вахрамеева М. Г. Род башмачок (венерин башмачок) – *Cypripedium* L. // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во Московского университета, 1978. Вып. 4. С. 62–70.

Егорова Н. Ю., Егошина Т. Л. Новые местонахождения редких и нуждающихся в охране сосудистых растений выработанных торфяных месторождений (Кировская область) // Самарский научный вестник. 2018. Т. 7. № 3 (24). С. 35–41.

Егорова Н. Ю., Сулейманова В. Н., Егошина Т. Л. Динамика демографической структуры ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*) в долине реки Вятка // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. 2020. № 2. С. 51–59.

Ефимов П. Г. Сохранение Орхидных (*Orchidaceae* Juss.) как одна из задач охраны биоразнообразия // Биосфера. 2010. Т. 2. № 1. С. 50–58.

Железная Е. Л. Особенности популяционной биологии некоторых видов орхидных в разных типах фитоценозов (на примере Московской и Брянской областей): автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 20 с.

Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию: учеб. пособие. Петрозаводск: Изд-во Петр-ГУ, 2011. 302 с.

Красная книга Кировской области: Животные, растения, грибы. 2-е изд. Киров: Кировская областная типография, 2014. 336 с.

Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы). М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 855 с.

Марков М. В., Тихомирова Е. Д. Оценка состояния популяции редкой уязвимой орхидеи башмачка настоящего в Старицком районе Тверской области // Вестник Тверского государственного университета. Сер. «География и геоэкология». 2016. № 2. С. 176–192.

Методы изучения лесных сообществ / Е. Андреева, И. Баккал, В. Горшков, И. Лянгузова, Е. Мазная, В. Нешатаев, В. Нешатаева, И. Ставрова, В. Ярмишко, М. Ярмишко. СПб.: НИИХимии, 2002. 240 с.

Особенности восстановления нарушенных фитоценозов на севере Республики Коми / Ю. Бушуева, Т. Егошина, Ю. Гудовских, А. Ярославцев, Е. Лугинина // Лесной вестник. 2022. Т. 26. № 6. С. 24–32.

Состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* L. (*Orchidaceae*) в Брянской области / М. Горнова, О. Евстигнеев, А. Горнов, Е. Ручинская // Бюллетень Брянского отделения РБО. 2018. № 4. С. 19–29

The Plant List. База данных. London: Royal Botanic Gardens, Kew; St. Louis: Missouri Botanical Garden URL: <http://www.theplantlist.org/> (дата обращения: 1.02.2024).

Тарасова Е. М. Флора Вятского края. Ч. 1. Сосудистые растения. Киров: Кировская областная типография, 2007. 440 с.

Эколого-фитоценологическая и демографическая характеристика ценопопуляций *Cypripedium calceolus* (*Orchidaceae*) в условиях южнотаежных лесов Кировской области / Н. Чиркова, В. Сулейманова, Т. Егошина, Е. Лугинина // Вестник ТвГУ. 2011. Серия: Биология и экология (24). С. 117–126.

Ecological and biological aspects of *Dactylorhiza maculata* (L.) Soo coenopopulations in northern taiga conditions / Yu. Bushueva, Yu. Gudovskikh, T. Egoshina, E. Luginina, A. Yaroslavtsev // International scientific and practical conference «Ensuring sustainable development: agriculture, ecology and earth science». London: IOP Publishing Ltd, 2022. P. 12–120.

Kull T. *Cypripedium calceolus* L. // Journal of Ecology. Biological flora of the British Isles. 1999. № 87. P. 913–924.

Rankou H., Bilz M. *Cypripedium calceolus*, Lady's Slipper Orchid. The IUCN Red List of Threatened Species 2014.

Ziegenspeck H. *Orchidaceae* Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart. 1936. № 4. P. 2–550.

УДК 58.009

Давлатов Абдулло

*Институт ботаники, физиологии и генетики Национальной Академии наук
Таджикистана, Таджикский национальный университет
г. Душанбе, Таджикистан*

О СОСТОЯНИИ ПОПУЛЯЦИИ БИОТЫ ВОСТОЧНОГО – *BIOTA ORIENTALIS* ENDL. В РЕЗЕРВАТЕ «РАМИТ» ЮЖНОГО СКЛОНА ГИССАРСКОГО ХРЕБТА

В статье приведена информация о состоянии популяции вечнозеленого дерева – *Biota orientalis*. Сейчас интенсивность влияния на окружающую среду настолько увеличилась, что представляет множество серьезных проблем, а вопрос всестороннего изучения использования и сохранения природных

ресурсов стал одной из серьезных проблем всего мира в том числе Республики Таджикистан.

В некоторых горных насаждениях, доступных для человека, из-за частых вырубок, стволы биоты встречается совсем мало, поэтому садоводы пытаются расширить возделывания вечнозелёного растения в садах и парках многих городах республики.

Ключевые слова: регион, почва, туя восточная, вид, садовые формы, селекция, климатическое условия, распространение, выращивание.

Abdulo Dovlatov
Institute of Botany, Plant Physiology and Genetics, National Academy of
Sciences of Tajikistan
Dushanbe, Tajikistan

ABOUT THE STATE OF THE POPULATION – *BIOTA ORIENTALIS* ENDL. IN THE «RAMIT», RESERVE, SOUTHERN SLOPE OF THE GISSAR RIDGE

The article describes the state of the population evergreen tree – *Biota orientalis*. Nowadays, the influence of intensive use on the environment has increased so much that it poses many serious problems, and the issue of a comprehensive study of the use and conservation of natural resources has become one of the serious problems of the whole world, including the Republic of Tajikistan.

In some mountain plantings, due to frequent cuttings, very few biota trunks are accessible to humans, so gardeners are trying to expand the cultivation of the evergreen plant in the gardens and parks of many cities of the republic.

Key words: region, soil, *Thuja orientalis*, species, garden forms, selection, climatic conditions, distribution, cultivation.

Биота восточная из семейства кипарисовых – Cupressaceae Gorn. описана К. Линнеем (Linnaeus, 1753). Род *Biota* содержит в себе 6 – видов. Из 6 видов рода – *B. orientalis* является единственным видом Азии, остальные встречаются в Америке. Азиатский вид *Biota orientalis* в начале был выделен в особую секцию рода *Thusa*-sect. *Biota* D. Don. В 1847 г. С. Эндлахер (Endlicher) описал как самостоятельный род *Biota* под названием биоты восточный – *B. orientalis*. Это растение чаще всего встречается в научной литературе (Кёппен, 1885; Липский, 1902; Комаров, 1934; Бутков, 1941; Варивцева, 1848; Закиров, 1956; Овчинников, 1957). Однако Е. Шпах (Spach, 1842) посчитав, что биота в Азии отличается от американских видов, выделил ее в особый род – *Platycladus* Spach. Им же для этого рода описаны два вида – *P. stricta* Spach., в синоним которого была отнесена *Thuja orientalis* L. с широким ареалом, и *P. doloibrata* Spach., обитающая в Японии.

Дж. А. Франко (Franco, 1949), руководствуясь чисто номенклатурными соображениями, переименовывает уже широко известный вид под названием

Biota orientalis в *Platycladus orientalis* (L.) Franco. Ему следуют и некоторые другие ботаники (Черепанов, 1973; Абдухамидов и Камелин, 1974).

В Таджикистане этот вид в диком виде известен из бассейна реки Каферниган, где встречается в рощице ущелья реки Сардаи Миёна (окрестности кишлака Коху) на высоте 1350 м. Биота – очень декоративные деревья. Кора тёмно-серая, пластинчатая. Молодые побеги, ветвящиеся под прямым углом, обе стороны облиственных веток почти одинаковые.



Рис. 1. Внешний вид *Biota orientalis*, в резервате «Рамит»

Чешуи шишек сначала грубо мясистые, позднее твердые, сухие, неправильно развивающейся при раскрытии, причём с наружной стороны несут загнутые вниз рожки, до 2-3 мм длины. Семена бескрылые, продолговато-яйцевидные. Листья ярко-зелёные, иногда с сизым налетом, с неплотно прижатыми, острыми концами, на молодых ветках плотно черепитчатые, с узкой смоляной, железкой на спинке. Колоски почти шаровидные. Шишки на коротких веточках, продолговато – яйцевидные, светло-бурово-лилового цвета с сизым налетом, состоят из 4-6 чешуй, расположенных перекрестно-парно, нижняя пара крупнее верхней и несёт по 1-2 семечки под каждой чешуей.

Биота восточная в горных естественных условиях имеет высоту до 7-8 м. Но в культуре встречается более высокие. По данным А. С. Королева (1955) в Канибадаме в северном Таджикистане деревья в возрасте около 700 лет достигают до 20 м и имеют диаметр ствола до 2 м. Кора старых стволов буровато-серая, пластинчатая. Веточки, располагающиеся в одной плоскости, голые, с обеих сторон одинаково облиственные. У всходов, которые можно наблюдать в питомнике (в природе они быстро погибают), две длинные семядоли, их верхняя сторона матовая, окрашена в сине-зеленый цвет, а нижняя блестящая, всегда ярко-зеленая. Первые листья располагаются в одной двучленной мутовке, последующие в четырёхчленной. Природные

произрастания биоты признаются многими исследователями только для Японии и Китая. Что касается Передней и Средней Азии, а также Закавказья, то здесь её считают натурализовавшейся и одичавшей. Однако это, видимо, не совсем соответствует действительности. На мазарах и около памятников биоту, несомненно, разводили, но растет она и в различных районах Памиро-Алая в диком виде.

Ф. П. Кёппен (1885), ссылаясь на Базе и Буассье, сообщает о дикорастущей биоте, встреченной к югу от Каспийского моря. Это же подтверждает и А. Гереман (Ghahreman, 1972). Целые массивы биоты отмечены в Иране на Южном склоне Эльбурса, на высоте 1300-2000 м, в поясе фисташки у можжевельника (Гребеншиков, 1974), а также в Закавказье, где она поселяется в трещинах известковых скал (Комаров, 1934).

На Памиро-Алае в культуре распространена очень широко, около мазоров достигает огромных размеров. В диком виде в районе исследования биота восточная растет по склонам единичными деревьями с диаметром стволов до 150 см (Давлатов, 2013). Тень биоты, который здесь был обнаружен, достигала в окружности 4 м. По словам местных жителей, такие же деревья росли в окрестностях кишлаков Явраз, Калтуч, Пайнау. Также в бассейне реки Кафирниган по скалам и каменистым склонам в окрестностях биотовой роши отмечены растения, свойственные контактной полосе широколиственных лесов и жестколистного ксерофильного редколесья. Здесь рядом с туркестанским кленом – *Acer turkestanicum* и экзохордой – *Exochorda alberti* растут по более каменистым участкам *Celtis caucasica*, *Amygdalus bucharica*, *Berberis heterobotrys*, *Rosa corymbifera*, *R. divina*, *R. ecae*, *Atrophaxis pyrifolia*; в травяном покрове отмечены *Prangos pabularia*, *Ziziphora pamiroalaica*, *Potentilla kulabensis*, *Poterium polygamum*, *Erysimum hierocifolium*, *Turritis glabra*, *Draba olgae*, *Thlaspi kotschyannum*, *Vicia kokanica*, *Astragalus jagnobicus*, *A. pauper*, *Veronica biloba*, *Filago vulgaris*, *Cousinia radians*, *Hordeum bulbosum*, *Bromus oxyodon*, *Tulipa lanata*, *Hypericum scabrum*, *Bromus japonicus* и многие эфемеры.

Другой интересной находкой является группа деревьев биоты на хребте Нуратоу в Самаркандской области (Пельц, 1917; Закиров и Бурьгин, 1956; Ли и Закиров, 1959). Все исследователи утверждают, что деревья здесь дикорастущие, старые, их возраст более 1000 лет. Самое крупное дерево достигает 34 м высоты и имеет крону до 18 м в диаметре. Не менее интересны сообщения В. И. Липского (1902), а также И. Т. Васильченко (1965), обнаруживших биоту на Западном Гиссаре, в бассейне реки Тупаланг, на высоте около 1200 м. Здесь произрастания биоты также приурочены к полосе контакта двух типов растительности – широколиственных лесов и шибляка. Среди растений, окружающих биоту, отмечены *Celtis caucasica*, *Acer pubescens*, *Amygdalus bucharica*, *Sageretia laetevirens*, *Colutea conencens*, *Rosa divina*, *Atraphaxis pyrifolia* и обилие в травяном покрове эфемеров и эфемероидов. Близкими к памироалайским является заросли дикорастущей биоты и на Хорасанских горах в Иране (Gauba, 1955). Здесь около 100 деревьев растут на высоте 1000 м по каменистым склонам среди смешанных светлых зарослей

деревьев и кустарников. Интересно в связи с этим, что в Северном Китае биота в диком виде сохранилась на скалистых склонах, покрытых маломощной почвой, т. е. в условиях, близких к условиям Памиро-Алая (Васильченко, 1965).

Нам представляется, что деревья, сохранившиеся до наших дней, являются остатками лесов из биоты, входивших некогда в состав тургайской флоры и покрывавших горы Средней Азии в том числе и Памиро-Алай. Биота восточная введена в культуру очень давно. Ею украшают парки и сады почти всех городов Южной Европы, Крыма, Кавказа и Средней Азии, не говоря уже о Китае. Особенно широко это дерево культивируют в Средней Азии и в том числе в Таджикистане.

При рассмотрении главнейших древесных и кустарниковых пород Таджикистана выяснилось, что многие из них неспецифичны в своих требованиях и отличаются широкой реакцией, благодаря которой легко приспосабливаются к различным условиям мест произрастания и, прежде всего, к влажности почвы. Обычно принято считать эти породы, как растущие на сухих горных склонах, типичными ксерофитами. Однако такой взгляд требует пересмотра по следующему соображению. Известно, что естественное возобновление биоты крайне недостаточно. Принято считать, что это следствие антропогенного фактора, т. е. выпаса скота, который уничтожает молодые всходы. Учитывая эту причину, нужно все же отметить природные факторы. Несмотря на большое плодоношение в прошлом году на всех участках биоты не наблюдаются всходы.

Если проанализировать это явление глубже, станет ясной причина плохой возобновляемости биоты. Всходы биоты в изреженных древостоях встречаются исключительно в окраинах кроны, нижние ветви которой лежат на земле. В этих местах встречаются не только всходы биоты, но и её спутников: барбариса – *Berberis*, шиповника – *Rosa*, ирга – *Cotoneaster*, а также жимолости – *Lonicera* и боярышника – *Crataegus* и др. Если деревья изреженные и пространство между отдельными деревьями покрыто дёрном из пырея – *Elytrigia trichophora* или типчака – *Festuca valesiana*, то всходов биоты на таких полянах не бывает. Если же древостой более густой и дёрна нет, то всходы биоты появляются на прогалинах около старых полусгнивших лежащих стволов или в понижениях рельефа – обрывочных промоинах. Такое расположение биотовых в следах вполне понятно, так как они образуются в местах, где происходит максимальное скопление снега. На окраинах крон слой его достигает толщины 1 м и более, в то время как под низко опущенной кроной, он не достигает более 10-20 см, то же самое и на открытых полянах, где снег сдувается ветром. Скапливается снег на полянах в углублениях рельефах, а также под защитой пней, колод и камней.

Всходы биоты как раз и появляются в местах скопления снега, где, следовательно, дольше задерживается высокая влажность почвы. В период прорастания семена биоты должны быть обеспечены влагой и теплом. Однако благоприятное сочетание этих двух факторов в горах случается не всегда. Поэтому и не каждый год появляются всходы. Даже если весной и были благоприятные условия для их появления, погода в начале лета может оказаться для них роковой,

и нередко к концу июня, когда верхние слои почвы просыхают, а молодой корень не успевает проникнуть до влажного горизонта, всходы гибнут.

Вывод о высокой требовательности биоты к влажности почвы подтверждается экспериментальными работами. В процессе использования разных методов посева семян мы добились получения всходов биоты. Посевы на открытых местах, производившиеся обычным способом, т. е. сухими семенами или шишками, независимо от срока (весна или осень), часто не давали всходов, а если всходы и появились, то они сразу же гибли. Это происходило несмотря на то, что отсутствовала конкуренция с травянистой растительностью. Посев производился на участке, с которого была удалена естественная дернина. Проводилась протирка семян с песком, предпосевная их обработка в кислотах и щелочах и обычные приемы стратификации в песке в ящиках, находившихся в теплом помещении или на открытом воздухе.

Собранные зимой или ранней весной шишечки были помещены в яму и залиты водой, а затем закрыты соломой и присыпаны землей. Эти шишечки оставались в яме до осени или до следующей весны. Осенние и весенние посевы семенами, отмытыми от мякоти шишек, давали хорошие результаты. Повторный осмотр мест, где проводили свои посевы, правда показал отсутствие живых растений, вместо которых были сплошные щёточки двухлетних сухих всходов. Они погибли вследствие засушливой весны. На открытых участках всходы биоты гибнут не только от недостатка влаги, но также и от низкой температуры.

Из сказанного ясно, что молодая биота является по меньшей мере теплолюбивым мезофитом. В дальнейшем, когда ее корни уходят глубоко в грунт, сухость верхних горизонтов почвы уже не определяет условий роста дерева. Взрослая биота переносит также и морозы до 20-25 °С. На постоянное место сеянцы высаживают в возрасте 3 или 4 лет, когда они достигают 1 м. Разводить биоту можно всюду на высоте от 600 до 1400 м, где имеются постоянные источники орошения.

Примечание. Таким образом, мы рассматривали этот хвойный реликт смешанных лесов, покрывавших во второй половине третичного периода возвышенные места в Средней Азии. Он принадлежит, вероятно, к той же генерации флоры, к которой относятся его спутники, названные выше. Однако у нас нет уверенности в том, к какому типу или формации следует присоединить биоту. Ясно одно, что она потеряла прежние связи и не приобрела новых в современной растительности.

Хозяйственное значение. В незрелых плодах содержится 8,4-17 мг, витамина С, в хвое – 59,1 мг. Биота обладает фитонцидными свойствами, может использоваться как декоративная порода, годная для изгородей, так как прекрасно поддается стрижке.

ПРИМЕЧАНИЯ

Абдухамидов Н. А., Камелин Р. В. О древесной и кустарниковой флоре Гиссаро-Дарваза // Распространение и природные запасы полезных растений Узбекистана. Ташкент: «Фана», 1974. С. 25–32.

- Бутков А. Я. Ephedraceae – хвойниковые; Cupressaceae – кипарисовые // Флора Узбекистана. Изд. Узб. фил. АН СССР. Ташкент. 1941. Т. 1. С. 48–54.
- Варивцева Е. А. О нахождении туи на склонах Гиссарского хребта // Сообщ. Таджский филиал АН СССР. М., 1948. Вып. 7. С. 16–24.
- Васильченко И. Т. Определитель всходов сорных растений. Л., 1965. 432 с.
- Гребенщиков О. С. О поясности растительного покрова в горах Средиземноморья в широтной полосе 35-40° с.ш. // Проблемы ботаники. Т. 12. Изд.: «Наука», Л., 1974. С. 56–68.
- Давлатов А. Анализ флоры бассейна реки Сорбо и Сардаи Миёна // Вестник Таджикского национального университета. Душанбе: «Сино», 2013. 1/3 (110). С. 183–196.
- Закиров К. З., Бурыгин В. А. О некоторых растительных реликтах Нуратинского хребта // Ботанический журнал. 1956. Т. 41. № 9. С. 78–86.
- Комаров В. Л. Голосемянные – Gymnospermae // Флора СССР. Т. 1. Изд. АН СССР. Л., 1934. 230 с.
- Королева А. С. Хвойные породы в Таджикистане и их значение в озеленении населённых мест // Изд. АН Тадж. ССР. Отд. естественных наук. Душанбе, 1955. Вып. 10. С. 42–47.
- Кёппен Ф. П. Географическое распространение хвойных деревьев в Европейской России и на Кавказе. СПб. «Наука», 1885. 230 с.
- Ли и Закиров К. З. Находка арчи – *Juniperus seravschanica* Kom. на Нуратинском хребте // Ботанический журнал. 1959. Т. 44. № 9. С. 79–87.
- Липский В. И. Материалы для флоры Средней Азии // Тр. Импер. Санкт-Петербург бот. сада. 1902. Т. 18. С. 56–69.
- Овчинников П. Н. Биота – Biota D. Don. Ephedraceae Wettst // Флора Таджикской ССР. Т. 1. Изд. АН СССР. М.-Л., 1957. С. 25.
- Пельц В. Вековые туйи в Самаркандской области // Лесн. журнал. 1917. Т. 47. С. 102–119.
- Черепанов С. К. Свод. Дополнений и изменений к флоре СССР. Т. 1-XXX. Л.: «Наука», 1973. 307 с.
- Endlicher S. Synopsis Coniferarum. Sangalli, 1847. 128 p.
- Ghahreman A. Contribution a l'etude des conifères de l'Iran // Quart Bull. Gac. Sci. Geheran Univ. 1972. Т. 4. № 2. P. 69–78.
- Gauba E. Ein Besuch der kaspischen. Walder Nordpersiens. Ann. Naturahist. Mus. Wien. Bd., 1955. 60 p.
- Linnaeus C. Speciea plantarum Biota orientalis. Holmiae, 1753. № 2. 138 p.
- Franko J. A. Do marol Notes sobre a nomenclatura de algumas Coníferas. Portugaliae actabiologica ser. B. Vol. VII. Henrigues, 1949. 125 p.
- Shpach E. Histoire naturelle des végétaux. Phanerogames. Paris. 1842. Т. II. 267 p.

Дупал Т. А.

*Институт систематики и экологии животных СО РАН
г. Новосибирск, Россия*

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ ПОЛЕВКИ-ЭКОНОМКИ (*ALEXANDROMYS OECONOMUS PALL.*) В ЮЖНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА

В природной популяции полевки-экономки в течение пяти лет проводили исследования динамики численности. На основании показателей численности выделены фазы популяционного цикла: 1988 г. – подъем численности, 1989 г. – пик, 1990-1991 гг. – спад, 1992 г. – депрессия. Показана демографическая структура популяции каждой фазы цикла

Ключевые слова: популяция, динамика численности, демографическая структура, полевка-экономка, плодовитость, биотоп.

T. A. Dupal

*Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS
Novosibirsk, Russia*

DYNAMICS OF NUMBERS AND POPULATION STRUCTURE OF THE ROOT VOLE (*ALEXANDROMYS OECONOMUS PALL.*) IN THE SOUTHERN PART OF ITS RANGE

In the natural population of the root vole, studies of population dynamics were carried out for five years. Based on population indicators, the phases of the population cycle were identified: 1988 – increase in numbers, 1989 – peak, 1990-1991. – recession, 1992 – depression. The demographic structure of the population of each phase of the cycle is shown

Key words: population, population dynamics, demographic structure, root vole, fertility, biotope.

Популяция как система представляет интеграцию разнокачественных особей одного вида, которые и образуют ее демографические и социальные структуры. При всем своем морфологическом сходстве особи в популяции неравноценны по функции, генетическому вкладу в нее и по индивидуальным свойствам. Популяция структурирована не только пространственно, но и функционально (Шилов, 1985). И только на популяционном уровне биологической организации в полной мере реализуются устойчивое выживание и воспроизводство вида, его микроэволюционные и эволюционные преобразования (Майр, 1968; Шварц, 1980; Евсиков, Мошкин, 1994; Северцов, 2008).

Целью данной работы является выявление динамических процессов в популяции полевки-экономки южной части ареала и ее демографической структуры в зависимости от фазы цикла численности.

Материалом для данной работы послужили сборы мелких млекопитающих, проводившиеся в Байкальском биосферном заповеднике в 1988-1992 гг. Отловы грызунов и насекомоядных проводили в нижней части лесного пояса хребта Большой Хамар-Дабан в смешанном пойменном лесу на прибайкальской террасе. На левом берегу р.Мишиха было обследовано три биотопа: первый находился на кочкарниковом осоково-разнотравном заболоченном лугу среди леса, второй – на остепненном злаково-разнотравном лугу, третий – в сосново-березовом смешанном лесу с хорошо развитым моховым покровом. Отловы мелких млекопитающих проводили по стандартной методике – 50-метровыми канавками с 5 конусами в каждой канавке (Юдин и др., 1977). За пять лет отработано 2200 конусо-суток (к-с) и поймано 1722 зверька, из которых 337 особей полевки-экономки. Рассчитывали показатель численности для каждого вида – количество отловленных особей на 100 к-с. Материал обрабатывался по общепринятой зоологической методике. У каждой полевки измерялись длина тела, хвоста и ступни, масса тела, определяли пол и половозрелость, а у самок количество эмбрионов и темных пятен. Для определения возраста полевок использовали размеры и массу тела, морфологические признаки черепа и состояние половой системы (Обыкновенная полевка ..., 1994). Зверьки, пойманные во второй половине лета, были разбиты на три возрастные группы: *subadultus* (молодые неполовозрелые сеголетки), *adultus 1* (взрослые половозрелые сеголетки), *adultus 2* (перезимовавшие участвующие в размножении). Перезимовавшие полевки хорошо отличаются по морфологическим признакам черепа и размерам тела. У них череп имеет плоскую крышу, теменные и затылочные гребни отчетливо выражены и относительно узкий межглазничный промежуток. Видовые названия мелких млекопитающих приводятся по Зайцеву, Войта, Шефтель (2014 г.) и Krystufek, Shenbrot (2022 г.).

Сообщество нижней части лесного пояса состоит из 13 видов мелких млекопитающих. Характерной особенностью данного сообщества является то, что определяющее влияние на его состояние оказывает популяционная динамика полевки-экономки. За исключением года снижения численности в 1991 г. и года депрессии в 1992 г., ее обилие в 1,5-2 раза превышало соответствующие показатели других видов (таблица).

В трех обследованных биотопах изменение общей численности грызунов и бурозубок практически совпадало по годам. Для осоково-разнотравного заболоченного луга отмечают самые высокие показатели численности большинства видов. Три года в этом биотопе доминировала полевка-экономка, а в 1991-1992 гг. в связи со спадом численности и депрессией экономки доминировала красно-серая полевка. Из содоминантов полевки-экономки следует указать красно-серую полевку и лесную мышовку.

Таблица

Изменение численности мелких млекопитающих в нижней части лесного пояса хребта Большой Хамар-Дабан по годам (особей /на 100 к.- с.)

Вид	1988 г.	1989 г.	1990 г.	1991 г.	1992 г.
Насекомоядные – Lipotyphla					
Обыкновенная бурозубка – <i>Sorex araneus</i> L.	15,0	50,6	20,2	46,2	28,6
Средняя бурозубка – <i>S. caecutiens</i> Laxm.	32,9	48,1	10,9	24,2	18,2
Равнозубая бурозубка – <i>S. isodon</i> Turon	8,9	45,1	27,6	39,4	20,1
Малая бурозубка – <i>S. minutus</i> L.	8,1	13,7	15,7	18,4	19,8
Крошечная бурозубка – <i>S. minutissimus</i> Zimm.	0	0	0,3	0	0
Обыкновенная кутора – <i>Neomys fodiens</i> (Penn)	0	1,2	0	1,6	0
Грызуны – Rodentia					
Лесная мышовка – <i>Sicista betulina</i> Pall.	9,7	8,8	5,8	13,6	5,2
Лесной лемминг – <i>Myopus schisticolor</i> Lilljeborg	0	0	3,1	0,5	0,9
Красно-серая полевка – <i>Myodes rufocanus</i> Sundevall	9,7	18,1	30,7	49,9	0,9
Красная полевка – <i>Myodes rutilus</i> Pall.	0	1,2	2,0	26,8	10,5
Полевка-экономка – <i>Alexandromys oeconomus</i> Pall.	56,2	78,1	67,5	21,5	1,7
Мышь-малютка – <i>Micromys minutus</i> Pall.	1,7	0	0,3	0	0
Восточноазиатская мышь – <i>Apodemus peninsulae</i> Thomas	0	2,5	4,1	12,1	1,8

Среди бурозубок наибольшие показатели численности зафиксированы у обыкновенной бурозубки. Состав доминирующих видов заболоченного и остепненного луга сходен. Сообщество мелких млекопитающих смешанного леса существенно отличается от двух предыдущих. Доминирует в нем, как правило, средняя бурозубка, а содоминантами являются красно-серая полевка и равнозубая бурозубка. Полевка-экономка всегда немногочисленна в этом биотопе. Ее показатели численности по годам не превышают 4 особей на 100 к.-с. На основании показателей численности полевки-экономки выделены фазы популяционного цикла: 1988 г. – подъем численности, 1989 г. – пик, 1990-1991 гг. – спад, 1992 г. – депрессия. В связи с этим вызывает интерес изменчивость популяционной структуры вида, которая выявляется в процессе динамики численности.

Анализ изменений демографической структуры популяции полевки-экономки показал, что на подъеме, пике и в первый год спада численности соотношение самцов и самок было примерно одинаковым. Во второй года спада и в депрессию доля самцов в популяции была выше (соответственно, 57% и

100%). Доля самцов в год депрессии составила 100%. Это связано с тем, что в этот год было отловлено всего 2 самца (один молодой и один взрослый) из всей популяции. За все годы наблюдений доля молодых самцов и самок оказалась больше, чем доля других возрастных групп (рисунок).

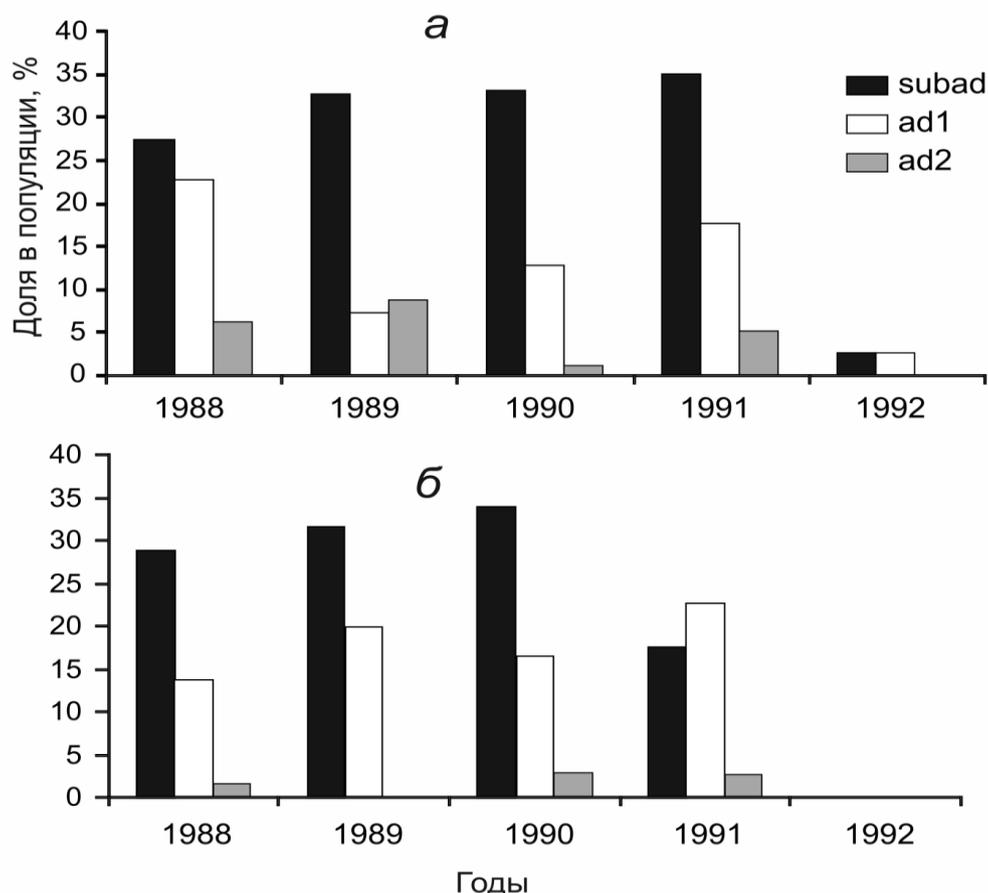


Рисунок. Соотношение разных возрастных групп самцов и самок в популяционном цикле полевки-экономки: а – самцы, б – самки

Только во второй год спада численности (1991 г.) доля неполовозрелых самок в популяции была почти в 2 раза меньше, чем в предыдущий год. Доля перезимовавших самцов в год пика численности была выше, чем взрослых. В то время как на подъеме численности доля взрослых самцов более чем в 3 раза превышала долю перезимовавших. За все годы исследования доля перезимовавших самок в популяции оставалась низкой. В размножении второй половины лета принимали участие, в основном, взрослые самки. Видимо, подъем численности полевок был связан с повышенным участием в размножении взрослых самцов и самок. В год подъема численности размножающиеся взрослые самки в популяции составляли 13,6%, на пике численности их доля увеличилась до 20%. В годы спада численности доля взрослых самок колебалась от 16% до 22%, но у 30% самок отмечалась частичная резорбция эмбрионов. В 1991 г. почти в два раза снизилась доля молодых неполовозрелых полевок. В год депрессии самки в отловах вообще не зафиксированы. Во второй половине лета плодовитость взрослых самок была

невысокой. Наибольшая средняя величина помета отмечена на подъеме численности и составила $7,1 \pm 0,2$, в остальные годы от $5,5 \pm 0,3$ до $6,0 \pm 0,2$ детенышей на одну самку.

Таким образом, изучение популяционной экологии полевки-экономки южной части ареала показало хорошо выраженную динамику численности. Фаза подъема численности характеризуется повышенным участием в размножении взрослых самок и более высокой их плодовитостью. На пике численности в популяции увеличивается доля перезимовавших самцов, но не отмечаются перезимовавшие самки. На этой фазе популяционного цикла в размножении участвуют взрослые самки, но средняя плодовитость у них ниже, чем на фазе подъема.

На спаде численности снижается доля перезимовавших самцов и самок, а у взрослых самок снижается плодовитость и увеличивается доля самок с резорбцией эмбрионов. В год депрессии численности самки в отловах отсутствовали. При снижении численности полевки-экономки в сообществе мелких млекопитающих преобладают красно-серая, красная полевки и обыкновенная бурозубка, а в год депрессии *A. oesopotus* красная полевка и бурозубки.

Работа выполнена в рамках Государственного задания, проект FWGS – 2021-0002.

ПРИМЕЧАНИЯ

Евсиков В. И., Мошкин М. П. Динамика и гомеостаз природных популяций животных // Сибирский экологический журнал. 1994. Т. 1. № 4. С. 331–346.

Епифанцева Л. Ю., Дупал Т. А., Корниенко С. И. Динамика сообществ мелких млекопитающих северного макросклона хребта Большой Хамар-Дабан // Сибирский экологический журнал. 1995. Т. 2. № 2. С. 179–187.

Зайцев М. В., Войта Л. Л., Шефтель Б. И. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Насекомоядные. Санкт-Петербург: Наука. 2014. 391 с.

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

Обыкновенная полевка: виды-двойники (ред. Соколов В. Е., Башенина Н. В.). М.: Наука, 1994. 432 с.

Северцов А. С. Эволюционный стазис и микроэволюция. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 176 с.

Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.

Шилов И. А. Физиологическая экология животных. М.: Высшая школа, 1985. 321 с.

Юдин Б. С., Потапкина А. Ф., Галкина Л. И. Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1977. С. 5–31.

Krystufek B., Shenbrot G. I. Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palae-arctic Region. University of Maribor Press, 2022. 427 p.

Егорова Н. Ю.^{1,2}, Сулейманова В. Н.^{1,2}

¹*Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства имени Б. М. Житкова
г. Киров, Россия*

²*Вятский государственный агротехнологический университет
г. Киров, Россия*

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА *IRIS SIBIRICA* (IRIDACEAE) В СООБЩЕСТВАХ ЛУГОВ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ВЯТКА

В статье представлены результаты изучения популяционных особенностей *Iris sibirica* в условиях подзоны хвойно-широколиственных лесов Кировской области. Численность особей *Iris sibirica* в популяциях варьирует от единичных куртин до нескольких десятков. Правосторонний тип онтогенетического спектра является преобладающим.

Ключевые слова: *Iris sibirica* L., популяция, Кировская область, р. Вятка, онтогенез, возрастной состав, численность, растительное сообщество.

Egorova N. Yu.^{1,2}, Suleimanova V. N.^{1,2}

¹*B. M. Zhitkov Russian Research Institute of Game Management
and Fur Farming
Kirov, Russia*

²*Vyatka State Agrotechnological University
Kirov, Russia*

POPULATION CHARACTERISTICS OF *IRIS SIBIRICA* (IRIDACEAE) IN MEADOW COMMUNITIES OF THE LOWER VYATKA RIVER

The article presents the results of a study of the population characteristics of *Iris sibirica* in the conditions of the subzone of coniferous-deciduous forests of the Kirov region. The number of *Iris sibirica* individuals in populations varies from single clumps to several dozen. The right-sided type of the ontogenetic spectrum is predominant.

Key words: *Iris sibirica* L., population, Kirov region, r. Vyatka, ontogenesis, age composition, abundance, plant community.

Iris sibirica L. (род *Iris* L., сем. *Iridaceae* Juss) – коротко-корневищный поликарпик, мезофит, евроазиатский вид.

Вид широко используется как декоративное и лекарственное растение (Козина, Слепченко, 2015; Седельникова, Кукушкина, 2016; Крюкова, Абрамова, 2021). В культуре известен уже более 400 лет (Полетико, Мишенкова, 1967). В России впервые введен в культуру в 1755 г. в

ботаническом саду Медицинской академии в Москве (Алексеева, 2014). Со второй половины XX века селекционеры используют его в качестве донора при выведении новых сортов (Седельникова, 2020). Основные направления исследований *I. sibirica* касаются химического состава, фармакологической активности (Седельникова, Кукушкина, 2016), интродукции (Козина, Слепченко, 2015; Крюкова, Абрамова, 2021), репродуктивных особенностей (Scyures, Tasenkevich & Seniv, 2020), в меньшей степени освещены аспекты популяционной биологии вида.

Цель работы – изучение популяционных особенностей *Iris sibirica* в условиях подзоны хвойно-широколиственных лесов Кировской области.

Исследования проводили в вегетационный сезон 2023 г. на территории Кировской области (Малмыжский, Вятско-Полянский районы). Регион расположен на северо-востоке европейской части России, районы исследования относятся к подзоне хвойно-широколиственных лесов. Изучены 5 ценопопуляций (ЦП) *Iris sibirica* в различных типах растительных сообществ (таблица).

При проведении исследований применяли подходы и методы популяционной биологии растений (Ценопопуляции растений, 1976). При выделении онтогенетических состояний использовали общепринятую периодизацию онтогенеза растений (Уранов, 1975). Тип ЦП определяли по классификации «дельта-омега» (Животовский, 2001) на основе индексов возрастности (Δ) и эффективности (ω), а также согласно классификации на основе индекса замещения (Жукова, Полянская, 2013).

Исследованные местообитания *I. sibirica* приурочены к пойменным лугам нижнего течения реки Вятка: зарастающий кустарником и дубом разнотравно-вейниковый луг (*Calamagrostis epigejos* (L.) Roth, *Alopecurus pratensis* L., *Trifolium arvense* L., *T. pratense* L., *Fragaria viridis*, *Galium verum* L.), кровохлебково-разнотравно-злаковый луг (*Alopecurus pratensis*, *Festuca pratensis* Huds., *Sanguisorba officinalis* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Galium boreale* L., *Centaurea jacea* L.), злаково-подмаренниково-девясильный луг (*Galium boreale*, *Inula salicina* L., *Alopecurus pratensis*, *Festuca pratensis*, *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Filipendula ulmaria*, *Convallaria majalis* L.), кровохлебково-девясильная (*Inula salicina*, *Sanguisorba officinalis*, *Alopecurus pratensis*, *Festuca pratensis*, *Filipendula ulmaria*, *Galium boreale*), подмаренниково-разнотравно-вейниковый луг (*Calamagrostis epigejos*, *Galium boreale*, *Filipendula ulmaria*, *Lysimachia vulgaris* L., *Sanguisorba officinalis*, *Allium angulosum* L.). Общее проективное покрытие составляет от 40% до 85%, общее количество таксонов в рассматриваемых ассоциациях колеблется от 18 (ЦП 4) до 34 (ЦП 2). Доминантными видами во всех луговых сообществах с *I. sibirica* являются такие виды как *Filipendula ulmaria*, *Alopecurus pratensis*.

В луговых сообществах нижнего течения р. Вятка *I. sibirica* встречается в виде удаленных друг от друга куртин разного размера. В ЦП 1, 3 отмечены единичные куртины.

Характеристика исследованных ценопопуляций *Iris sibirica*

Показатели	Тип фитоценоза, общее проективное покрытие, %	Географическое положение	Положение в мезорельефе
ЦП 1	Зарастающий кустарником и дубом разнотравно-вейниковый луг, 40%	Малмыжский район, окр. с. Савали	Средняя часть поймы р. Вятка
ЦП 2	Зарастающий кустарником и дубом кровохлебково-разнотравно-злаковый луг, 85%	Малмыжский район, окр. с. Савали	Нижняя часть поймы р. Вятка
ЦП 3	Злаково-подмаренниково-девясильный луг, 65%	Малмыжский район, окр. с. Гоньба	Нижняя часть поймы р. Вятка
ЦП 4	Кровохлебково-девясильный луг, 80%	Малмыжский район, окр. с. Совали	Нижняя часть поймы р. Вятка
ЦП 5	Подмаренниково-разнотравно-вейниковый луг, 65%	Вятско-Полянский район, Кулыжская пойма	Средняя часть поймы р. Вятка

Численность особей в ЦП 2, 4, 5 достигает нескольких десятков. Наиболее крупная ЦП, из 29 куртин, изучена в условиях подмаренниково-разнотравно-вейникового луга (ЦП 5). Более многочисленные популяции вида зафиксированы нами в луговых фитоценозах среднего течения р. Вятка (подзона южной тайги) (Егорова, Сулейманова, 2022).

Онтогенетические спектры исследуемых ЦП мономодальные, в которых максимумы приходятся на особи генеративной группы (рис. 1).

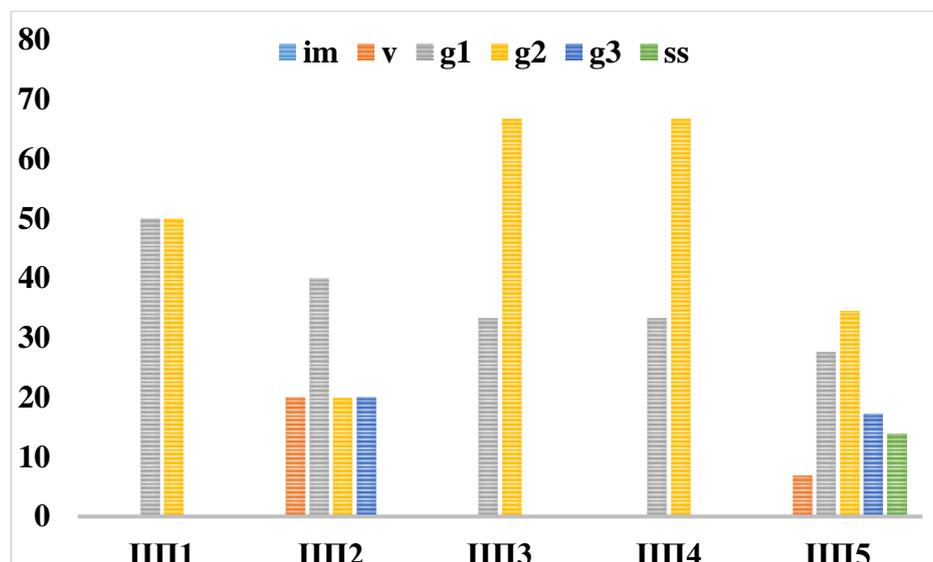


Рис. 1. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Iris sibirica* (По оси абсцисс – номер ценопопуляции; по оси ординат – доля особей данного онтогенетического состояния, %: im – имматурное, v – виргинильное, g1 – молодое генеративное, g2 – средневозрастное генеративное, g3 – старое генеративное, ss – субсенильное)

Доля растений генеративного периода составляет от 79,3 до 100%. Наиболее представлены в этой группе особи средневозрастного генеративного онтогенетического состояния от 20,0% до 66,7%, молодые генеративные растения составляют от 27,6 до 50%. Старые генеративные растения установлены в онтогенетической структуре ЦП 2 и 5. Растения прегенеративного периода отмечены только в ЦП 2 и 5, где их участие достигает 20,0% и 6,9% соответственно. Субсенильные особи зафиксированы в ЦП 5, на их долю приходится 13,8%.

По классификации «дельта-омега» исследуемые ЦП являются зрелыми, на что указывают значения индекса возрастности ($\Delta = 0,38-0,52$) и показателя энергетической эффективности ($\omega = 0,80-0,93$), находящиеся в пределах значений характерных для популяций этого типа. Для изучаемых ЦП определены также экологическая и эффективная плотность. Значение экологической плотности изменяется от 1,0 до 1,46 ос./кв. м; эффективная плотность популяции варьирует от 0,89 до 1,22. Не большое различие между плотностями и то, что эффективная плотность по значению меньше экологической, подтверждает ее тип «зрелая».

Индекс замещения, выражающий отношение плотности подростка ко всей взрослой части популяции, изменяется от 0,0 до 1,0. По индексу замещения (Жукова, Полянская, 2013) среди исследуемых ЦП выделены 2 типа: неустойчивые ($I_z < 1$) и угасающие ($I_z = 0$). Большинство рассматриваемых ЦП, за исключением ЦП 3, характеризуются как неустойчивые. ЦП 3 является угасающей.

Таким образом, численность особей *Iris sibirica* колеблется от единичных куртин (ЦП 1, 3) до нескольких десятков (ЦП 2, 4, 5). Правосторонний тип онтогенетического спектра является преобладающим в изученных ЦП. По классификации «дельта–омега» анализируемые ЦП представлены зрелым типом, по классификации на основе индекса замещения – неустойчивым типом (исключение ЦП 3).

ПРИМЕЧАНИЯ

Алексеева Н. Б. История интродукции дикорастущих видов *Iris* (*Iridaceae*) флоры России // Ботаника: история, теория, практика (к 300-летию основания Ботанического института им. В. Л. Комарова Российской академии наук): труды международной научной конференции / Отв. ред. Д. В. Гельтман. СПб.: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2014. С. 5–10.

Егорова Н. Ю., Сулейманова В. Н. Характеристика ценопопуляций *Iris sibirica* L. (*Iridaceae*) в луговых сообществах пойм рек Чепца и Вятка (Кировская область) // Ирис «Iris-2022»: материалы IV Международного симпозиума по роду Ирис, посвященного памяти В. С. Новикова (1940–2016) и С. Н. Локтева (1954–2017) / под ред. В. В. Чуб. Москва: Издательство Московского университета, 2022. С. 90–95.

Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.

Жукова Л. А., Полянская Т. А. О некоторых подходах к прогнозированию перспектив развития ценопопуляций растений // Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2013. № 32 (31). С. 160–171.

Козина В. В., Слепченко Н. А. Коллекция ирисов во влажных субтропиках России // Вестник Мичуринского государственного аграрного университета, 2015. № 3. С. 60–67.

Крюкова А. В., Абрамова Л. М. *Iris sibirica* L. (Iridaceae Juss.) в природе и условиях культуры в Южно-Уральском ботаническом саду // Вестник КрасГАУ, 2021. № 10. С. 33–41.

Полетико О. М., Мишенкова А. П. Декоративные травянистые растения открытого грунта: справочник по номенклатуре родов и видов. Л., 1967. 207 с.

Седельникова Л. Л. Сезонное развитие сибирских ирисов в условиях лесостепной зоны Новосибирской области // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал (Online). 2020. № 3 (35). С. 42–52. DOI: 10.32516/2303-9922.2020.35.4

Седельникова Л. Л., Кукушкина Т. А. Содержание запасных и биологически активных веществ в вегетативных органах *Iris sibirica* L. (Iridaceae) // Ученые записки Забайкальского государственного университета. 2016. Т. 11. № 1. С. 123–128.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.

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

Scrypec K. I., Tasenkevich L. O., & Seniv M. M. *Iris sibirica* (Iridaceae) on the territory of Western Ukraine. Biosystems Diversity, 2020. 28 (3). P. 211–215. doi:10.15421/012027

УДК 630.232:630.230:630.232

Ермакова М. В.
Ботанический сад УрО РАН
Екатеринбург, Россия

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ СТРУКТУРЫ ЕСТЕСТВЕННЫХ И ИСКУССТВЕННЫХ МОЛОДНЯКОВ СОСНЫ СРЕДНЕГО УРАЛА

Рассмотрены некоторые аспекты формирования высотной структуры молодых насаждений сосны обыкновенной естественного, искусственного и комбинированного происхождения. Показано, что формирование структуры насаждений естественного и искусственного происхождения занимает более длительный период, чем у насаждений искусственного происхождения.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, высотная структура насаждений.

FEATURES OF THE FORMATION OF THE STRUCTURE OF NATURAL AND ARTIFICIAL YOUNG PINE TREES IN THE MIDDLE URALS

Some aspects of the formation of the altitudinal structure of young Scots pine plantations of natural, artificial and combined origin are considered. It has been shown that the formation of the structure of plantings of natural and artificial origin takes a longer period than that of plantings of artificial origin.

Key words: scots pine, height structure of plantings.

Современные проблемы лесоведения и лесоводства в России, во многом, определяются необходимостью исследования и изучения структуры молодых лесных древостоев, в том числе сосны обыкновенной, площади которых в настоящее время многократно возросли. По большому счету, сейчас происходит процесс формирования лесов будущего, который возможно контролировать и в который можно вносить определенные корректировки, позволяющие улучшить и оптимизировать их состав и структуру.

Для решения этих вопросов прежде всего, необходимо изучение структуры молодых насаждений, в частности, сосны, прежде всего, с учетом особенностей их происхождения, который определяется способом лесовосстановления. Известно, что основными приемами восстановления насаждений, в зависимости от типа леса, являются естественный, искусственный и комбинированный способы лесовосстановления. Как показали наши исследования (Ермакова, 2023), каждый из них имеет свои особенности, которые оказывают существенное влияние на формирование структуры лесных насаждений. В данной статье мы постарались рассмотреть определенные аспекты формирования, в зависимости от способа лесовосстановления, высотной структуры молодых насаждений хозяйственно-ценной древесной породы сосны обыкновенной. Выбор высотной структуры был обусловлен тем, что именно по этому параметру, прежде всего, происходит дифференциация и стабилизация структуры молодых насаждений сосны (Маслаков, 1984).

Естественное возобновление сосны на участках погибших или вырубленных лесов, позволяет сохранить популяционную составляющую насаждений. Для успешности естественного возобновления необходимо наличие достаточного количества обсеменителей, что наблюдается, например, в ягодниковых типах леса. Кроме того, необходимо, как правило, проведение дополнительных мероприятий, способствующих естественному возобновлению – минерализация поверхности почвы и т. д. (Aleksandrowicz-Trzińska et al., 2018) Особенностью естественного возобновления является то, что этот процесс осуществляется не одновременно, а продолжается нескольких лет. По нашим данным, возобновление сосны на гарях и рубках продолжается в основном в течение

6-7-и лет после уничтожения предыдущего древостоя (рис. 1). В качестве примера рассмотрен один из участков в типе леса сосняк ягодниковый.

Соответственно, особенности возрастной структуры молодняков сосны оказывают определенное влияние на распределение по классам биометрических показателей, в том числе высоты. В примере, приведенном на рисунке 2 видно, что распределение деревьев по классам высоты в естественном молодняке сосны не носит определенной закономерности. Это свидетельствует о том, процессы дифференциации деревьев по высоте ствола в естественном молодняке находятся еще в активной стадии, и пока определенная стабилизация структуры еще не наблюдается.

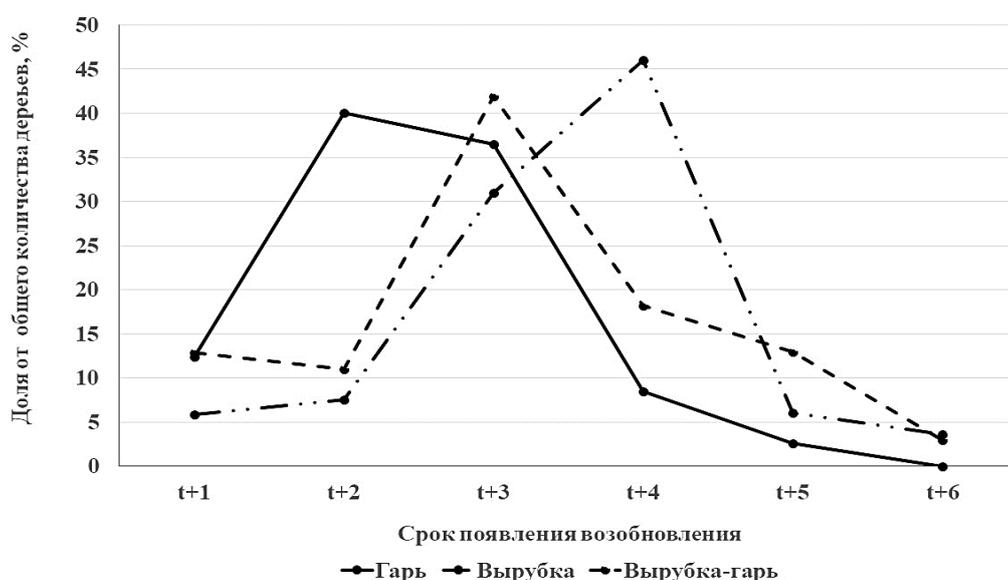


Рис. 1. Пример возрастной структуры подроста сосны: t – год прекращения рубки, пожара и т.д.; t+1 – деревья подроста, из всходов, появившихся через 1 год после прекращения рубки и т. д.)

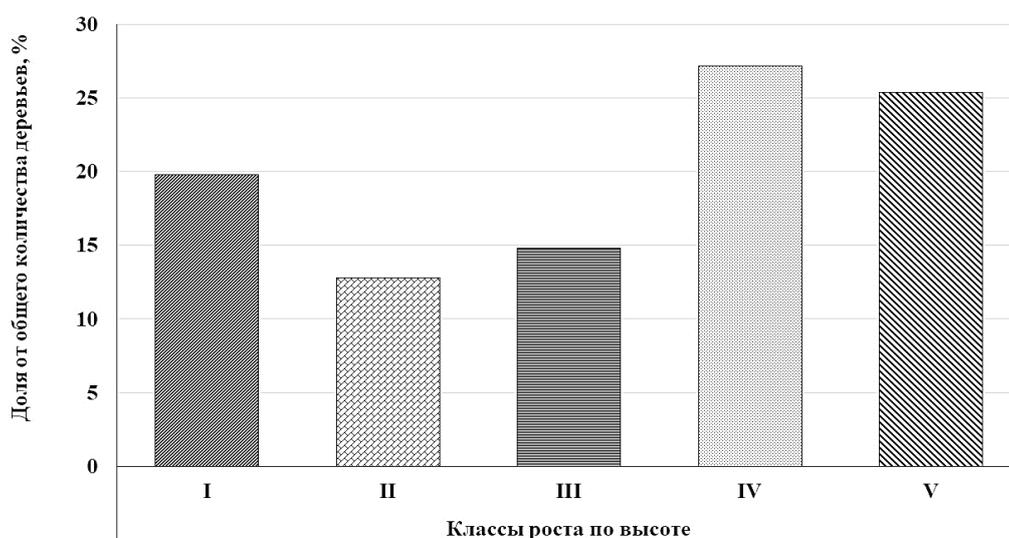


Рис. 2. Распределение деревьев в естественном молодняке сосны по классам роста

Искусственное лесовосстановление сосны осуществляется путем посадки семян, реже саженцев в условиях, где ее естественное возобновление невозможно, из-за отсутствия обсеменителей или затруднено, как, например, в разнотравном типе леса.

При данном способе восстановления, насаждение является абсолютно одновозрастным. Соответственно, в отличие, от естественного, при искусственном лесовосстановлении, отсутствует фактор возрастного различия деревьев, что отражается в определенном, близком к нормальному, распределению, прежде всего по высоте ствола (рис. 3). Это свидетельствует, в свою очередь, о стабилизации процесса дифференциации деревьев в искусственных молодняках сосны по высоте ствола.

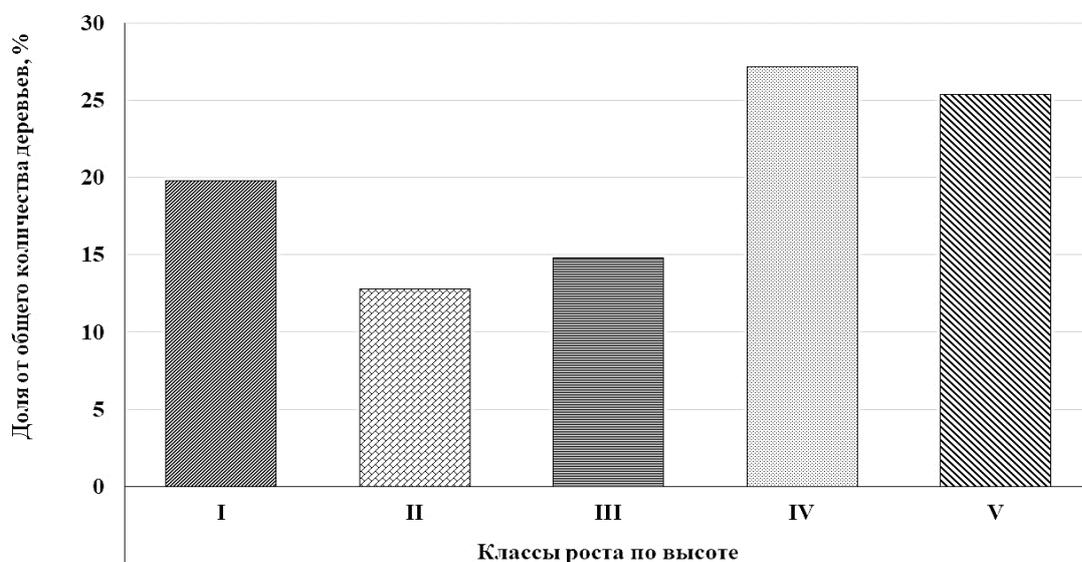


Рис. 3. Распределение деревьев в 10-летнем искусственном молодняке сосны по классам роста

В случае, когда лесные культуры создаются в условиях, где имеются деревья-обсеменители хвойных древесных пород, то на этих участках, в основном в междурядьях, наблюдается естественное возобновление различной интенсивности. В этом случае способ лесовосстановления рассматривается, как комбинированный.

Комбинированный способ лесовосстановления сосны, предусматривающий посадку культур, при сопутствующем естественном возобновлении, представляет собой формирование молодого насаждения, имеющего сложную комплексную структуру. Одна часть насаждения формируется как древостой искусственного происхождения, а другая часть – как естественного. Вследствие этого, стабилизация совместной структуры подобного насаждения сосны будет занимать значительно более продолжительный период, чем у насаждений естественного или искусственного происхождения.

В формировании естественного насаждения, кроме того, важную роль играют количественные показатели естественного возобновления лиственных

древесных видов. При значительном возобновлении лиственных древесных видов возможно сильное угнетение молодых деревьев сосны, что требует проведение лесохозяйственных мероприятий. При незначительном возобновлении лиственных пород в количестве 0,5-1,0 тыс. экз. на 1 га лесохозяйственных мероприятий, как правило, не требуется.

ПРИМЕЧАНИЯ

Ермакова М. В. Формирование структурно-функциональной организации молодняков сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) смешанного искусственно-естественного происхождения в условиях сосняков ягодникового и разнотравного Среднего Урала // Лесотехнический журнал. 2023. Т. 13. № 2 (50). С. 43–58.

Маслаков Е. Л. Формирование сосновых молодняков М: Лесная промышленность, 1984. 166 с.

Aleksandrowicz-Trzińska M., Drozdowski Ż., Studnicki M., Żubura H. Effect of site preparation methods on the establishment and natural regeneration traits of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in Northeastern Poland // Forests. 2018. Vol. 9(11), 717. DOI: 10.3390/f9110717

УДК 591.16:574.32:599.323.4(282.242.4)

Ефремова А. В., Шадрина Е. Г., Алексеев И. Т.
*Институт биологических проблем криолитозоны, Федеральный
исследовательский центр «Якутский научный центр» СО РАН
г. Якутск, Россия*

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ПАРАМЕТРЫ ПОПУЛЯЦИИ СЕРОЙ КРЫСЫ *RATTUS NORVEGICUS* (BERKENHOUT, 1769) В УСЛОВИЯХ СЕВЕРНОГО ГОРОДА

Изучали размножение серой крысы на территории г. Якутска. В летний период среди особей старше 2-3 месяцев 76,7% самцов и 78,1% самок принимали участие в размножении; средняя плодовитость 9,3 эмбриона. В зимний период интенсивность репродукции снижается.

Ключевые слова: серая крыса, Якутск, север, половозрастная структура, репродукция.

Efremova A. V., Shadrina E. G., Alekseev I. T.
*Institute for Biological Problems of Cryolithozone, Federal Research Center
«Yakutian Scientific Center» SB RAS
Yakutsk, Russia*

NORWAY RAT *RATTUS NORVEGICUS* (BERKENHOUT, 1769) REPRODUCTIVE PARAMETERS IN NORTHERN CITY ENVIRONMENT

The Norway rat reproduction on the territory of Yakutsk city was studied. In summer, 76,7% of males and 78,1% of females older than 2-3 months were sexually active; the average fertility was 9,3 embryos per female. The reproduction activity decreases in winter.

Key words: norway rat, Yakutsk, north, sex and age structure, reproduction.

Серая крыса *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769) – один из видов с поразительно высоким адаптивным потенциалом, причем огромную роль в расселении вида сыграла склонность к синантропии (Серая крыса..., 1990). Один из факторов, способствующих успешному освоению новых территорий, – способность к высоким темпам воспроизводства: серая крыса относится к полиэстральным видам с многоплодной беременностью и высокой продуктивностью (Martinet et al., 1984). В. А. Рыльников (2007), описывая плодовитость серой крысы на Кубани, отмечает, что одна самка в условиях урбанизированных территорий вынашивает 2-3 помета в год, а самки старше 2-х лет – до 4 выводков, что составляет в среднем 29,8 эмбриона за сезон.

Якутия заселена серой крысой относительно недавно: на юго-западе Республики она появилась в начале XX века (Млекопитающие Якутии, 1971), а в Центральной Якутии – в 70-е гг. XX века. Регион характеризуется резко континентальным климатом, с амплитудой температур более 100 °С (География Сибири..., 2016), и низкой антропогенной освоенностью: на 3,1 млн. км² приходится менее 1 млн.чел., самый крупный населенный пункт – г. Якутск, около 361 тыс. человек (Общие сведения, 2019).

Заселение г. Якутска серой крысой связано с развитием птицефабрики и завозами комбикормов большими партиями, прежде всего речным транспортом (Романова, 1989). В 1970-е годы была отмечена вспышка численности вида (Плеснивцев, 1981; Романова и др., 1986), которая в период перестройки сменилась депрессией, что объясняется снижением поставок сельскохозяйственных кормов. До последнего времени считалось, что в условиях Якутии серая крыса фактически не выселяется в природные биотопы, и вне помещений встречается преимущественно в период расселения, что связано с суровыми климатическими условиями, но в начале XXI века появились устные сообщения о повышении численности вида на территории г. Якутска. При этом вид является одним из слабо изученных для Якутии: до сих пор нет точных данных, насколько устойчивой является эта популяция, не изучены процессы адаптации и выживаемости крысы в условиях северного города. В связи с этим летом 2023 г. нами было проведено обследование жилых кварталов для оценки половозрастной структуры и темпов воспроизводства серой крысы на территории г. Якутска.

Материалы и методы исследования

В летне-осенний период 2023 г. (июль – октябрь) на территории жилых кварталов города давилками Геро отловлено 74 особи серой крысы, что составило в среднем 4,8 экз./100 ловушко-суток. Определение возраста проводилось по степени стертости коренных зубов, на основании которой у серой крысы выделяется 7 возрастных групп (Карноухова, 1971).

Результаты и обсуждение

Половая структура популяции – один из важных и весьма динамичных показателей, меняющийся в течение года и в пределах разных генераций вида, имея прямое отношение к темпам воспроизводства популяции (Большаков, Кубанцев, 1984). По данным летнего отлова 2023 г., у серой крысы Якутска соотношение самцов и самок составило 1:1, при этом во всех возрастных группах, кроме самой старшей, соблюдалось соотношение, близкое к паритетному, а группа старше 1 года в наших сборах представлена только самцами ($n = 3$).

Популяция серой крысы г. Якутска была представлена пятью возрастными группами, от недавно перешедших к самостоятельному образу жизни (около 1 мес.) до особей старше 1 года (рис. 1).

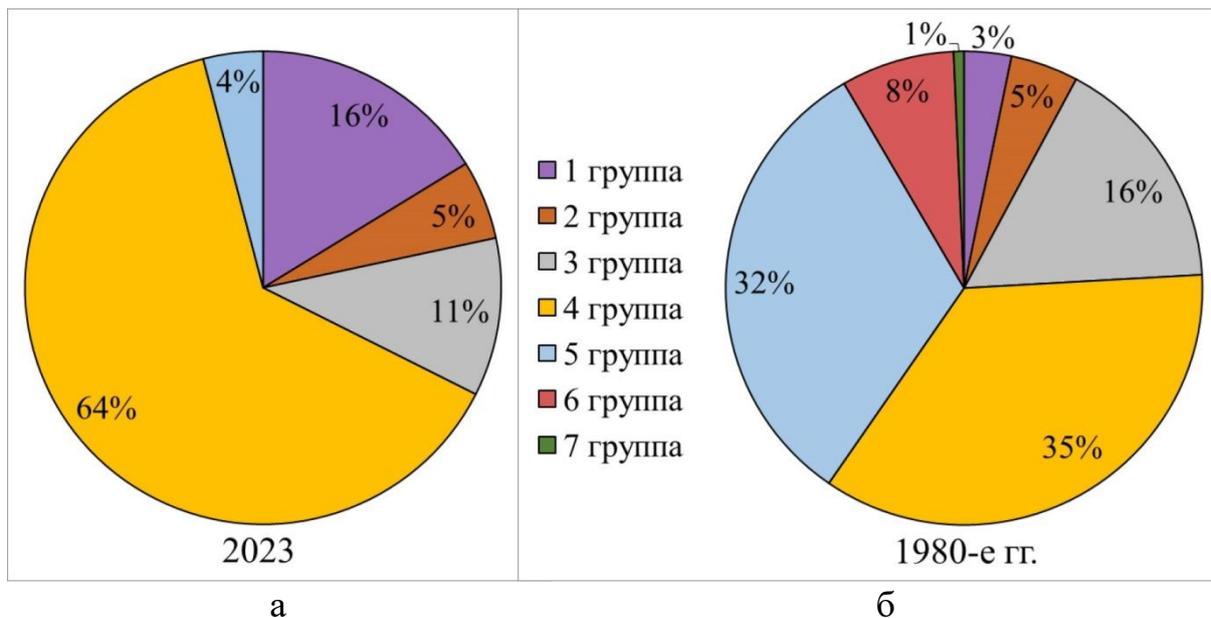


Рис. 1. Возрастная структура популяции серой крысы г. Якутска в летний (а) и зимний (б) периоды

Основу населения в 2023 г. составили особи, рожденные в конце лета – осенью предыдущего года. Невысока доля крыс, рожденных в холодный период – около 11% популяции, это может свидетельствовать о снижении интенсивности репродукции зимой. Особи, рожденные весной и в начале лета предыдущего года, составили всего 4% популяции, а животных старше 2 лет в период наших исследований не зарегистрировано, что косвенно свидетельствует о высокой смертности в ходе зимовки.

Для сравнения укажем, что зимой 1980-1981 гг. в составе популяции было выделено семь возрастных групп, в т.ч. отмечены особи старше 2 лет (8,4%; Ревин, Шадрина, 1986). Различия возрастной структуры и продолжительности жизни серой крысы в разные периоды отлова могут объясняться разницей в обеспеченности кормовыми и защитными ресурсами. В 1980-х гг. отлов проводили на складе комбикормов Якутской птицефабрики, где большое и стабильное поселение крысы образовалось за счет высокой обеспеченности кормами; при этом в жилой зоне города численность вида в тот период была почти нулевая. В настоящее время на территории птицефабрики численность крысы невелика, тогда как на территории жилых кварталов (где мы проводили отлов) – существенно возросла; естественно, что обеспеченность кормами и защитными условиями здесь гораздо хуже, чем в складских помещениях, что может влиять на выживаемость и продолжительность жизни.

В летний период 2023 г. самки и самцы серой крысы начали вступать в размножение в возрасте 2-3 месяца, но реальный вклад в репродукцию вносят особи старше 6-7 месяцев (IV возрастная группа), причем даже в этом возрасте возможны случаи прохолостания (таблица). В зимний период самки становятся сексуально активными примерно в том же возрасте, а самцы – немного позже, по достижении 4-х месячного возраста, причем также отмечен высокий процент прохолостания (Ревин, Шадрина, 1986). Для сравнения надо указать, что средний возраст наступления половозрелости пасюков на Кубани примерно такой же – 77-80 дней, что соответствует II возрастной группе (Серая крыса..., 1990).

Таблица

Участие в размножении разных возрастных групп серой крысы

Пол	Участие в размножении, %				
	I	II	III	IV	V
	<i>n</i> = 12	<i>n</i> = 4	<i>n</i> = 8	<i>n</i> = 47	<i>n</i> = 3
Самцы (<i>n</i> = 37)	0	50,0	50,0	72,73	100
Самки (<i>n</i> = 37)	0	100	50,0	80,77	-

В летний период среди животных старше 2-3 месяцев 76,7% самцов и 78,1% самок принимали участие в размножении, причем наиболее высокой сексуальной активностью характеризовались особи старше 6-7 мес. (IV возрастная группа). В исследованной группе 27% самок имели признаки двух предшествующих беременностей, и две из ранее рожавших в момент отлова вынашивали детенышей. Беременные самки попадались на протяжении практически всего периода отлова. Самки, рожденные в конце текущего лета, не имели признаков сексуальной активности (рис. 2).

Последняя беременная самка летне-осеннего сезона была отловлена 19 сентября. Следует отметить, что в этот период в Якутске температура воздуха в ночное время опускается ниже 0 °С. Отлов в конце сентября особей в возрасте до 1 месяца свидетельствует о том, что они были рождены в августе, т. е. можно

предположить окончание активной репродукции в конце августа. В октябре размножающихся самок не отловлено.

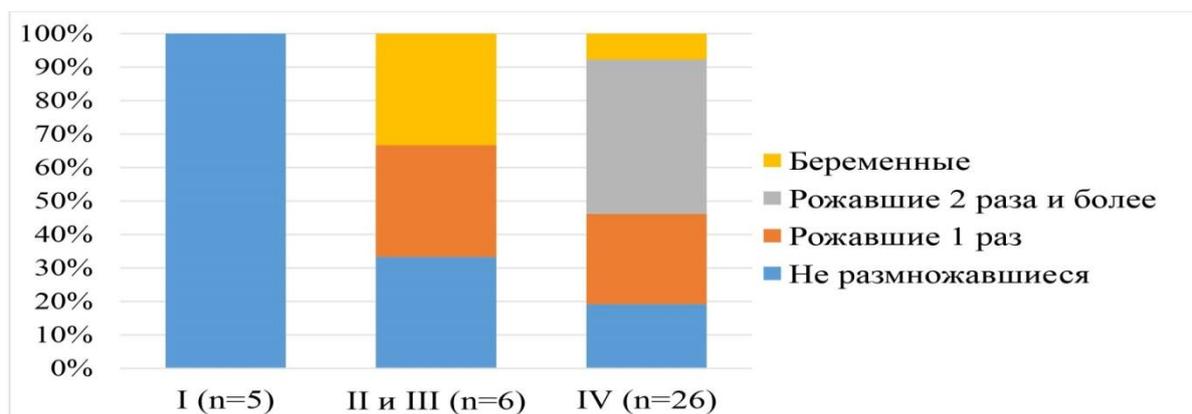


Рис. 2. Репродуктивная активность самок серой крысы в летний период

Средняя плодовитость по эмбрионам и послеплодным пятнам составила $9,33 \pm 0,48$ ($n = 24$); ранее в зимний период средняя величина выводка вида составила 9,8 эмбриона ($n = 38$; Ревин, Шадрина, 1986). Для серой крысы характерна тенденция повышения плодовитости с возрастом (Серая крыса..., 1990), в наших материалах она также отмечена, причем как между самками разного возраста, так и между величиной первого и второго выводков, но различия не достигали статистически значимого уровня.

Асимметрия распределения эмбрионов по рогам матки отражает общее неблагополучие организма самки, т.к. в норме вероятность овуляции и имплантации составляет для обеих сторон тела по 50%. Отклонения от этой величины могут служить косвенным свидетельством наличия, в частности, воспалительных процессов, что характерно для грызунов при неблагоприятных средовых воздействиях (Таскаев, Тестов, 1999). Для расчета асимметрии мы использовали условный показатель, равный разнице в количестве эмбрионов между рогами матки, поделенной на их сумму (Шадрина, Вольперт, 2004). У аборигенных видов грызунов Якутии этот показатель в благоприятных условиях варьирует в пределах 0,17-0,20, тогда как в зоне негативного воздействия (природного или антропогенного характера) – 0,30-0,34 (Шадрина, Вольперт, 2004).

В наших сборах показатель асимметрии распределения эмбрионов у серой крысы составил $0,30 \pm 0,05$ ($n = 20$), что косвенно свидетельствует о неблагоприятности среды обитания. В пользу этого свидетельствуют также два случая отклонения от нормального хода беременности – монохориальная беременность, характеризующаяся вынашиванием двух эмбрионов в одной плаценте, что составляет 33,3% отклонений в протекании беременности в изученной выборке. Кроме того, выявлен один случай образования экссудата на месте послеплодного пятна, что дает 7,1% послеродовых осложнений.

Заключение

В летний период популяция серой крысы г. Якутска была представлена пятью возрастными группами в возрасте от 1 мес. до 2 лет. Отмечены случаи вступления

в размножение в возрасте 2-3 месяца, но во всех возрастных группах сеголетков есть случаи прохолостания. Средняя плодовитость составила 9,3, что соответствует высокому показателю продуктивности. Повышена асимметрия распределения эмбрионов по рогам матки и отмечены случаи нарушения беременности и послеродовых осложнений. В зимний период интенсивность репродукции снижается, о чем свидетельствует отсутствие размножавшихся особей в октябре и низкая доля в популяции особей, рожденных зимой. Эти особенности свидетельствуют о том, что популяция серой крысы на территории северного города испытывает давление абиотических факторов, но при этом регулярное появление крыс вне жилых помещений, в т.ч. в холодный период года, отражает высокий адаптивный потенциал вида.

Работа выполнена в рамках госзадания Минобрнауки России по проекту «Популяции и сообщества животных водных и наземных экосистем криолитозоны восточного сектора российской Арктики и Субарктики: разнообразие, структура и устойчивость в условиях естественных и антропогенных воздействий», № гос. регистрации 121020500194-9.

ПРИМЕЧАНИЯ

Большаков Н. В., Кубанцев С. Б. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука, 1984. 234 с.

География Сибири в начале XXI века. Т. 6. Восточная Сибирь / Под ред. Л. М. Корытного, А. К. Тулохонова. Новосибирск: Акад. Изд-во «Гео», 2016. 396 с.

Карноухова Н. Г. Определение возраста серых и черных крыс // Экология. 1971. № 2. С. 71–76.

Млекопитающие Якутии. Под ред. В. А. Тавровского. М.: Наука, 1971. 660 с.

Общие сведения // Республики Саха (Якутия). Официальный информационный портал. URL: <https://www.sakha.gov.ru/o-respublike-saha--kutiya-/obschiesvedeniya> (дата обращения 14.02.2024).

Плеснивец В. В. Серая крыса в Якутии // Зоонозные инфекции в Якутии (Эпидемиология, меры борьбы и профилактика). Якутск, 1981. С. 76–78.

Ревин Ю. В., Шадрин Е. Г. Репродуктивные параметры популяции серых крыс в Центральной Якутии // IV съезд Всесоюзного териологического общества. Тезисы докладов рабочих заседаний. Т. 3: М., 1986. С. 252–254.

Романова Г. А. Грызуны населенных пунктов Якутии // Фауна и экология грызунов. Вып. 17. М.: изд-во МГУ, 1989. С. 198–215.

Романова Г. А., Верещагина С. В., Ушницкий Г. Н. Пути распространения и характер расселения серой крысы в Якутии // IV съезд Всесоюзного териологического общества. Тезисы докладов рабочих заседаний. Т. 3: М., 1986. С. 285–288.

Рыльников В. А. Экологические основы и подходы к управлению численностью синантропных видов грызунов (на примере серой крысы *Rattus norvegicus* Berk.): дис. д-ра биол. наук. Пермь, 2007. 422 с.

Серая крыса. Систематика. Экология. Регуляция численности / под ред. В. Е. Соколова, Е. В. Карасевой. М: Наука, 1990. 456 с.

Таскаев А. И., Тестов Б. В. Численность и размножение мышевидных грызунов в зоне Чернобыльской аварии // *Биоиндикация радиоактивных загрязнений*. М.: Наука, 1999. С. 200–205.

Шадрина Е. Г., Вольперт Я. Л. Реакция популяций мелких млекопитающих на стрессирующие воздействия природного и антропогенного происхождения // *Наука и образование*. 2004. № 2. С. 38–46.

Martinet L., Ortavant R., Courot M. Seasonal breeding: changes in gonadal activity // *Acta zoologica fennica*. 1984. № 171. P. 157–163.

УДК: 929

Жуйкова Т. В.

*Нижнетагильский государственный социально-педагогический институт
(филиал) «Российского государственного профессионально-педагогического
университета»
г. Нижний Тагил, Россия*

ВЛАДИМИР ИВАНОВИЧ СМИРНОВ: РОЛЬ РУКОВОДИТЕЛЯ НИЖНЕТАГИЛЬСКОЙ ГОСУДАРСТВЕННОЙ СОЦИАЛЬНО- ПЕДАГОГИЧЕСКОЙ АКАДЕМИИ В РАЗВИТИИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ НА УРАЛЕ

Статья посвящена памяти ректора Нижнетагильского государственного социально-педагогического института В. И. Смирнова. На протяжении всего руководства вузом ректор особое внимание уделял экологическому образованию и фундаментальным экологическим исследованиям, которые преподаватели и студенты в педагогическом институте. Он стоял у истоков непрерывного экологического образования. При его непосредственном участии в 1998 г. на химико-биологическом факультете была организована научная лаборатория экологических исследований, на базе которой выполнено более 200 выпускных квалификационных работ по региональной экологической тематике, защищено восемь кандидатских и одна докторская диссертаций. По результатам фундаментальных экологических исследований опубликовано более 300 научных работ, в том числе в журналах из баз Web of Science, Scopus, RSCI и Перечня Высшей аттестационной комиссии. В. И. Смирнов поддерживал профессиональные и научные контакты с российскими учеными биологами, одним из которых был профессор кафедры ботаники Марийского государственного университета, доктор биологических наук Н. В. Глотов.

Ключевые слова: ректор, фундаментальные экологические исследования, популяционный семинар, педагогический институт.

Zhuikova T. V.
Nizhny Tagil State Social Pedagogical Institute (branch) of
«Russian State Vocational Pedagogical University»
Nizhny Tagil, Russia

VLADIMIR IVANOVICH SMIRNOV: THE ROLE OF THE HEAD OF THE NIZHNY TAGIL STATE SOCIAL AND PEDAGOGICAL ACADEMY IN THE DEVELOPMENT OF ECOLOGICAL RESEARCH IN THE URALS

The article is dedicated to the memory of the rector of the Nizhny Tagil State Social Pedagogical Institute V. I. Smirnov. Throughout his leadership of the university, the rector paid special attention to environmental education and fundamental environmental research conducted by teachers and students at the pedagogical institute. He stood at the origins of continuous environmental education. With his direct participation, in 1998, a scientific laboratory for environmental research was organized at the Faculty of Chemistry and Biology, on the basis of which more than 200 graduate theses on regional environmental topics were completed, eight candidate and one doctoral dissertations were defended. Based on the results of fundamental environmental research, more than 300 scientific papers have been published, including in journals from the Web of Science, Scopus, RSCI and the List of the Higher Attestation Commission. In I. Smirnov maintained professional and scientific contacts with Russian biologists, one of whom was Professor of the Department of Botany of the Mari State University, Doctor of Biological Sciences N. V. Glotov.

Key words: rector, fundamental environmental research, population seminar, pedagogical institute.

Посвящается памяти Владимира Ивановича Смирнова,
ректора Нижнетагильского государственного
социально-педагогического института

О знакомстве В. И. Смирнова и Н. В. Глотова и о VI Всероссийском популяционном семинаре

Владимир Иванович Смирнов (14 апреля 1950 – 9 февраля 2014 гг.) родился, с. Кежма, Братский район, Иркутская область (фото 1). Доктор педагогических наук, профессор, член-корреспондент Международной Академии Наук педагогического образования, действительный член Академии Информатизации образования, почетный гражданин России, почетный гражданин города Н. Тагил.

С октября 1988 г. по декабрь 2012 г. В. И. Смирнов ректор Нижнетагильского государственного педагогического института (Нижнетагильской государственной социально-педагогической академии). В течение 24 лет он генерировал идеи создания новой системы профессиональной подготовки учителей. Развивал научное направление, связанное с изучением

дидактики и истории образования. Особое внимание уделял созданию в вузе условий для выполнения исследований как профессорско-преподавательским составом, так и студентами. Важное значение он придавал представлению результатов научных исследований на конференциях и в публикациях. Он поддерживал любую инициативу, которая позиционировала бы вуз не только как образовательное учреждение, но и как научное, в котором выполняются исследования во всех предметных областях. Поэтому проведение научного мероприятия Всероссийского уровня – VI Всероссийского популяционного семинара «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии» (2002 г.) в Нижнем Тагиле на базе педагогического института было важно не только для самого образовательного учреждения, но и для города в целом.



Фото 1. Владимир Иванович Смирнов
(14 апреля 1950, с. Кежма, Братский район, Иркутская область –
9 февраля 2014, Нижний Тагил) – ректор НТГПИ–НТГСП
с октября 1988 г. по декабрь 2012 г.

На проведение VI популяционного семинара был получен грант Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-58119 «Организация и проведение VI Всероссийского популяционного семинара «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии»). Несмотря на финансовую поддержку со стороны РФФИ большую часть расходов взял на себя ректор.

Во время проведения этого научного мероприятия состоялось знакомство доктора педагогических наук, профессора, ректора В. И. Смирнова с доктором биологических наук, профессором кафедры ботаники Марийского государственного университета Н. В. Глотовым (фото 2, 3). Приняв в своем

кабинете представителей Российского научного сообщества, ректор выразил уважение к ведущим ученым нашей страны.



Фото 2. Знакомство ректора В. И. Смирнова профессором кафедры ботаники Марийского государственного университета Н. В. Готовым

В. И. Смирнов сам открывал популяционный семинар, участвовал в его заседаниях, провел экскурсию по вузу, с гордостью демонстрируя свои инновации в образовательном процессе, например, в виде предмета «Музыкальная ритмика» вместо обычной физкультуры. Николай Васильевич, долго потом с восторгом вспоминал эту находку ректора: «Здоровенный парень (Андрей Сомов с химико-биологического факультета), вот с такими кулачищами, танцует менуэт, делает «Па» (от фр. Pas – шаг), такой точно никогда не встанет на неверный путь». А Владимир Иванович с гордостью говорил, что мы так воспитываем студентов. Педагог, как считал ректор – это не только знания в голове, но и умение «нести себя» – стоять перед классом с красивой осанкой (со слов Н. И. Перминовой – проректора по воспитательной работе НТГСПА).

Удивила тогда Николая Васильевича и еще одна «находка» ректора – его учебное пособие «Общая педагогика: в тезисах, дефинициях, иллюстрациях» (Смирнов, 2000). В книге доступным языком с использованием иллюстраций излагались сложные аспекты педагогики. Издание было рекомендовано Министерством общего и профессионального образования РФ в качестве учебного пособия для студентов вузов, обучающихся по педагогическим специальностям.



Фото 3. Участники VI Всероссийского популяционного семинара «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии» (2-6 декабря 2002 г.)

Николай Васильевич, удивлялся педагогическим приемам ректора, а ректору импонировала открытость профессора Н. В. Глотова. Уже тогда В. И. Смирнов увидел расположенность Николая Васильевича к нашему вузу.

В 2002 г. Владимир Иванович Смирнов предложил кандидатуру профессора Н. В. Глотова в качестве эксперта государственной аккредитации основных профессиональных образовательных программ по специальностям «Биология и химия» и «Биология и география». В феврале 2003 года в институте работала государственная аттестационная комиссия (фото 4). Николай Васильевич вновь приехал в наш вуз в составе экспертной группы и оценивал качество подготовки учителей по указанным выше специальностям. По результатам работы экспертной комиссией было сделано заключение о высоком уровне подготовки будущих учителей, включая подготовку к организации исследовательской деятельности учащихся в системе основного общего и среднего общего образования. Кроме того, Н. В. Гловтов в отчете эксперта подчеркнул роль выполнения фундаментальных и прикладных исследований в области биологии и экологии в формировании исследовательских навыков (сегодня компетенций) у будущих учителей.

В апреле 2003 г. Министерство образования РФ издало Приказ «Об утверждении итогов лицензионной экспертизы при проведении комплексной оценки деятельности государственного образовательного учреждения высшего профессионального образования Нижнетагильского государственного педагогического института». В соответствии с приказом Министерства образования РФ от 01 августа 2003 года № 3226 «О государственной аккредитации и аттестации образовательных учреждений» НТГПИ

реорганизован в Нижнетагильскую государственную социально-педагогическую академию (НТГСПА).



Фото 4. Экспертная комиссия по государственной аккредитации и аттестации образовательных учреждений (2003 г.)

В. И. Смирнов видел в Н. В. Глотове не только ученого, но и педагога. Позже он неоднократно приглашал Николая Васильевича читать лекции по биологической статистике и генетике для студентов и преподавателей химико-биологического факультета. В 2005 году Н. В. Глотов совместно с И. А. Кшнясевым провели недельные курсы повышения квалификации для преподавателей кафедры биологии по биометрии. А затем Николай Васильевич отправил своих учеников – студентов Марийского гос. университета в наш вуз на стажировку по генетике к кандидату биологических наук, доценту кафедры ботаники Н. М. Прушинской. Вместе с профессором В. С. Безелем Николай Васильевич в 2003 г. даже побывал на нашей базе в спортивно-трудовом лагере в п. Черноисточинск, которая расположена в акватории Черноисточинского пруда.

Конечно, такие профессиональные контакты между профессором Н. В. Глотовым и ректором педагогического вуза, стратегом до самого основания В. И. Смирновым не могли не зародить идею о приглашении профессора работать в наш вуз. Уделяя особое внимание формированию высоко квалифицированного кадрового состава вуза, прикладывая много сил к повышению процента преподавателей, имеющих ученые степени и звания, ректор готов был создать все условия для работы Н. В. Глотова в нашем ВУЗе: обеспечить жильем, учебной нагрузкой, материальной базой для проведения фундаментальных исследований. Николай Васильевич даже согласился

вначале, но жизненные обстоятельства помешали. И эта история так и осталась на уровне нереализованной идеи В. И. Смирнова, но не помешала продолжению дружбы между двумя профессорами.

В. И. Смирнов: развитие экологического образования и фундаментальных исследований

В конце 80-х промышленный центр Среднего Урала находился на пике «общественного негатива», связанного со сложной экологической обстановкой. Общественные деятели «зеленого» движения Урала регулярно проводили митинги, посвященные экологическим проблемам города. Только по официальным данным, на город выбрасывалось 675 тонн вредных веществ, что составляло 1,5 т на каждого жителя (История экологии и «зеленого» движения). URL: http://historyntagil.ru/history/2_20_181.htm). В 1992 г. депутатами городского Совета была инициирована идея придания городу статуса «Зона чрезвычайной экологической ситуации» – участки территории РФ, где в результате хозяйственной либо иной деятельности человека, а также природных явлений возникла чрезвычайная ситуация и произошли глубокие необратимые изменения окружающей среды, повлекшие за собой существенное ухудшение здоровья населения, нарушение природного равновесия, разрушение естественных экологических систем, деградацию биосистем (Зона экологического бедствия). URL: <https://mchs.gov.ru/ministerstvo/o-ministerstve/terminy-mchs-rossii/term/1006>).

Информация о тяжелой экологической ситуации в Нижнем Тагиле и принимаемых мерах по ее преодолению стала достоянием мировой прессы (НТГСПА: 70 дней в 70 летней истории, 2009). В результате Институтом устойчивых сообществ (США) городу был предложен для реализации совместный проект по охране и рациональному использованию окружающей среды.

Понимание тяжелой экологической ситуации в городе привели ректора педагогического вуза к идее необходимости в разработке системы непрерывного экологического образования учащейся молодежи.

В феврале 1994 году Нижнетагильский педагогический институт, возглавляемый В. И. Смирновым, начинает международное сотрудничество с Институтом устойчивых сообществ (США, штат Вермонт). НТГПИ успешно разрабатывает проблему экологического образования.

Основная научная идея проекта «Формирование экологической культуры у детей и учащейся молодежи г. Нижнего Тагила» принадлежит ректору НТГСПИ В. И. Смирнову. Она заключается в краеведческо-экологической направленности содержания учебного материала, построенного на региональных особенностях Тагильского края и Горнозаводского округа.

Был создан коллектив, включающий различных специалистов (биологов, химиков, историков), занявшихся разработкой этого вопроса. Преподаватели кафедры ботаники кандидат биологических наук Р. А. Вернигор, а затем зав. кафедрой, канд. биол. наук С. И. Гомжина возглавили группу педагогов по разработке комплекта учебных пособий по экологии для обучающихся 6-9 классов образовательных организаций г. Нижний Тагил. От кафедры истории в состав членов проекта вошли Ю. Б. Сериков, Л. В. Серикова, Е. Г. Неклюдов, А. В.

Ермаков. Учебники были посвящены истории, развитию промышленности и экологии родного края.

Проект был профинансирован Администрацией г. Нижний Тагил и американскими партнерами: Агентством по охране окружающей среды и Институтом устойчивых сообществ. В течение трех лет в рамках проекта проводилась экспериментальная работа по введению на всех ступенях всех образовательных учреждений города комплекса экологических дисциплин в рамках регионального компонента учебного плана.

Результатом сотрудничества стало создание и реализация Программы непрерывного экологического образования детей и учащейся молодежи в условиях крупного промышленного города (Общее экологическое образование..., 1997). В 1997 г. завершена работа над созданием комплекса учебных пособий для учащихся, методических пособий для учителей.

Большое значение для развития непрерывного экологического образования имела учебная поездка в 1994 г. в США делегации из Нижнего Тагила, в составе которой были учителя, работник дополнительного образования, преподаватели пединститута. Возглавлял делегацию ректор НТГПИ В. И. Смирнов (фото 5).



Фото 5. Делегация НТГПИ в Детском экологическом центре. США. Штат Вермонт (1994 г.)

Основное место пребывания – штат Вермонт. Принимающая сторона предоставила возможность членам делегации познакомиться с американской системой образования, посетить научные и образовательные центры экологической направленности.

В 1998 г. в НТГПИ проведена первая международная экологическая конференция «Итоги и перспективы природоохранной деятельности в городе

Нижний Тагил». На конференции были подведены итоги реализации программы непрерывного экологического образования в г. Нижний Тагил.

В 1997 году по Программе импорта экологического оборудования в рамках Российско-Американского проекта (проект NTEE-347) американскими партнерами по реализации совместной программы по экологическому образованию учащихся Нижнему Тагилу было передано уникальное на тот момент оборудование для проведения экологического мониторинга.

Часть современных аналитических приборов стоимостью более 250 тыс. долларов перешла в бессрочное пользование в педагогический институт на химико-биологический факультет. В 1997-1998 уч. г. в институте была запущена в эксплуатацию лаборатория экологического мониторинга (фото 6).

Это стало основой создания специализированной научной лаборатории и значительно расширило исследования по экологической тематике на факультете. В лабораторию были введены штатные ставки заведующего, научных сотрудников, техника и лаборанта.



Фото 6. Закладка лабораторного эксперимента по оценке металлоустойчивости травянистых растений в экологической лаборатории (2010 г.)

Основное научное направление работы лаборатории в этот период было связанное с оценкой качества среды промышленных территорий. Сотрудники лаборатории занимались научными исследованиями в области физиологической устойчивости растений к техногенным загрязнителям, изучали особенностей фотосинтетического аппарата древесных растений, произрастающих в антропогенно нарушенной среде. Активно развивались биоиндикационные исследования, направленные на оценку качества среды с помощью живых объектов.

В 1999 г. в лаборатории выполнен первый социально-значимый для города экологический проект «Оценка экологического состояния биогеоценозов территорий Притагильской части Урала». В рамках проекта проанализировано загрязнение почв города Нижний Тагил тяжелыми металлами, исследованы растительные сообщества техногенно нарушенных территорий, даны рекомендации по улучшению экологической обстановки в городе.

В 2001 г. на должность руководителя экологической лаборатории В. И. Смирнов назначил Т. В. Жуйкову, которая только год назад защитила кандидатскую диссертацию по экологии. С того момента основное научное направление лаборатории «Устойчивость и функционирование природных экосистем естественных и техногенно нарушенных местообитаний». Более 25 лет сотрудники экологической лаборатории, преподаватели кафедры естественных наук, а главное студенты изучают реакцию биологических систем на техногенное нарушение окружающей среды Нижнего Тагила. Подобные исследования являются уникальными. Они проводятся ежегодно на одних и тех же стационарных антропогенно нарушенных территориях с разным уровнем почвенного загрязнения тяжелыми металлами. С 1996 г. по настоящее время на техногенно нарушенных территориях Нижнего Тагила студенты и преподаватели педагогического института проводят популяционные исследования разных видов травянистых растений. Изучают демографическую структуру популяций, металлоустойчивость растений, описывают флору травяных сообществ фоновых и техногенно нарушенных территорий, изучают видовую и биоэкологическую структуру исследуемых фитоценозов, определяют содержание тяжелых металлов в подземных и надземных органах растений.

Реализуя программу «Кадры», В. И. Смирнов оказывал всестороннюю поддержку молодым ученым: финансировалось участие в научных конференциях, публикации, выполнение диссертационных исследований. Всего за двадцати пятилетний период на базе экологической лаборатории студентами естественно научных профилей выполнено и успешно защищено более 200 выпускных квалификационных работ по региональной экологической тематике, защищено восемь кандидатских (Т. В. Жуйкова, О. А. Северюхина, Н. В. Шубина, И. В. Шарунова, О. В. Семенова, Э. Р. Зиннатова, В. А. Гордеева, А. С. Попова) и одна докторская (Т. В. Жуйкова) диссертации. По результатам фундаментальных экологических исследований профессорско-преподавательским составом кафедры, аспирантами и студентами опубликовано более 300 научных работ, в том числе 23 статьи в журналах из международных баз Web of Science и Scopus, 35 статей в журналах RSCI и Перечня Высшей аттестационной комиссии.

Результаты научных исследований, выполненных на территории Нижнего Тагила, активно внедряются в учебный процесс. Преподавателями выпущено 8 учебных пособий и учебников с региональной экологической тематикой, в том числе «Организация экологических исследований школьников в городской среде» (Т. В. Жуйкова), «Экологическая токсикология» (Т. В. Жуйкова, В. С. Безель), «Основы экологической геохимии: термины, понятия, законы» (В. А. Алексеенко, Т. В. Жуйкова, Н. В. Швыдка), «Основы научной этики» (Т. В. Жуйкова),

опубликованных в том числе в центральных издательствах. Т. В. Жуйковой издана монография «Растительные системы в условиях техногенной трансформации среды».

Фундаментальные научные исследования, которые выполняли научные сотрудники экологической лаборатории и преподаватели кафедры естественных наук финансировались за счет госбюджетных средств, 13 грантов Российского фонда фундаментальных исследований и государственных заданий Министерства науки и высшего образования РФ. Они выполнены в рамках научных программ, договоров о совместной научно-исследовательской деятельности с академическими центрами России (ФГБУН «Институт экологии растений и животных» УрО РАН, ФГБУН «Институт химической кинетики и горения им В. В. Воеводского» СО РАН, ФГБУН «Институт экологии и генетики микроорганизмов» УрО РАН, Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН).

Владимир Иванович создавал условия для научного роста наших преподавателей, в том числе поддерживал их участие в научных конференциях. Более того, он поддерживал организацию и проведение научных конференций на базе нашего вуза. Он создавал все условия для того, чтобы участники конференций работали в деловой обстановке и не испытывали бытовых сложностей. После проведения VI популяционного семинара на базе нашего института кафедра биологии стала регулярно проводить научные конференции по экологической тематике и естественно-научному образованию. В период с 2002 г. по настоящее время в Нижнетагильском педагогическом институте было проведено 16 Всероссийских научно-практических конференций, в том числе 3 с международным участием:

VI Всероссийский популяционный семинар «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии». Н-Тагил, 2-6 декабря 2002 г.

I Всероссийская научно-практическая конференция «Экология промышленного региона и экологическое образование». Нижний Тагил, 2004.

II Всероссийская научно-практическая конференция «Экологические системы: фундаментальные и прикладные исследования». Нижний Тагил, 24–27 марта, 2008.

I Окружная научно-практическая конференция «Актуальные проблемы и перспективы развития естественнонаучного образования». Нижний Тагил, 31 марта 2009 г.

III Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием «Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования». Нижний Тагил, 1–5 марта 2010 г.

II Всероссийская научно-практическая конференция «Актуальные проблемы и перспективы развития естественнонаучного образования». Нижний Тагил, 30–31 марта 2011 г.

IV Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием «Биологические системы: устойчивость, механизмы и принципы функционирования». Нижний Тагил, 26–29 марта 2012 г.

III Всероссийская научно-практическая конференция «Актуальные проблемы и перспективы естественнонаучного образования». Нижний Тагил, 16 апреля 2013 г.

IV Всероссийская научно-практическая конференция «Актуальные проблемы и перспективы развития естественнонаучного образования». Нижний Тагил, 25–26 марта 2015 г.

V Всероссийская научно-практическая конференция «Актуальные проблемы и перспективы развития естественнонаучного и физико-математического образования». Нижний Тагил, 29–30 марта 2016 г.

V Всероссийская научно-практическая конференция (с международным участием) «Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования». Нижний Тагил, 1–4 марта 2017 г.

VII Всероссийская научно-практическая конференция «Актуальные проблемы и перспективы естественнонаучного и физико-математического образования». Нижний Тагил, 28–29 марта 2019 г.

VIII Всероссийская научно-практическая конференция «Актуальные проблемы и перспективы естественнонаучного и физико-математического образования». Нижний Тагил, 31 октября 2020 г.

IX Всероссийская научно-практическая конференция «Актуальные проблемы и перспективы развития естественнонаучного и физико-математического образования». Нижний Тагил, 26 марта 2021 г.

X Всероссийская научно-практическая конференция «Актуальные проблемы и перспективы развития естественнонаучного и физико-математического образования». Нижний Тагил, 21 мая 2022 г.

XI Всероссийская научно-практическая конференция «Актуальные проблемы и перспективы развития естественнонаучного образования». Нижний Тагил, 31 марта 2023 г.



Фото 7. Открытие выставки, посвященной науке в институте филологии и массовых коммуникаций (2010 г.)

«Во славу Российской науки, во имя истины, во благо Академии!» – эти слова стали лозунгом на открытии выставки, посвященной науке института филологии и массовых коммуникаций в 2010 г. (фото 7). Они по праву относятся к В. И. Смирнову.

Посвящая данную статью памяти ректора В. И. Смирнова, мы отдаем дань уважения той стороне его управленческой деятельности, которая была связана с развитием экологического образования в городе Нижний Тагил, с пониманием важности выполнения фундаментальных научных исследований в области экологической токсикологии на территории крупного промышленного центра Среднего Урала и роли новых знаний, полученных в ходе выполнения исследований научно-педагогическими коллективом вуза, в образовательном процессе, связанном с подготовкой учителя естественнонаучных профилей.

ПРИМЕЧАНИЯ

Зона экологического бедствия (эл. ресурс). URL: <https://mchs.gov.ru/ministerstvo/o-ministerstve/terminy-mchs-rossii/term/1006>.

Дата обращения 01.04.2024

История экологии и «зеленого» движения» (эл. ресурс). URL: http://historyntagil.ru/history/2_20_181.htm. Дата обращения: 01.04.2024

НТГСПА : 70 дней в семидесятилетней истории / Отв. ред. В.И. Смирнов; Нижнетагильская социально-педагогическая академия. Нижний Тагил, 2009. 304 с.

Общее экологическое образование детей и учащейся молодежи г. Нижний Тагил: задачи, содержание, пути осуществления. Авт-составители: В. И. Смирнов, С. А. Ноздрин, 1997. 15 с.

Смирнов В. И. Общая педагогика: в тезисах, дефинициях, иллюстрациях. Изд-во: Педагогическое общество, 2000. 416 с.

УДК 582.736

Жукова О. В.

Марийский государственный университет
г. Йошкар-Ола, Россия

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ИНВАЗИОННЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *LUPINUS POLYPHYLLUS* LINDL.

Описаны онтогенетические состояния *Lupinus polyphyllus* Lindl. на основании полевых сборов, выполненных на территории Республики Марий Эл, дана характеристика онтогенетических спектров инвазионных ценопопуляций вида.

Ключевые слова: *Lupinus polyphyllus*, инвазионный вид, ценопопуляция, онтогенетические состояния, онтогенетический спектр.

ONTOGENETIC STRUCTURE OF THE INVASIVE COENOPOPULATIONS LUPINUS POLYPHYLLUS LINDL.

The ontogenetic states *Lupinus polyphyllus* Lindl. has been described on the basis of field collection from Mari El Republic, ontogenetic spectra's characteristic of the invasive coenopopulations has been done.

Key words: *Lupinus polyphyllus*, invasive species, coenopopulation, ontogenetic states, ontogenetic spectra.

Воздействия инвазионных видов на экосистемы стали особенно заметными со второй половины XX столетия (Дгебуадзе, 2002). Люпин многолистный (*Lupinus polyphyllus* Lindl.) включён в «Чёрную книгу флоры Средней России» (Виноградова и др., 2009). Это вид-трансформер, исследование его биологических особенностей является актуальным. Цель работы – изучить онтогенетическую структуру некоторых ценопопуляций *L. polyphyllus* на территории Республики Марий Эл (РМЭ).

Люпин многолистный – травянистый двулетник или короткоживущий многолетник из семейства бобовые (Палибин, 1945; Майсурян, Атабекова, 1974). На территории РМЭ этот вид с 1932 г. применялся в лесном хозяйстве (Незабудкин, 1957), сейчас возделывается, часто дичает на лесных опушках, обочинах дорог, краях полей (Абрамов, 1995). Первые сборы *L. polyphyllus* из естественных условий произрастания в музее-гербарии «YOLA» им. Н. В. Абрамова датированы 1962 г. (Жукова, 2013).

Материал собран в юго-западных окрестностях пгт. Куженер у поля, засеянного овсом посевным (*Avena sativa* L.), в начале июля 2013 г. Исследовано пять ценопопуляций (ЦП) *L. polyphyllus*: одна в кювете асфальтовой дороги, две в полевозащитной лесополосе, состоящей из берёзы повислой (*Betula pendula* Roth.) (высота около 2 м) и ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) Karst.) (менее 0,5 м), две на опушке полевозащитной лесополосы. В каждой ЦП провели стандартные геоботанические описания, на 10-12 площадках размером 1 м² были выкопаны и загербаризированы все растения люпина. Объем выборки составляет 570 особей.

Онтогенетические состояния особей *L. polyphyllus* выделяли по совокупности качественных морфологических признаков в соответствии с периодизацией онтогенетических состояний, предложенной Т. А. Работновым (1950), общепринятыми обозначениями онтогенетических состояний (Уранов, 1975). Растения прегенеративного периода имеют побег розеточного типа. Ювенильные (j) растения чаще с двумя пальчатосложными листьями с 6-8 ланцетными листочками и отмирающими семядольными листьями. Главный корень 2-5 мм в диаметре. Имматурные (im) растения не имеют семядольных

листьев, число листочков у листа больше 8. Главный корень 5-7 мм в диаметре. Виргинильные (v) растения с листьями, по размеру напоминающими листья растений генеративного периода, с 10-15 листочками. Главный корень 10-13 мм в диаметре, имеет азотофиксирующие клубеньки.

Переход в молодое генеративное состояние (g_1), по-видимому, чаще всего происходит на следующий год с начала развития растения. В этом онтогенетическом состоянии имеются единичные вегетативные розеточные побеги, удлиненные монокарпические генеративные побеги с моноподиальным типом ветвления, формируется двух-трехглавый каудекс. Диаметр главного корня более 25 мм. В средневозрастном генеративном состоянии (g_2) образуется несколько вегетативных розеточных побегов, значительное количество (12 и более) генеративных побегов, присутствует мощный многоглавый каудекс. У старых генеративных (g_3) растений генеративные побеги единичны, каудекс с выраженными процессами разрушения.

В постгенеративном периоде у субсенильных (ss) растений вегетативные розеточные побеги с мелкими листьями, присутствуют сохранившиеся основания генеративных побегов прошлых лет, каудекс разрушается.

Анализируя онтогенетические спектры, вычисляли индекс возрастности ЦП Δ (средняя возрастность ЦП) (Уранов, 1975), индекс восстановления (отношение числа прегенеративных особей к сумме прегенеративных и генеративных), индекс старения (отношение числа постгенеративных к общему числу особей) (Глотов, 1998), индекс эффективности ω (средняя эффективность ЦП) (Животовский, 2001). Сравнение параметров онтогенетических спектров проводили в программе «OntoParam» (Программа для оценки и сравнения параметров онтогенетических спектров популяций растений и лишайников при гетерогенности выборки, 2014).

Во всех ЦП *L. polyphyllus* выступает в качестве доминанта травяного покрова. Плотность растений люпина от 4,6 шт./м², максимальная – 22,7 шт./м² в кювете автомобильной дороги.

Показатели средней возрастности, индекса восстановления, индекса старения ЦП статистически значимо не различаются (соответственно, $P = 0,97$; $P = 0,80$; $P = 0,68$). Суммарный онтогенетический спектр представлен растениями всех онтогенетических состояний, за исключением, проростков, сенильных и отмирающих растений; является одновершинным, левосторонним, с явным максимумом на иматурных растениях.

ЦП *L. polyphyllus* является нормальной неполночленной (рисунок). Значение средней возрастности (0,14, 95%-ный доверительный интервал 0,108-0,165) свидетельствует о том, что ЦП является нормальной молодой. Высокое значение индекса восстановления (0,81, 95%-ный доверительный интервал 0,740-0,884) указывает на многочисленность особей прегенеративного периода. Значение индекса старения (0,01, 95%-ный доверительный интервал 0,002-0,021) соответствует малой доле особей постгенеративного периода. Наблюдается высокая эффективность семенного самоподдержания ЦП. По

классификации «дельта-омега» Л. А. Животовского (2001) ЦП *L. polyphyllus* является нормальной молодой.

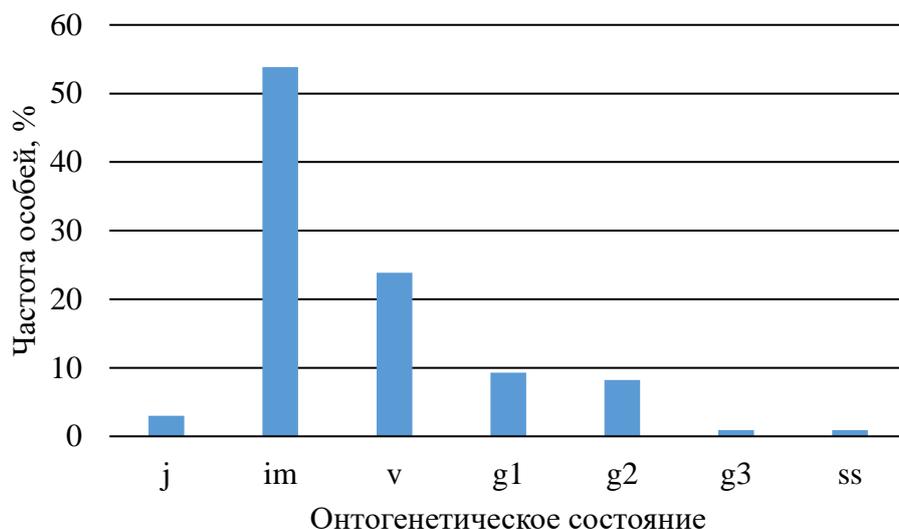


Рисунок. Суммарный онтогенетический спектр *L. polyphyllus*

В 2022 г. ЦП в кювете была нарушена по причине строительства автомобильной дороги. Представляет интерес наблюдение за процессом восстановления травяного покрова и участие в его составе *L. polyphyllus*.

Автор с благодарностью помнит обсуждение работы с Николаем Васильевичем Гловым.

ПРИМЕЧАНИЯ

Абрамов Н. В. Конспект флоры Республики Марий Эл. Йошкар-Ола, 1995. 192 с.

Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. Черная книга флоры Средней России. М., 2009. 494 с.

Глов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. Ч. 1. С. 146–149.

Дгебуадзе Ю. Ю. Проблемы инвазий чужеродных организмов // Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов: сборник материалов Круглого стола Всероссийской конференции по экологической безопасности России. М.: ИПЭЭ им. А. Н. Северцева, IUCN (МСОП), 2002. С. 11–14.

Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.

Жукова О. В. Распространение люпина многолистного (*Lupinus polyphyllus* Lindl.) на территории Республики Марий Эл // Современная ботаника в России. Труды XIII Съезда Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова

Волжского бассейна» Т. 2: Систематика и география сосудистых растений. Сравнительная флористика. Геоботаника. Тольятти: Кассандра, 2013. С. 27–29.

Майсурян Н. А., Атабекова А. И. Люпин. М.: Колос, 1974. 463 с.

Незабудкин Г. К. О культуре люпина многолетнего в Марийской АССР. Йошкар-Ола, 1958. 36 с.

Палибин И. В. Род Люпин – *Lupinus* L. // Флора СССР Т. XI. М.-Л.: Изд-во академии наук СССР, 1945. С. 48–50.

Программа для оценки и сравнения параметров онтогенетических спектров популяций растений и лишайников при гетерогенности выборки «OntoParam». MapГУ: URL: <http://marsu.ru/structur/BasicUnits/fackultet/bhf/program.php> (дата обращения: 21.02.2014).

Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяции для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. 1950. Вып. 1. С. 465–483.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.

УДК 578.2

Иброгимова П. К., Чернигова П. И., Шмаков П. Ф., Свинин А. О.

Тюменский государственный университет

г. Тюмень, Россия

ПЕРВЫЙ СЛУЧАЙ ДЕТЕКЦИИ РАНАВИРУСА В ПОПУЛЯЦИЯХ РЫБ В РОССИИ

Впервые детектируется ранавирус у рыб в России в популяциях ротаноголовешки, *Perccottus glenii* (Dybowski, 1877), из водоемов Тюменской области. В работе обсуждается широкое распространение вируса, его гостальность, возможность смены хозяев и вирулентность.

Ключевые слова: ранавирус, ПЦР в настоящем времени, *Perccottus glenii*.

Ibrogimova P. K., Chernigova P. I., Shmakov P. F., Svinin A. O.

University of Tyumen

Tyumen, Russia

FIRST CASE OF RANAVIRUS DETECTION IN FISH POPULATIONS FROM RUSSIA

Ranavirus was detected for the first time in populations of the sleeper, *Perccottus glenii* (Dybowski, 1877), from reservoirs of the Tyumen region. The wide distribution of the virus, hostality, possibility of host switching and virulence were discussed.

Key words: *Ranavirus*, qPCR, *Perccottus glenii*.

Введение

Глобальное потепление ведет к изменению локального климата и распространению инфекционных заболеваний, а появление инфекционных заболеваний, имеющих широкий круг хозяев, может оказать серьезное воздействие на функционирование сообществ и стало одной из главных угроз биоразнообразию (Altizer et al., 2013; Johnson et al., 2013a, 2016). Наблюдаемое снижение биоразнообразия, в свою очередь, вновь повышают риски распространения инфекционных заболеваний в дикой природе и, как следствие, у сельскохозяйственных животных и человека (Johnson et al., 2013b).

Изменение климата связывают с наблюдаемым быстрым расширением ареалов ранавирусов, более успешно реплицирующимся при повышенных температурах (Price et al., 2014). Ранавирусы (*Ranavirus*) принадлежат к двухцепочечным ДНК-содержащим вирусам семейства Iridoviridae (Chinchar, 2002) и представляют большую угрозу для пойкилотермных позвоночных, вызывая массовую смертность в популяциях рыб и амфибий (Whittinton et al., 2010; Juhász et al., 2013; Price et al., 2014; Duffus et al., 2015). Существует семь признанных видов ранавирусов, три из которых, вирусы ATV, BIV и FV3, поражают преимущественно амфибий (Granoff et al., 1966; Speare, Smith, 1992; Chinchar, 2002; Jancovich et al., 2003), однако вирусы BIV и FV3 способны инфицировать не только земноводных, но и виды рыб (Mao et al., 1997). Ранавирусы отличаются широким спектром заражаемых видов (Duffus et al., 2015) и зарегистрированы у 175 видов 53 семейств эктотермных позвоночных в Северной и Южной Америке, Европе, Азии, Австралии (Price et al., 2014) и найдены в Африке (Vox et al., 2021). Они обладают способностью быстро адаптироваться к новым хозяевам и передаваться между особями видов, принадлежащих разным классам позвоночных (Brenes et al., 2014a; b). У ряда хозяев ранавирусная инфекция может протекать без клинической картины, при проявлении вызывает повреждение кожи, язвы и геморрагии (Price et al., 2014).

Число исследований, посвященных детекции ранавирусов в популяциях амфибий, значительно превышает таковое для популяций рыб. Ранавирус у рыб был обнаружен в Китае (Qin et al., 2024), Австралии (Whittinton et al., 2010), Таиланде (Prasankok et al., 2005), Польше (Borzum et al., 2015), Венгрии (Juhász et al., 2013) и других странах. Ранавирусы могут попадать на предприятия аквакультуры (Juhász et al., 2013; Borzum et al., 2015; Zhang et al., 2020; Qin et al., 2024) и тем самым наносить определенный экономический ущерб. На территории России проведено всего два исследования по детекции ранавирусов в популяциях амфибий (Reshetnikov et al., 2014; Lisachov et al., 2022), однако, несмотря на важность проблемы, детекции ранавируса в популяциях рыб до сих пор проведено не было.

Материалы и методы

Сбор материала был проведен в июле 2023 г. Скрининг рыб был проведен в рамках проекта по масштабному скринингу патогенов пойкилотермных позвоночных в Западной Сибири. Всего было отловлено 57 особей *Perccottus glenii* (Dybowski, 1877) из трех локалитетов в городе Тюмень и его

окрестностях: озеро Алебашево в черте города ($n = 16$; 57.179 N, 65.575 E), пруд в микрорайоне «Солнечный» ($n = 19$; 57.182 N, 65.559 E) и озеро Кулаково в Тюменской области ($n = 22$; 57.222 N, 65.237 E). Пойманные рыбы зафиксированы в 70% этаноле. Посткамеральная обработка включала диссекцию рыб с последующим извлечением печени стерильными ножницами в лабораторных условиях.

Выделение ДНК проведено с помощью набора для выделения геномной ДНК из клеток, тканей и крови (Биолабмикс, Новосибирск, Россия) и HiPure Universal DNA Kit (Magen, Китай). Детекция ранавирусной ДНК проведена с помощью ПЦР в настоящем времени по протоколам, описанным ранее (Leung et al., 2017; Lisachov et al., 2022). Использованы зонды TaqMan и два набора праймеров: один из них специфичен фрагменту вирусного гена МСР, второй специфичен ультраконсервативному локусу EBF3N позвоночных. Каждый из образцов амплифицировался в двух повторностях. В качестве положительного контроля использовала ДНК, выделенная из печени съедобной лягушки, *Pelophylax esculentus*, из Венгрии, погибшей от ранавирусной инфекции (предоставлена в 2021 г. В. Балашем, Университет ветеринарных наук Брно, Чехия). Объем ПЦР составлял 15 μ l: 7,5 μ l Биомастер HS-qPCR, 0,5 μ l каждого из 4 праймеров в концентрации 0,5 μ M, 0,25 μ l каждого из двух зондов в концентрации 0,25 μ M, 3 μ l безнуклеазной воды и 2 μ l ДНК. Амплификация проводилась в течение 60 циклов с температурой отжига 60 °C при помощи амплификатора BioRad CFX96.

Результаты и обсуждение

В ходе скрининга на ранавирусную инфекцию популяций рыб ранавирус был детектирован в нескольких экземплярах ротана из водоемов г. Тюмень и его окрестностей. Тем не менее, вирусная нагрузка в трех из четырех положительных образцов была сравнительно низкой, тогда как в одном образце был получен положительный результат в трех повторностях. Средний показатель относительных единиц флуоресценции был равен 748 для 45 цикла амплификации. Амплификация ранавирусной ДНК начиналась с 35 цикла, ДНК позвоночных – с 20 цикла, положительного контроля – с 25 цикла. Все исследованные образцы ДНК показали амплификацию гена EBF3N. Дальнейшее секвенирование фрагмента гена вируса МСР позволит определить его принадлежность и филогенетические взаимосвязи с известными генетическими линиями ранавирусов.

Таким образом, ранавирус детектирован в озере Кулаково Тюменской области (57.222 N, 65.237 E), а частота заражения ранавирусом для популяции ротанов в этом водоеме составила 4,6%. Интересно отметить, что озеро Кулаково находится в 5,5 километрах от водоема, в котором была обнаружена серая жаба, зараженная ранавирусом (Lisachov et al., 2022).

Массовой смертности, наблюдаемой в популяциях рыб, зараженных ранавирусом, в исследуемых популяциях ротанов не обнаружено. У одного из исследованных образцов было обнаружено покраснение в районе жаберных крышек, однако результаты количественной ПЦР на ранавирусную инфекцию

оказались отрицательными для данной особи и, вероятно, оно было вызвано иными причинами.

Низкая зараженность особей может быть объяснена неоптимальной для распространения вируса температурой воды в исследуемых водоемах. Наиболее благоприятный температурный режим для репликации ранавирусов составляет от 12 до 32 °C (Chinchar, 2002; Brand et al., 2016). Сбор ротанов проведен в летний период, когда документируется наибольшая смертность от ранавируса (Brunner et al., 2015). Это может быть связано с тем, что *Percocottus glenii* способны выживать в неблагоприятных условиях: в засушливых, загрязненных или замерзших водоемах, а также в местах с низким содержанием кислорода в воде (Lushchak, Vagnyuikova, 2007; Koščo et al., 2008). Вероятно, они менее восприимчивы к вирусным и паразитологическим инфекциям и более устойчивы к смертности от патогенов. Однако ротаны, представляя собой высоко инвазивный вид, могут служить векторами для распространения инфекции.

Дальнейшие исследования по детекции данных патогенов на территории России могут дополнить знания об их распространении, уровне зараженности в популяциях хозяев, выявить потенциальные векторы, а также принять меры контроля с целью сохранения редких видов рыб и амфибий и снижению негативного влияния на экосистемы.

ПРИМЕЧАНИЯ

Altizer S., Ostfeld R. S., Johnson P.T.J, Kutz S., Harvell C. D. Climate Change and Infectious Diseases: From Evidence to a Predictive Framework // *Science*. 2013. Vol. 341. P. 514–519.

Borzym E., Karpińska T. A., Reichert M. Outbreak of ranavirus infection in sheatfish, *Silurus glanis* (L.), in Poland // *Pol. J. Vet. Sci.* 2015. Vol. 18. № 3. P. 607–611.

Box E. K., Cleveland C. A., Subramaniam K., Waltzek T. B., Yabsley M. J. Molecular Confirmation of *Ranavirus* Infection in Amphibians From Chad, Africa // *Front. Vet. Sci.* 2021. Vol. 8. P. 733–939.

Brand M. D., Hill R. D., Brenes R., Chaney J. C., Wilkes R. P., Grayfer, L., Miller D. L., Gray M. J. Water temperature affects susceptibility to ranavirus // *Ecohealth*. 2016. Vol. 13. № 2. P. 350–359.

Brenes R., Gray M. J., Waltzek T. B., Wilkes R. P., Miller D. L. Transmission of ranavirus between ectothermic vertebrate hosts // *PLoS One*. 2014. Vol. 9. № 3. P. 92–476.

Brenes R., Miller D. L., Waltzek T. B., Wilkes R. P., Tucker J. L., Chaney J. C., Hardman R. H., Brand M. D., Huether R. R., Gray M. J. Susceptibility of fish and turtles to three ranaviruses isolated from different ectothermic vertebrate classes // *J. Aquat. Anim. Health*. 2014. Vol. 26. № 2. P. 118–126.

Brunner J. L., Storfer A., Gray M. J., Hoverman J. T. Ranavirus ecology and evolution: from epidemiology to extinction // *Ranaviruses: Lethal Pathogens of Ectothermic Vertebrates* / Gray M., Chinchar V., Eds. Berlin / Heidelberg, Germany: Springer International Publishing. 2015. P. 71–104.

Chinchar V. G. Ranaviruses (family Iridoviridae): emerging cold-blooded killers // Arch. Virol. 2002. Vol. 147. № 3. P. 447–470.

Duffus A. L. J., Waltzek T. B., Stöhr A. C., Allender M. C., Gotesman M., Whittington R. J., Hick P., Hines M. K., Marschang R. E. Distribution and host range of ranaviruses // Ranaviruses: Lethal Pathogens of Ectothermic Vertebrate Gray M., Chinchar V., Eds. Berlin / Heidelberg, Germany: Springer International Publishing. 2015. P. 9–57.

Granoff A., Came P. E., Breeze D. C. Viruses and renal carcinoma of *Rana pipiens*. I. The isolation and properties of virus from normal and tumor tissue // Virology. 1966. 29: 133–148.

Jancovich J. K., Mao J., Chinchar V. G., Wyatt C., Case S. T., Kumar S., Valente G., Subramanian S., Davidson E. W., Collins J. P., Jacobs B. L. Genomic sequence of a ranavirus (family Iridoviridae) associated with salamander mortalities in North America. Virology. 2003. 316: 90–103.

Juhász T., Woynarovichne L. M., Csaba G., Farkas L. S., Dán Á. Isolation of ranavirus causing mass mortality in brown bullheads (*Ameiurus nebulosus*) in Hungary // Magyar Allatorvosok Lapja. 2013. Vol. 135. № 12. P. 763–768.

Johnson P. T. J., Preston D. L., Hoverman J. T., LaFonte B. E. Host and parasite diversity jointly control disease risk in complex communities // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2013a. Vol. 110. P. 16916–16921.

Johnson P. T. J., Preston D. L., Hoverman J. T., Richgels K. L. D. Biodiversity decreases disease through predictable changes in host community competence // Nature. 2013b. Vol. 494. P. 230–233.

Johnson P. T. J., Wood C. L., Joseph M. B., Preston D. L., Haas S. E., Springer Y. P. Habitat heterogeneity drives the host-diversity-begets-parasite-diversity relationship: evidence from experimental and field studies // Ecol Lett. 2016. Vol. 19. P. 752–761.

Koščo J., Manko P., Miklisová D., Košuthová L. Feeding ecology of invasive *Percottus glenii* (Perciformes, Odontobutidae) in Slovakia // Czech Journal of Animal Science. 2008. Vol. 53. № 11. P. 479–486.

Leung W. T., Thomas-Walters L., Garner T. W., Balloux F., Durrant C., Price S. J. A quantitative-PCR based method to estimate ranavirus viral load following normalisation by reference to an ultraconserved vertebrate target // J. Virol. Methods. 2017. Vol. 249. P. 147–155.

Lisachov A. P., Lisachova L. S., Simonov E. First record of ranavirus (*Ranavirus sp.*) in Siberia, Russia // Herpetozoa. 2022. Vol. 35. № 12. P. 33–37.

Lushchak V. I., Bagnyukova T. V. Hypoxia induces oxidative stress in tissues of a goby, the rotan *Percottus glenii* // Comp. Biochem. Physiol. B. Biochem. Mol. Biol. 2007. Vol. 148. № 4. P. 390–397.

Mao J, Hedrick RP, Chinchar VG. Molecular Characterization, Sequence Analysis, and Taxonomic Position of Newly Isolated Fish Iridoviruses // Virology. 1997. Vol. 229. P. 212–220.

Prasankok P., Chutmongkonkul M., Kanchanakhan S. Characterisation of iridovirus isolated from diseased marbled sleepy goby, *Oxyeleotris marmoratus* // Diseases in Asian aquaculture / Walker P., Lester R., Bondad-Reantaso M. G. Eds. Manila, Philippines. Fish Health Section, Asian Fisheries Society. 2005. P. 197–206.

Price S. J., Garner T. W. J., Nichols R. A., Balloux F., Ayres C., Mora A., Bosch J. Collapse of Amphibian Communities Due to an Introduced Ranavirus // *Curr. Biol.* 2014. Vol. 24. № 21. P. 2586–2591.

Qin Y., Liu H., Mao S., Deng R., Wang Y., Deng S., Zhang P., Yao L. Isolation, identification, and monoclonal antibody development of largemouth bass virus // *Front. Mar. Sci.* 2024. Vol. 10.

Reshetnikov A. N., Sokolov S. G., Protasova E. N. Detection of a neglected introduction event of the invasive fish *Perccottus glenii* using parasitological analysis // *Hydrobiologia.* 2017. Vol. 788. № 1. P. 65–73.

Speare R., Smith J. An iridovirus-like agent isolated from the ornate burrowing frog *Limnodynastes ornatus* in northern Australia // *Dis Aquat Org* 1992. Vol. 14. P. 51–57.

Whittington R. J., Becker J. A., Dennis M. M. Iridovirus infections in finfish – critical review with emphasis on ranaviruses // *J. Fish. Dis.* 2010. Vol. 33. № 2. P. 95–122.

Zhang W., Duan C., Zhang H., Weng S., He J., Dong C. Widespread outbreaks of the emerging mandarinfinch ranavirus (MRV) both in natural and ISKNV-FKC vaccinated mandarinfinch *Siniperca chuatsi* in Guangdong, South China, 2017 // *Aquaculture.* 2020. Vol. 520. № 1. P. 734–989.

УДК 595:713

Ипатов А. В.

*Марийский государственный университет
г. Йошкар-Ола, Россия*

ЧИСЛЕННОСТЬ И ГРУППОВОЙ СОСТАВ ПОЧВЕННЫХ МИКРОАРТРОПОД ЛЕСОПАРКА «СОСНОВАЯ РОЩА» И ГПЗ «БОЛЬШАЯ КОКШАГА»

В работе сравниваются популяции микроартропод городского леса и лесов заповедника. Содержимое проб извлекалось методом эклекторной выгонки. Исследование показало, что численность микроартропод на территории ООПТ в 2-5 раз выше, чем на территории лесопарка.

Ключевые слова: микроартроподы, панцирные клещи, коллемболы, Oribatida, Entomobryomorpha, численность, динамика, групповой состав.

Ipatov A. V.

*Mari State University
Yoshkar-Ola, Russia*

THE NUMBER AND GROUP COMPOSITION OF SOIL MICROARTHROPODS OF THE PINE GROVE FOREST PARK AND THE BOLSHAYA KOKSHAGA GPP

The paper compares the populations of microarthropods of the urban forest and the forests of the reserve. The contents of the samples were extracted by eclectic distillation. The study showed that the number of microarthropods in the protected areas is 2-5 times higher than in the forest park.

Key words: microarthropods, oribatid mites, springtails, Oribatida, Entomobryomorpha, abundance, dynamics, group composition.

Микроартроподы являются одними из самых часто исследуемых групп педобионтов. Благодаря их высокой численности и широкому распространению в почве, они часто используются как биоиндикаторы для изучения состояния почвенных покровов. На территории Республики Марий Эл работы по изучению сообществ почвенных микроартропод были единичными, а исследование динамики сообществ и их группового состава не проводилось. Собственные исследования в данной области выполнены в 2018-2020 году [2, 3].

Цель данной работы – изучение сообществ почвенных микроартропод в условиях естественных и антропогенных биотопов. В этом исследовании проанализирован полевой материал, собранный на пяти пробных площадках на территории лесопарка «Сосновая роща» города Йошкар-Олы и ГПЗ «Большая Кокшага». Используемым методом был отбор почвенных проб с помощью металлической рамки ($5 \times 5 \times 5$ см) в 10 повторениях для каждого учётного срока. Для извлечения микроартропод из проб использовался метод эклекторной выгонки [1].

Общая численность микроартропод варьировала от 228 до 3240,4 экз./дм². В биотопах заповедника численность членистоногих была в 2-5 раз выше, чем на территории городского леса.

В лесопарке «Сосновая роща» численность почвенных микроартропод не превышала 700 экз./дм². В сосняке разнотравном эти значения варьировали от 418,8 до 617,6 экз./дм². Наибольший рост наблюдался с июня по июль. Среди них незначительно преобладали панцирные клещи, составляя около половины от общего числа обнаруженных животных. Коллемболы из группы Entomobryomorpha занимали второе место по численности. Остальные группы почвенных микроартропод были малочисленны (рис. 1).

Численность микроартропод в дубняке липовом варьировала от 240,8 до 408,8 экз./дм². На данном участке в июле и августе стали численно преобладать коллемболы Entomobryomorpha. Особенно сильный прирост коллембол наблюдался в июле, что привело к общему увеличению численности микроартропод (рис. 2).

Численность микроартропод в заповеднике на всех участках была заметно выше, по сравнению с лесопарком. В сосняке лишайниково-мшистом она варьировала от 1969,2 до 3156,4 экз./дм². В данном биотопе в течение всех месяцев абсолютно доминировали панцирные клещи (рис. 3). Рост численности этой группы наблюдался в течение всего периода.

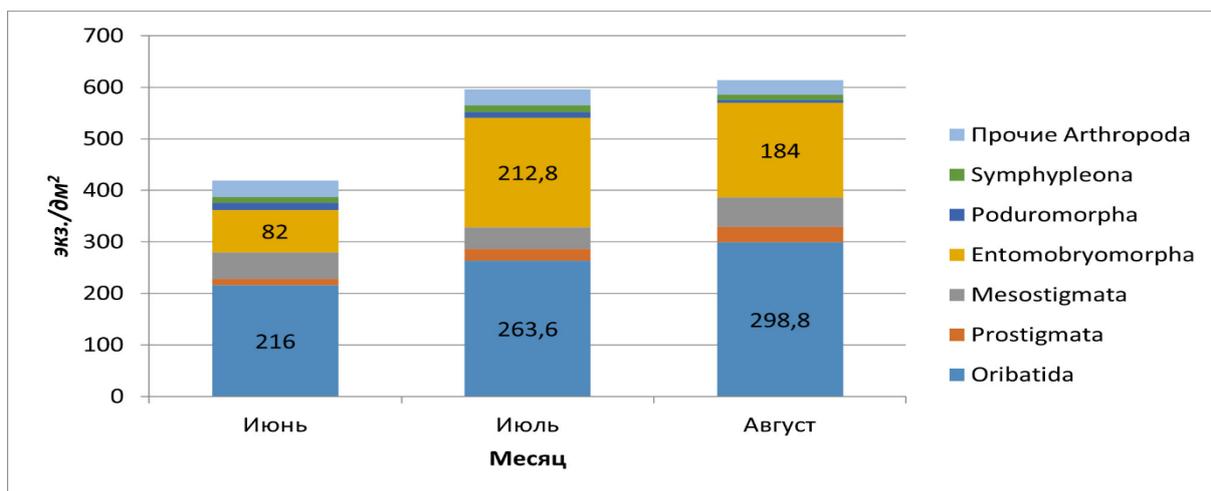


Рис. 1. Численность массовых таксономических групп микроартропод в сосняке разнотравном лесопарка «Сосновая роща», июнь-август 2020 г. (экз./дм²)

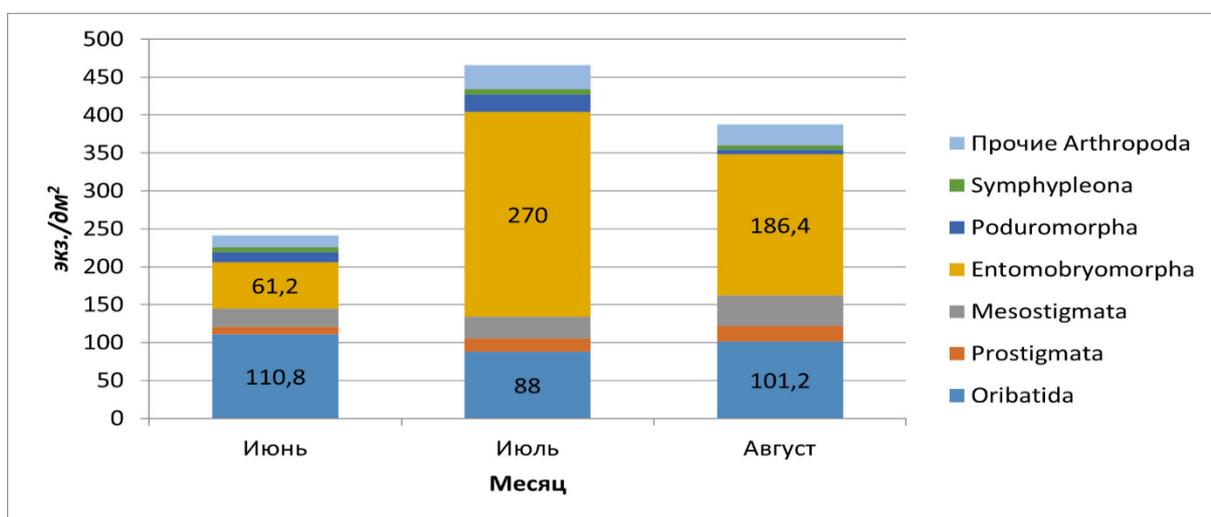


Рис. 2. Численность массовых таксономических групп микроартропод в липняке дубовом лесопарка «Сосновая роща», июнь-август 2020 г. (экз./дм²)

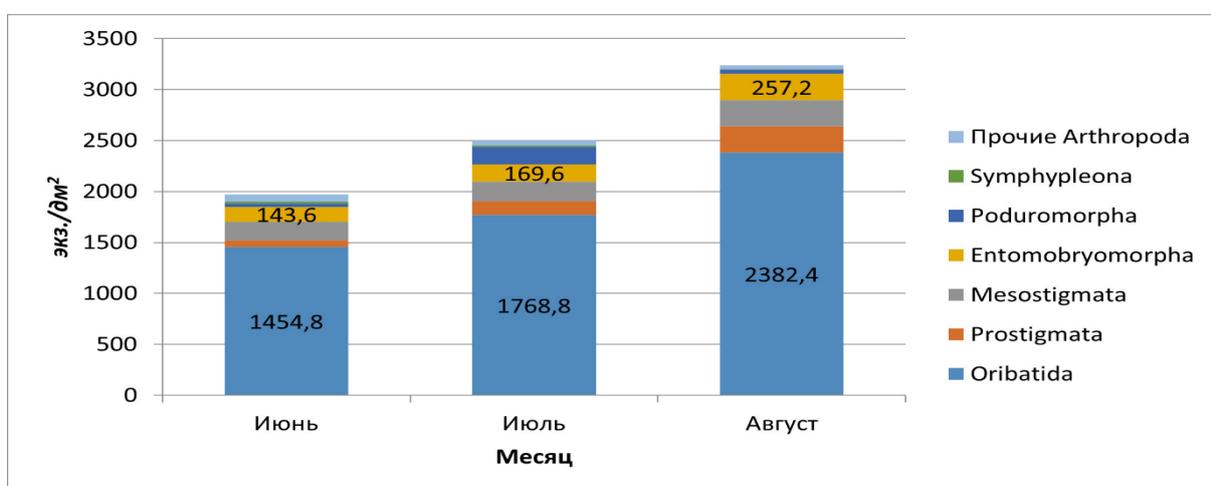


Рис. 3. Численность массовых таксономических групп микроартропод в Сосняке лишайниково-мшистом ГПЗ «Большая Кокшага», июнь-август 2020 г. (экз./дм²)

В дубняке чиново-папоротниковом численность микроартропод колебалась от 1735,2 до 3090,0 экз./дм². Коллемболы Entomobryomorpha на этом участке вносили большой вклад в состав сообщества, но не преобладали над панцирными клещами (рис. 4). В июле наблюдался скачок численности этой группы, сменившийся спадом в августе.

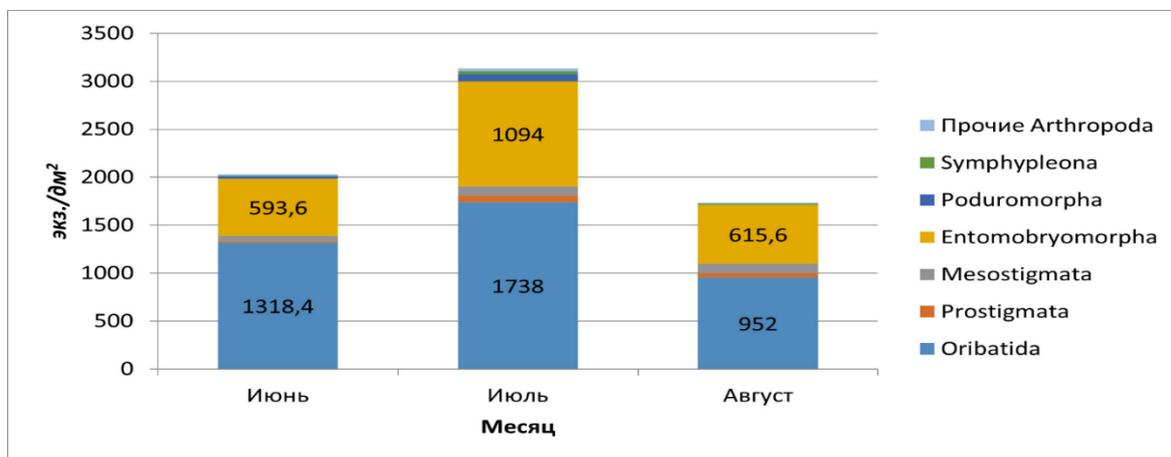


Рис. 4. Численность массовых таксономических групп микроартропод в Дубняке чиново-папоротниковом ГПЗ «Большая Кокшага», июнь-август 2020 г. (экз./дм²)

В ельнике черничном численность микроартропод варьировала от 1506,8 до 2285,2 экз./дм². Структура сообщества сходна с сосняком лишайниково-мшистом, только с большим вкладом других групп (рис. 5).

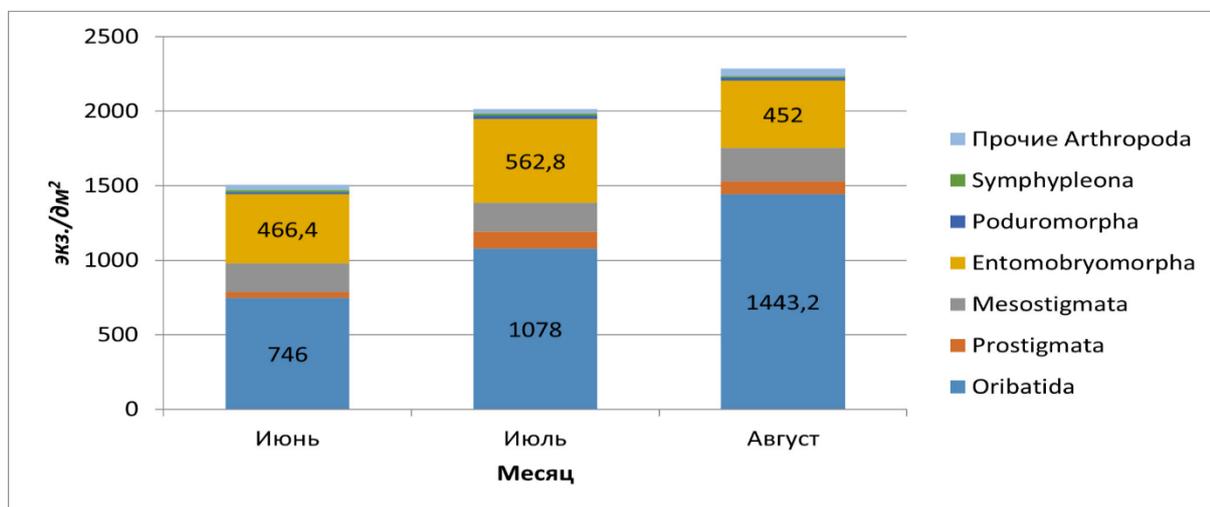


Рис. 5. Численность массовых таксономических групп микроартропод в Ельнике черничном ГПЗ «Большая Кокшага», июнь-август 2020 г.

Также наблюдался рост численности орибатид в течение всего периода.

В результате исследования установлено, что естественные сообщества на территории заповедника имели значительно более высокую численность микроартропод, по сравнению с лесопарком. В городском лесу условия неблагоприятны для массового развития этих животных. Это связано с

уплотнением почвы в местах активного посещения людьми, некоторым недостатком питательных веществ из-за отсутствия сплошного растительного покрова, а также загрязнения из-за близкого расположения человеческой инфраструктуры [3, 4]. Благоприятные условия почвенного покрова заповедника (запас органических веществ, пористость почвы) способствовали существенному росту числа сапрофагов – клещей Oribatida и коллембол Entomobryomorpha. Эти группы имели доминирующее положение среди всех микроартропод на всех участках и определяли динамику численность сообществ в целом.

ПРИМЕЧАНИЯ

Гиляров М. С. Методы почвенно-зоологических исследований. Москва : Наука, 1975. 280 с.

Ипатов А. В. Сравнение численности почвенных микроартропод лесопарка «Сосновая роща» и ГПЗ «Большая Кокшага» / А. В. Ипатов // Студенческая наука и XXI век. 2020. Т. 17. № 2-1 (20). С. 47–49.

Ипатов А. В. Исследования сообществ почвенных микроартропод лесопарка «Сосновая роща» г. Йошкар-Олы // Молодой исследователь: от идеи к проекту : материалы III студенческой научно-практической конференции. 2019. С. 13–14.

Надеждина Т. С. Влияние рекреационной нагрузки на почвообитающих коллембол в лесных ассоциациях / Т. С. Надеждина, Н. А. Кузнецова // Зоологический журнал. 2010. Т. 89. № 5. С. 574–582.

Штирц А. Д. Биоиндикация состояния окружающей среды в экосистемах с различной степенью антропогенной нагрузки / А. Д. Штирц, К. Н. Соколова // Экология родного края: проблемы и пути их решения : материалы XVI Всероссийской научно-практической с международным участием конференции, Киров, 27-28 апреля 2021 года. Том Книга 1. Киров: Вятский государственный университет, 2021. С. 57–62.

УДК 581.6

Ишмуратова М. М.^{1,2}, Ишбирдин А. Р.¹

¹*Уфимский университет науки и технологий
г. Уфа, Россия*

²*Башкирский государственный природный заповедник
п. Саргая, Россия*

ЗАВИСИМОСТЬ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК *PRIMULA MACROCALYX BUNGE* ОТ АНТРОПОГЕННОГО РЕЖИМА

Проведена оценка популяционных показателей *Primula macrocalyx* Bunge (виталитет особей в ценопопуляции, возрастная структура, плотность, индекс

популяционного оптимума) при различных режимах антропогенного влияния (выпас, рекреация, осветление полога леса, изменение почвенных условий) на охраняемых (Башгосзаповедник) и сопредельных с ООПТ территориях. Показано, что популяционный ответ на стресс (комплекс факторов, снижающих продуктивность и виталитет) и синантропизацию растительности определяется множественностью стратегий вида. Для *P. macrocalyx* отмечены проявления R, S и C стратегий жизни. Пластичность стратегий вида определяют его широкую эколого-ценотическую амплитуду.

Ключевые слова: гемеробия, выпас, рекреация, оценка антропогенной нагрузки, популяция, стратегии жизни, Башкирский государственный заповедник, *Primula macrocalyx* Bunge.

Ishmuratova M. M.^{1,2}, Ishbirdin A. R.¹

¹*Ufa University of Science and Technology, Ufa, Russia*

²*Bashkir State Nature Reserve, Sargaya village, Russia*

DEPENDENCE OF POPULATION CHARACTERISTICS OF *PRIMULA MACROCALYX* BUNGE ON ANTHROPOGENIC REGIME

An assessment of the population indicators of *Primula macrocalyx* Bunge (vitality of individuals in the coenopopulation, age structure, density, index of population optimum) was carried out under various modes of anthropogenic influence (grazing, recreation, lightening of the forest canopy, changes in soil conditions) in protected areas (Bash State Reserve) and territories adjacent to protected areas. It has been shown that the population response to stress (a complex of factors that reduce productivity and vitality) and vegetation synanthropization is determined by a multiplicity of species strategies. For *P. macrocalyx*, manifestations of R, S, and C life strategies were noted. The plasticity of a species' strategies determines its wide ecological-coenotic amplitude.

Key words: hemerobia, grazing, recreation, assessment of anthropogenic load, population, life strategies, Bashkir State Reserve, *Primula macrocalyx* Bunge.

Первоцвет крупночашечковый (*Primula macrocalyx* Bunge) многолетний розеточный гемикриптофит, ареал охватывает европейскую часть России, Кавказ, Урал, Западную и Восточную Сибирь, Дальний Восток (заносный). Произрастает преимущественно на хорошо дренированных почвах луговых степей, на опушках, среди кустарников и в мало сомкнутых широколиственных и светлохвойно-мелколиственных лесах. Встречается и на вторичных местообитаниях. Вид является географическим викариантом *Primula veris* L. – близкого по экологии европейского вида, от которого отличается расширенной при цветении чашечкой. *P. macrocalyx* включена в Красные книги Республики Бурятия, Волгоградской, Вологодской, Иркутской, Кировской, Курганской, Самарской, Саратовской, Томской, Тюменской областей, Удмуртской Республики, Чеченской Республики, Чувашская республики. В Республике

Башкортостан фоновый вид с широкой фитоценотической амплитудой: является диагностическим видом синтаксонов луговых степей класса *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947 (Золотарева и др., 2019), широколиственных лесов класса *Quercus-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 и синтаксонов светлохвойно-мелколиственных травяных лесов класса *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* Ermakov, Koroljuk et Latchinsky 1991 (Мартыненко и др., 2003). Как и *P. veris*, который широко исследуется как модельный вид для изучения популяционной пластичности растений в различных эколого-ценотических условиях и режимах антропогенного воздействия на растительность (Brys et al., 2004; Ehrlén et al., 2005; Endels et al., 2005; Lehtilä et al., 2006), *P. macrocalyx* может быть оценен, как индикаторный вид. Особую значимость такие исследования приобретают на ООПТ.

Материал и методы исследования

Исследование проводили в 2021-2023 гг. на территории Башкирского государственного заповедника (БГПЗ) (Бурзянский район, Республика Башкортостан (РБ)) в деревне Саргая (бывшая усадьба заповедника), координаты latitude 53°20'36"N longitude 57°47'03"E и на сопредельной территории (деревня Магадеево).

Всего исследовано 4 ценопопуляции на пробных площадках лесной растительности с разным уровнем и характером антропогенного воздействия (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика пробных площадок на охраняемых (БГПЗ, пос. Саргая) и иных (д. Магадеево) территориях

Пробные площадки, номер	Фитоценозы	Локализация	Действующие факторы
1	Сосняки разнотравные	Кв. 117, выдел 73, долина ручья Большой Башарт	Рекреация
2		Кв. 117, выдел 67, нижняя часть склона г. Башарт	Рекреация, слабый выпас
3		Кв. 118, выдел 75, долина р. Большая Саргая	Выпас, рекреация
4		д. Магадеево, обочина лесной дороги	Отчуждение плодородного слоя, почвенный субстрат с включениями щебня

Оценку пастбищной и рекреационной нагрузки на растительность проводили по показателям гемеробности сообществ, по методике, описанной ранее (Ишмуратова, Ишбирдин, 2022; Ishmuratova, Ishbirdin, 2023).

Гемеробность сообществ определяли по составу видов в геоботанических описаниях. Индивидуальный спектр толерантности видов к комплексному антропогенному фактору оценивали по экологическим шкалам, в которых использована модифицированная система Я. Яласа (Frank, Klotz, 1990), включающая следующие уровни антропо-толерантности: а-, олиго-, мезо-, β-эу-, α-эу-, поли-, и метагемеробность (*a – o – m – b – c – t*, соответственно).

Уровень гемеробии локальных участков рассчитывали по составу видов в фитоценозе, в каждом из которых выполнялось геоботаническое описание. Площадь описания выбирали с учетом принятых в фитоценологии рекомендаций: 400 м² в лесных сообществах, на обочине дороги размер пробной площади составил 20 м². Во всех случаях размер пробной площади был не менее площади выявления парциальной флоры.

Для каждой пробной площадки суммировали число видов с определенной составляющей в спектре гемеробности. Уровень гемеробии (H) рассчитывали, как отношение числа видов с $b-c-p-t$ составляющими в спектре гемеробии к числу видов с $a-o-m$ составляющими.

Счетной единицей являлся парциальный побег. Исследования проведены в соответствие с имеющимися методиками (Методика..., 2020). При выделении возрастных состояний *P. macrocalyx* использовали описания возрастных состояний, рекомендованных ранее (Гонтарь, 1999).

Рассчитывали следующие популяционные индексы: индекс восстановления (Глотов, 1998) ($I_{вос}$) и индекс популяционного оптимума (Работнов, 1950) ($I_{non.on.}$). Индекс популяционного оптимума рассчитывали, как долю генеративных растений от общего числа взрослых растений.

При проведении демографических исследований на каждом участке заложены по 3 пробные площадки размером 1 м². Морфологическая целостность растений оценивалась как усредненный коэффициент детерминации между всеми парами признаков морфологической структуры растения, проводили измерения 30 растений генеративного состояния (g_1).

Оценка виталитета ЦП (IVC) проведена по размерному спектру особей (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004). Градиент ухудшения условий роста выстраивали по показателям индекса виталитета ЦП по размерному спектру особей (IVC). Высокие показатели IVC соответствовали благоприятным условиям роста особей, низкие значения IVC – неблагоприятным условиям роста.

Полученные данные обработаны вариационно-статистическими методами с использованием пакета программ STATISTICA (10.0.228.2).

Результаты и обсуждение

Характеристики исследованных участков приведены в таблице 2.

Популяционные характеристики *P. macrocalyx* на изученных площадках представлены в таблице 3.

Плотность *P. macrocalyx* на пробных площадках колеблется от 26 до 49 шт. на 1 м². Возрастные спектры в ценопопуляциях неполночленные, с отсутствием проростков и ювенильных особей, что связано, по-видимому, с прохождением онтогенетических состояний и/или выпадением возрастных состояний на фоне антропогенного воздействия в виде выпаса и вытаптывания. Неполночленность возрастного спектра связана с отсутствием постгенеративных особей. В возрастных спектрах преобладают виргинильные и генеративные особи.

Усиление антропогенного режима может быть оценено как по уровню гемеробности сообществ (по повышению доли антропотолерантных видов), так

и по снижению виталитета особей (*IVC*) в ценопопуляции. Снижение виталитета растений можно расценивать как снижение продуктивных процессов, вызванных стрессом (Grime, 1979). Однако для этой пары показателей не выявлена ожидаемая зависимость – усиление стресса (снижение виталитета) с возрастанием антропогенной нагрузки. Наоборот, увеличение доли гемеробных видов (антропогенной нагрузки) приводит к повышению виталитета растений в ценопопуляциях (рис. 1).

Таблица 2

Структурные характеристики и уровни гемеробности растительных сообществ при различных антропогенных воздействиях и их сочетаниях

Характеристики пробных площадок и растительных сообществ	Пробные площадки, номер / характер антропогенного воздействия			
	1 рекреация	2 рекреация, слабый выпас	3 выпас, рекреация	4 отчуждение плодородного слоя, осветление полога леса
Размер пробной площади, м ²	400	400	400	20
Сомкнутость крон	0,4	0,6	0,5	0,3
Высота травостоя, см	30	30	15	40
Проективное покрытие травостоя, %	60	85	50	30
Число видов, шт.	33	41	39	35
Уровень гемеробности (<i>H</i>)	0,28	0,39	0,52	0,43

Таблица 3

Популяционные характеристики *Primula macrocalyx* Bunge в Башкирском государственном заповеднике и на иных территориях

№ п.п.	Возрастные состояния, %									<i>I</i> _{вос}	<i>I</i> _{non.on.}	<i>IVC</i>	Плотность особей, 1 м ² , шт.
	<i>p</i>	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g1</i>	<i>g2</i>	<i>g3</i>	<i>ss</i>	<i>s</i>				
1	0	2,4	12,2	36,6	21,8	20,0	7,0	0	0	0,51	0,57	0,77	30
2	0	2,6	5,3	44,7	23,4	19,0	5,0	0	0	0,52	0,51	0,94	49
3	0	0	8,8	41,2	10,0	30,0	10,0	0	0	0,50	0,55	1,06	34
4	0	0	3,6	58,2	28,2	10,0	0	0	0	0,61	0,40	1,23	26

Причиной тому – изменение структуры лесных сообществ под воздействием рекреации и выпаса – осветление полога по причине угнетения до отсутствия возобновления подроста и подлеска (максимальный виталитет растений в ценопопуляции 4 на обочине дороги, где самые низкие сомкнутость крон (0,3) и проективное покрытие травяного яруса (30%), при высокой гемеробности сообщества.

Доля генеративных особей от общего числа взрослых особей в ценопопуляции (индекс популяционного оптимума) возрастает со снижением

витаитета особей (рис. 2). Индекс восстановления возрастает с возрастанием индекса витаитета особей. Мы рассматриваем это как проявление рудеральной стратегии – более интенсивный переход в генеративное состояние при усилении стресса.

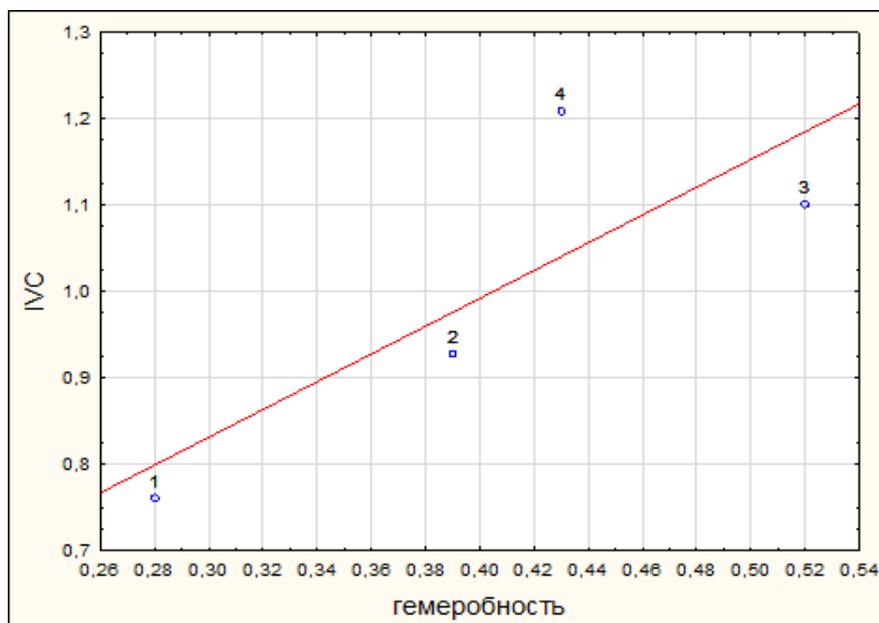


Рис. 1. Зависимость витаитета особей в ценопопуляции *P. macrocalyx* от гемеробности растительных сообществ

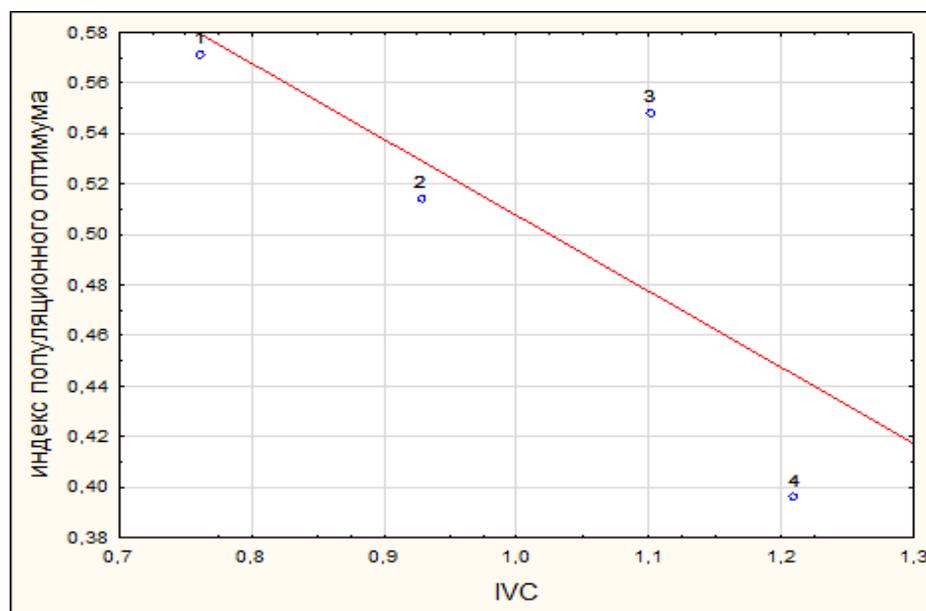


Рис. 2. Зависимость популяционного оптимума *P. macrocalyx* от витаитета особей в ценопопуляции

Стресс-толерантная стратегия *P. macrocalyx* проявляется в снижении морфологической интеграции при усилении антропогенного воздействия на растительность (рис. 3) или угнетающем продуктивные процессы стрессе (рис. 4) и возрастании морфологической интеграции при сильном антропогенном воздействии или стрессе.

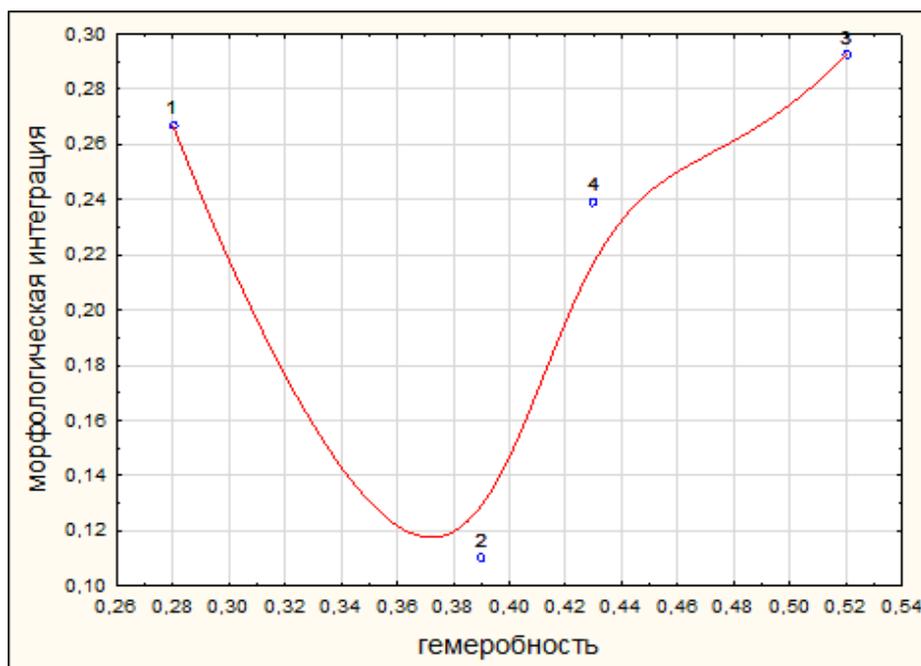


Рис. 3. Зависимость морфологической интеграции растений *P. macrocalyx* от индекса гемеробности растительного сообщества

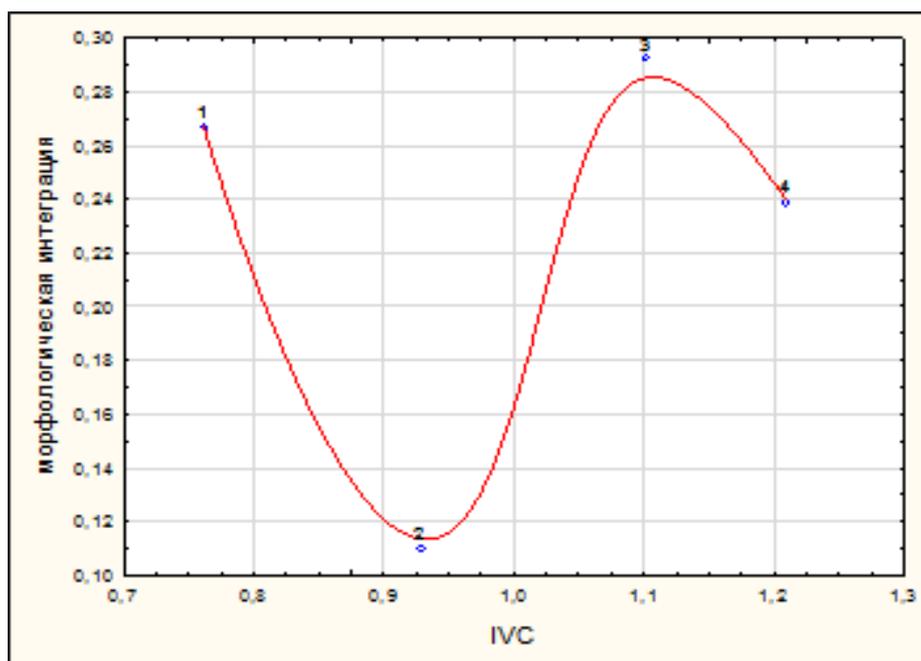


Рис. 4. Зависимость морфологической интеграции растений *P. macrocalyx* от индекса виталитета растений в ценопопуляции (IVC)

В жизненной стратегии *P. macrocalyx* выражена и конкурентная составляющая. Она проявляется в усилении продукционных процессов при увеличении освещенности. Это выражается как в возрастании виталитета растений (IVC), так и в увеличении средней продуктивности зарослей вида в 2-3 раза на ранних этапах восстановительной сукцессии леса после рубок (Жигунова и др., 2014).

Таким образом, для *P. macrocalyx* на территории Башкирского заповедника и сопредельных территориях выявлены неоднозначные проявления

популяционных показателей (демографических, продуктивных, морфологических) при разном характере и интенсивности антропогенного режима, определяемого как снижающее продукцию растений стрессирующее воздействие или оцениваемого как приводящего к изменению структуры и состава растительных сообществ факторов (рекреация, выпас, осветление полога, синантропизация флоры и растительности).

Работа выполнена по теме 1-22-7-1 «Изучение естественного хода природных процессов и явлений, изменений экосистем под воздействием природных и антропогенных факторов на территории Башкирского заповедника на основе программы «Летописи природы» Башкирского государственного заповедника; а также в рамках тем научной школы «Разнообразие, популяционные и онтогенетические механизмы устойчивости, охрана, воспроизводство и рациональное использование растительных ресурсов» Уфимского университета науки и технологий.

ПРИМЕЧАНИЯ

Глотов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений. Жизнь популяций в гетерогенной среде. 1998. Ч. 1. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл. С. 146–149.

Гонтарь Э. М. Онтогенез и возрастная структура ценопопуляций *Primula macracalyx* Bunge в условиях Хакасии и Горного Алтая // Ботан. журнал. 1999. Т. 84. № 7. С. 55–64.

Жигунова С. Н. и др. Ресурсные запасы лекарственных видов растений в сосново-березовых лесах ассоциации *Vupleuro longifolii-Pinetum sylvestris* и производных от них вырубках, доминирующих в центральной части Южного Урала // Вестник Башкирского университета. 2014. Т. 19. №. 3. С. 840–844.

Золотарева Н. В., Королук А. Ю., Ямалов С. М. Сообщества класса *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soo 1947 Месягутовской и Красноуфимской лесостепей (Среднее Предуралье) // Растительность России. 2019. №. 37. С. 29–78.

Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М. Адаптивный морфогенез и экологоценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии. Сб. мат-лов VII Всероссийского популяционного семинара. Сыктывкар, 2004. Ч. 2. С. 113–120.

Ишмуратова М. М., Ишбирдин А. Р. Опыт оценки пастбищной и рекреационной нагрузки на растительность с применением показателя гемеробности видов // Актуальные вопросы охраны биоразнообразия: матер. III Междунар. науч. конф. (г. Уфа, 1-4 ноября 2022 г.) / отв. ред. Ишбирдин А. Р., Уфа: РИЦ УУНиТ, 2022. С. 69–73.

Мартыненко В. Б., Соломещ А. И., Журнова Т. В. Леса Башкирского государственного природного заповедника: синтаксономия и природоохранная значимость. Уфа: Гилем, 2003. 203 с.

Методика изучения популяций редких и ресурсных видов растений на охраняемых природных территориях Республики Башкортостан /

Ишмуратова М. М., Барлыбаева М. Ш., Ишбирдин А. Р. и др.; под ред. М. М. Ишмуратовой. Уфа: Башкирская энциклопедия, 2020. 275 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.

Brys R. et al. The effects of grassland management on plant performance and demography in the perennial herb *Primula veris* // Journal of Applied Ecology. 2004. Т. 41. № 6. С. 1080–1091.

Ehrlén J. et al. Land use and population growth of *Primula veris*: an experimental demographic approach // Journal of Applied Ecology. 2005. Т. 42. № 2. С. 317–326.

Endels P. et al. Rapid response to habitat restoration by the perennial *Primula veris* as revealed by demographic monitoring // Plant Ecology. 2005. Т. 176. С. 143–156.

Frank D., Klotz S. Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR / Halle-Wittenberg: Martin-Luther-Universität. 1990. 32. 167 pp.

Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester e.a.: John Wiley and Sons, 1979. 371 p.

Ishmuratova M. M., Ishbirdin A. R. Application of the hemerobicity index of species to assess pasture and recreational pressure on vegetation // Plant & Fungal Research. 2023. 6 (1): 8–13 <https://doi.org/10.30546/2664-5297.2023.1.8>

Jalas J. Hemerobe und hemechore Pflanzenarten. Ein terminologischer Reformversuch // Acta Fauna Flora Fenn. 1955. 72/11. S. 1–15.

Lehtilä K. et al. Habitat change and demography of *Primula veris*: identification of management targets // Conservation Biology. 2006. Т. 20. № 3. С. 833–843.

УДК 5705

Каримзода А. И., Бобокалонов Д. М.
Таджикский национальный университет
г. Душанбе, Республика Таджикистан

СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ НА НАЦИОНАЛЬНОМ УРОВНЕ В РЕСПУБЛИКЕ ТАДЖИКИСТАН

В статье обобщены проблема сохранения биологического разнообразия в Таджикистане. Признавая важность сохранения биоразнообразия на национальном уровне, Республика Таджикистан ратифицировала Конвенцию о биологическом разнообразии в 1997 г. и как равноправный член мирового сообщества декларировала свои обязательства в рамках данной Конвенции.

Ключевые слова: сохранения, ресурсы, сельское хозяйство, разнообразия, экология, топливо, чужеродные виды.

BIODIVERSITY CONSERVATION AT THE NATIONAL LEVEL IN THE REPUBLIC OF TAJIKISTAN

The article summarizes the problem of biodiversity conservation in Tajikistan. Recognizing the importance of biodiversity conservation at the national level, the Republic of Tajikistan ratified the Convention on Biological Diversity in 1997 and as an equal member of the world community declared its obligations under this Convention.

Key words: conservation, resources, agriculture, diversity, ecology, fuel, alien species.

С учётом настоятельных требований и рекомендаций Международной конвенции о биологическом разнообразии (Рио-де-Жанейро, 1992 г.) вопросы сохранения биоразнообразия и устойчивого использования биологических ресурсов в последние десятилетия представляют особую озабоченность на национальном, региональном и международном уровнях. В связи с этим, учитывая весьма важную значимость сохранения биологического разнообразия, по инициативе Российской Федерации и Республики Таджикистан, Узбекистана, Азербайджана регулярно, каждые два года с привлечением широкого круга учёных и специалистов проводится Международная конференция.

Не является секретом что, биологическое разнообразие продолжает сокращаться, а экологическое равновесие все еще подвергается изменениям. Около 60% экологической системы деградирует или используется безрассудно, что ведет к потере биологического разнообразия и тяжелым последствиям, которые в ближайшие 50 лет могут усугубиться.

В связи с этим Всемирный союз охраны природы выделяет семь основных факторов, способствующих потере биологического разнообразия:

- Утрата и фрагментация естественной среды;
- Конкуренция со стороны инвазивных видов;
- Загрязнение окружающей среды;
- Глобальные климатические изменения;
- Опустынивание;
- Рост населения и чрезмерное потребление;
- Безрассудное использование природных ресурсов.

Большинство из этих факторов является результатом деятельности человека.

Проблема сохранения биологического разнообразия затрагивает наши личные интересы. Биологические ресурсы являются основой, на которой строятся цивилизации. Дары природы позволяют существовать таким самым разнообразным отраслям человеческой деятельности, как сельское хозяйство, косметическая и фармацевтическая промышленность, целлюлозно-бумажная промышленность, овощеводство, строительство и утилизация отходов. Потеря

разнообразия угрожает нашим продовольственным запасам, отдыху и туризму, а также источникам древесины, лекарств и энергии. Она также нарушает важнейшие экологические функции.

Часто возникающая у нас потребность воспользоваться тем или иным природным феноменом, наличие которого мы до этого постоянно игнорировали, бывает важной и непредсказуемой. Мы постоянно исследуем кладовые природы в поисках лекарств от болезней или штамма более устойчивых генов диких растений, который может спасти наш урожай от нашествия насекомых-вредителей. Вдобавок, комплексный механизм взаимодействия различных элементов биологического разнообразия делает планету пригодной для жизни всех видов, включая людей. Наше собственное здоровье, а также здоровье нашей экономики и всего общества людей зависит от непрерывности в работе различных экологических «служб», возможность замены которых представляется не только дорогой, но, практически, невозможной. Эти природные службы разнообразны и многочисленны. Например, практически невозможно заменить в сколь-нибудь заметных масштабах такие службы, как борьба с вредителями, которую ведут различные живые организмы, поедая друг друга, или опыление, которое на повседневной основе осуществляют насекомые и птицы.

В категорию «товаров и услуг», предлагаемых в рамках экосистем, можно включить:

- Обеспечение продовольствием, топливом и волокнами;
- Обеспечение жильем и строительными материалами;
- Фильтрация воздуха и воды;
- Детоксикация и утилизация отходов;
- Стабилизация и смягчение климата;
- Смягчение воздействия наводнений, засух, резких температурных перепадов и силы ветра;
- Повышение плодородия и регенерация почв;
- Опыление растений, в том числе злаковых;
- Борьба с вредителями и болезнями;
- Сохранение и рациональное использование генетических ресурсов как ключевого вклада в селекцию злаков и поголовья скота, производство лекарств и других продуктов;
- Эстетическая и культурная ценность;
- Способность адаптироваться к изменениям.

Следует отметить, что почти во всех регионах земного шара имеют место почти аналогичные угрозы для биологического разнообразия, проявляющиеся в виде деградации мест обитания растений и животных, загрязнения окружающей среды, чрезмерным и нерациональным использованием биологических ресурсов, интродукции чужеродных видов, которые оцениваются в качестве глобальных угроз потери биоразнообразия. С учётом сложившихся обстоятельств интерес к вопросам сохранения биоразнообразия год за годом растёт, и проблема сохранения биоразнообразия становится предметом широкого обсуждения международных конференций, симпозиумов и совещаний.

В связи с этим, оказание всестороннего содействия в сохранении биоразнообразия и устойчивого использования биологических ресурсов является одной из важнейших задач повестки дня XXI века. Республика Таджикистан под руководством Основателя мира и национального согласия, Лидера нации, Президента Республики Таджикистан, глубокоуважаемого Эмомали Рахмона ведет последовательную и дальновидную политику по решению важных и насущных экологических проблем на региональном и глобальном уровнях. Ярким примером этому служит реализация в настоящее время четвертой мировой инициативы Лидера нации Международного десятилетия действий «Вода для устойчивого развития, 2018-2028 гг.». Основатель мира и национального согласия, Лидер нации, Президент Республики Таджикистан, глубокоуважаемый Эмомали Рахмон до 2021 года стал автором 4-х мировых инициатив: «Международный год чистой воды 2003», «Международный год сотрудничества в области воды 2013», «Международное десятилетие действий за воду для жизни 2005-2015», Международное десятилетие действий «Вода для устойчивого развития 2018-2028» и пятая инициатива была предложена в 2005 году как «Международный год защиты ледников», которая ежегодно отмечается 21-го марта как международный день защиты ледников.

Признавая важность сохранения биоразнообразия на национальном уровне, Республика Таджикистан ратифицировала Конвенцию о биологическом разнообразии в 1997 г. и как равноправный член мирового сообщества декларировала свои обязательства в рамках данной Конвенции. Стремительные темпы исчезновения биологического разнообразия на планете заставляют серьезно задуматься о сохранении всего разнообразия существующих форм жизни на Земле.

УДК 911.8: 911.9

*Ковалева Т. А., Зазнобина Н. И.
Национальный исследовательский Нижегородский государственный
университет имени Н. И. Лобачевского
г. Нижний Новгород, Россия*

РОЛЬ ЗЕЛЕННЫХ НАСАЖДЕНИЙ В УГЛЕРОДНОМ РЕГУЛИРОВАНИИ УРБОЭКОСИСТЕМЫ (НА ПРИМЕРЕ Г. НИЖНИЙ НОВГОРОД)

В данной статье рассматривается проблема углеродного регулирования урбанизированных территорий на примере крупного мегаполиса – Нижний Новгород. Авторы рассматривают зеленые насаждения как основной источник поглощения загрязняющих веществ антропогенного происхождения, в частности углерода. Оценены показатели запаса и секвестрации углерода

древесно-кустарниковой растительности с использованием полевого руководства «Understanding i-Tree: Summary of Programs and Methods» и с помощью аллометрических уравнений для оценки надземной биомассы с применением пакета R allodb. Общий запас углерода в древесных насаждениях г. Нижний Новгород составил 2,06 млн. тонн. Секвестрация углерода составила 14,5 тыс. т/га/год. Стоимость запаса углерода в древесных насаждениях оценена на уровне 25,8 млрд руб., а стоимость секвестрации углерода – 182,5 млн руб.

Ключевые слова: углеродное регулирование, запас и секвестрация углерода, зеленые насаждения, древесно-кустарниковая растительность, урбэкосистема, инвентаризация, монетарная оценка.

Kovaleva T. A., Zaznobina N. I.

*Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod – National Research University
Nizhny Novgorod, Russia*

THE ROLE OF GREEN SPACES IN THE CARBON REGULATION OF THE URBAN ECOSYSTEM (ON THE EXAMPLE OF NIZHNY NOVGOROD)

This article examines the problem of carbon regulation of urbanized territories on the example of a large megalopolis – Nizhny Novgorod. Authors consider green spaces as the main source of absorption of pollutants of anthropogenic origin, in particular carbon. Carbon stock and sequestration rates of woody-shrub vegetation were estimated using the field guide Understanding i-Tree: Summary of Programs and Methods and using allometric equations to estimate aboveground biomass using the R allodb package. The total carbon stock in the tree plantations of Nizhny Novgorod amounted to 2,06 million tons. Carbon sequestration amounted to 14,5 thousand tons/ha/year. The cost of carbon reserves in tree plantations is estimated at 25,8 billion rubles and the cost of carbon sequestration is 182,5 million rubles.

Key words: carbon regulation, carbon stock and sequestration, green spaces, tree and shrub vegetation, urban ecosystem, inventory, monetary assessment.

Введение

За последние десятилетия в мире сложилась климатическая тенденция – увеличение среднесуточной температуры воздуха. Долгосрочное повышение средней температуры воздуха ускоряет процесс глобального потепления. Выбросы парниковых газов в атмосферу, в частности монооксида углерода (CO) и диоксида углерода (CO₂) вследствие антропогенной активности, являются основной причиной возникновения данного явления. Крупные города наиболее уязвимы, поскольку представляют собой нестабильную искусственно созданную и поддерживаемую человеком среду. С каждым годом наблюдается рост количества городов и городского населения, что ведет к изменениям теплового баланса урбанизированных пространств. В связи с этим особое внимание уделяется углеродному регулированию. Углеродное регулирование –

это один из инструментов сокращения выбросов парниковых газов. Важную роль в регулировании углерода играют зеленые насаждения. Древесно-кустарниковая растительность, как инструмент оптимизации борьбы с глобальным потеплением, способствует стабилизации микроклимата городских территорий, улучшает качество атмосферного воздуха. Нехватка зеленых насаждений приводит к росту среднесуточных температур, увеличению парникового эффекта. Проблема изменения климата и регулирования углерода актуальна для России в целом. Министерство экономического развития Российской Федерации ведет разработку государственной климатической политики и осуществляет нормативно-правовое регулирование в области ограничения выбросов парниковых газов. Основными документами стратегического планирования в области климатической политики является «Стратегия социально-экономического развития Российской Федерации с низким уровнем выбросов парниковых газов до 2050 года» и Указ Президента Российской Федерации от 4 ноября 2020 г. № 666 «О сокращении выбросов парниковых газов».

Цель работы – оценить запас и секвестрацию углерода древесно-кустарниковой растительностью в административных районах Нижнего Новгорода и дать экономическую оценку полученным результатам.

Объектом исследования является г. Нижний Новгород – это административный центр Приволжского федерального округа и Нижегородской области. Крупнейший по численности населения город в Приволжском федеральном округе и на р. Волге. На территории города насчитывается 144 млн. м² зеленых насаждений, в том числе 144 сквера, 17 парков, 21 бульвара, 6 набережных, 1294 улицы, 10,6 тыс. придомовых территорий, а также леса в черте города площадью около 86 млн. м² (Территориальный орган Федеральной службы статистики). В состав г. Нижний Новгород входят десять административных районов: Автозаводский, Канавинский, Ленинский, Московский, Нижегородский (с учетом курортного посёлка Зеленый город, с лесным массивом площадью 25,6 км²), СП Новинки, Приокский, Советский и Сормовский. На территории каждого района представлены жилые кварталы многоквартирных домов, частная малоэтажная застройка, досуговые зоны, которые включают в себя парковые зоны, лесопарки и скверы, места, используемые горожанами в качестве отдыха. Коммерческие организации и предприятия, формирующие специализацию района и связанную с ней профессиональную структуру. Общая площадь г. Нижний Новгород, включая СП Новинки и Зеленый город составляет 51 496 га (514,9 км²).

Материал и методы

Для оценки запаса и секвестрации углерода древесно-кустарниковой растительностью в г. Нижний Новгород использовались полевой и расчетный методы.

Полевым методом осуществлялось рекогносцировочное обследование территорий административных районов г. Н. Новгород, разработка системы пробных площадей, инвентаризация древесно-кустарниковых насаждений в

соответствии с полевым руководством «Understanding i-Tree: Summary of Programs and Methods». В ходе полевых исследований для каждого дерева оценивались обязательные параметры, представленные в таблице 1 (Understanding i-Tree..., 2021).

Таблица 1

Основные параметры древесной растительности при инвентаризации

Параметр		Описание
Вид		Систематическое положение (род и вид)
Диаметр (DBH)		Диаметр ствола дерева на высоте 1,37 м
Общая высота дерева		Высота от земли до верхушки дерева
Размер кроны	Высота кроны	Высота от основания до верхушки кроны
	Высота ствола до основания кроны	Высота от земли до основания живой кроны
	Ширина кроны	Ширина кроны в двух направлениях: север-юг и восток-запад
	Процент объема кроны, не занятый листьями	Процент объема кроны, не занятый ветвями и листьями
Процент объема кроны, состоящего из мертвых ветвей		Оценка процента объема кроны, состоящего из мертвых ветвей
Освещенность кроны		Количество сторон дерева, получающих солнечный свет сверху (максимум 5)

Расчетный метод применялся для оценки запасов и секвестрации углерода древесно-кустарниковой растительностью, а также их монетарной оценки.

Запас углерода в зеленых насаждениях рассчитывался с помощью аллометрических уравнений для оценки надземной биомассы на основе диаметра ствола дерева на высоте 1,37 м с применением пакета R *allodb* (Gonzalez-Akre et al., 2021), содержащего набор данных из систематически отобранных проанализированных 570 аллометрических уравнений для деревьев умеренного климатического пояса.

На основе измеренных значений диаметра (dbh) с помощью аллометрических уравнений рассчитывались значения надземной биомассы, которые пересчитывались в полную биомассу на основе отношения корней к побегам с коэффициентом 0,26 (Cairns et al., 1997). Оценка биомассы для деревьев с классом освещенности 4-5 умножалась на коэффициент 0.8 (Nowak, 1994). Запас углерода был рассчитан исходя из 50%-й доли в общей древесной биомассе (Chow, Rolfe, 1989).

Секвестрация углерода рассчитывалась на основе оценок годового прироста диаметра. Все виды деревьев разделены на три категории: быстрорастущие, средне- и медленно растущие с базовой скоростью роста 0,43, 0,33 и 0,23 см за 153 дня вегетационного периода соответственно. Поправки к базовой скорости роста делались с учетом: длительности вегетационного периода (для Нижегородской области длительность принята за 125 дней), степени освещенности (для деревьев с классом освещенности 0-1 применялся коэффициент 0,44, для деревьев с классом освещенности 2-3 применялся

коэффициент 0,56), процента мертвых ветвей; высоты дерева. Прирост биомассы дерева рассчитывался как разность биомассы в исходном состоянии и после роста. Пересчет в секвестрацию углерода аналогичен расчету запаса углерода.

Монетарная оценка запаса и секвестрации углерода рассчитывалась на основе ставки \$133 США за тонну углерода по формуле:

$$C_{\text{стоимость}} = C_{\text{биомасса}} \times \$133 \text{ США} \quad (1)$$

где, $C_{\text{стоимость}}$ – стоимостная оценка ежегодного поглощения диоксида углерода, руб.;

$C_{\text{биомасса}}$ – запас углерода в пуле биомассы, тонны С га⁻¹.

Результаты и обсуждение

В результате проведена выборочная инвентаризация зеленых насаждений десяти административных районов крупного мегаполиса г. Н. Новгород (Автозаводский, Канавинский, Ленинский, Московский, Нижегородский с учетом Зеленого города, СП Новинки, Приокский, Советский, Сормовский). Координаты пробных площадей были сгенерированы методом стратифицированной выборки (Stratified Sample/Sample plot) в программном комплексе «i-Tree Eco» согласно градостроительному плану г. Н. Новгород с учетом категории земель (селитебная, промышленная, озелененная, центральная общественно-деловая, специального назначения).

Всего было заложено 864 пробных площади. Их количество пропорционально площади каждого административного района и категории земель. Исключение составил Зеленый Город – посёлок городского типа, административно входящий в состав Нижегородского района г. Нижний Новгород.

В ходе работы инвентаризовано 6287 деревьев, относящихся к 40 видам. Преобладают береза повислая (*Betula pendula*), представленная 1273 стволами, сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), представленная 986 стволами, клен ясенелистный (*Acer negundo*), представленный 937 стволами. Экстраполяция данных на всю территорию г. Н. Новгород позволила оценить, что всего на территории города произрастает 10,5 млн. деревьев (205 экз./га), их средняя высота – 10,6 м, средний диаметр – 16,2 см. Площадь озеленения г. Н. Новгород равна 114 м² зеленых насаждений на одного человека (табл. 2), что соответствует требованиям ВОЗ (<http://www.whodc.mednet.ru>).

Общий запас углерода в древесных насаждениях г. Н. Новгород составляет 2,06 млн. тонн (рис. 1).

Стоимость запаса углерода в древесных насаждениях оценена на уровне 25,8 млрд руб.

Секвестрация углерода составляет 14,5 тыс. т/га/год (рис. 2). Стоимость секвестрации углерода – 182,5 млн руб.

Несмотря на соответствие озелененных территорий города нормативам, в Н. Новгороде существует дисбаланс в распределении зеленых насаждений между административными районами (табл. 2).

Таблица 2

Количественные показатели озеленения г. Нижний Новгород

Район	Кол-во деревьев, экз.	Кол-во деревьев на га (экз./га)	S зеленых насаждений (км ²)	S зеленых насаждений на человека (м ² /чел)
Автозаводский	1 172 938	124	16,8	57,3
Зеленый город	2 360 166	694	25,6	12194,7
Канавинский	792 289	165	12,3	79,8
Ленинский	423 800	163	6,6	47,1
Московский	1 310 047	214	14	113,8
Нижегородский	588 750	168	9,8	76,5
Новинки	441 250	90	6,1	632,4
Приокский	976 543	244	15,9	162,7
Советский	681 147	227	13,7	92,2
Сормовский	1 831 161	188	22,4	135,9
г. Н. Новгород	10 578 094	205	143,3	113



Рис. 1. Запас углерода в древесных насаждениях г. Нижний Новгород

По данным территориального органа Федеральной службы государственной статистики по Нижегородской области (<https://rosstat.gov.ru>), в 2022 году стационарные и передвижные источники выбросили в атмосферный воздух 8 652 тыс. тонн оксида углерода. Результаты исследования показывают, что разница между эмиссией и поглощением углерода составляет 4,17 млн. тонн (8,6 млн. тонн против 2,06 млн. тонн).

Поскольку древесно-кустарниковая растительность принимает прямое участие в углеродном регулировании, важно в полной мере обеспечить городские пространства зелеными насаждениями. Существует значительный потенциал сокращения выбросов углерода в городе в результате сохранения, восстановления и посадки урбанофлоры. Работы по посадке зеленых насаждений имеют относительно низкую себестоимость по сравнению с традиционными очистными сооружениями.

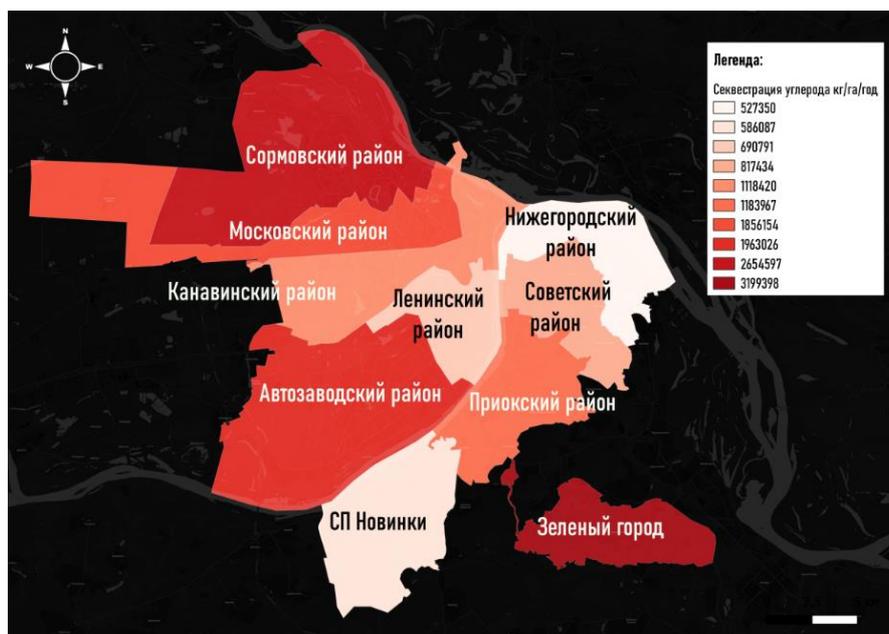


Рис. 2. Секвестрация углерода в древесных насаждениях г. Нижний Новгород

Согласно результатам исследования, стоимость хранимого углерода в древесно-кустарниковой растительности можно оценить в размере порядка 25,8 млрд. рублей. Экологический потенциал зеленой инфраструктуры может быть выше ресурсного при использовании правильного подхода к формированию комфортной и благоприятной городской среды.

ПРИМЕЧАНИЯ

Nowak D. J. Understanding i-Tree: 2021 summary of programs and methods. General Technical Report // Madison, WI: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station. b2021. 100 p.

Cairns M. A., Brown S., Helmer E. H., Baumgardner G. A. Root biomass allocation in the world's upland forests. // *Oecologia*. 1997. Vol. 111. № 1. P. 1–11.

Chow P., Rolfe G. L. Carbon and hydrogen contents of short-rotation biomass of five hardwood species // *Wood and Fiber Science*. 1989. Vol. 21. № 1. P. 30–36.

Gonzalez-Akre E., Paponiot C., Lepore M., Herrmann V., Lutz J. A., Baltzer J. L., Dick C. W., Gilbert G. S., He F., Heym M., Huerta A. I., Jansen P. A., Johnson D. J., Knapp N., Kral K., Lin D., Malhi Y., McMahon S. M., Myers J. A., Anderson-Teixeira K. J. Allodb: An R package for biomass estimation at globally distributed extratropical forest plots // *Methods in Ecology and Evolution*. 2021. Vol. 13. № 2. P. 330–338.

Nowak D.J. Air pollution removal by Chicago's urban forest. // Chicago's urban forest ecosystem: Results of the Chicago Urban Forest Climate Project. General Technical Report NE-186. Radnor, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station. 1994. P. 63–81.

Выбросы наиболее распространенных загрязняющих атмосферу веществ стационарными и передвижными источниками. URL: <https://52.rosstat.gov.ru> (дата обращения: 1.12.2023).

WHO Documentation Centre. URL: <http://www.whodc.mednet.ru> (date of access: 10.12.2023).

*Козырева С. В., Османова Г. О.
Марийский государственный университет
г. Йошкар-Ола, Россия*

**ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭКСПОЗИЦИЙ ПОПУЛЯЦИОННО-
ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО МУЗЕЯ И ЭКСПОНАТОВ
ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО ГЕРБАРИЯ
В ОБРАЗОВАТЕЛЬНОМ ПРОЦЕССЕ**

В статье рассматривается роль Популяционно-онтогенетического музея и гербария в образовательном процессе. Музей является научным и учебным образованием, включен в Евразийскую ассоциацию университетских музеев. Коллекция Онтогенетического гербария, как часть Популяционно-онтогенетического музея официально зарегистрирована в Международном каталоге «Гербарии мира» Нью-Йоркского ботанического сада под акронимом – MARI и в крупнейшей информационной системе «Гербарии России», насчитывает более 6000 смонтированных гербарных листов 623 видов растений. Популяционно-онтогенетический музей как центр изучения и сохранения биоразнообразия, имеет важное научное и образовательное значение.

Ключевые слова: биоразнообразии, онтогенез, онтогенетическое состояние, онтогенетический гербарий, Популяционно-онтогенетический музей, Марийский государственный университет.

*Kozyreva S. V., Osmanova G. O.
Mari State University
Yoshkar-Ola, Russia*

**USE OF EXHIBITS OF THE POPULATION-ONTOGENETIC MUSEUM
AND EXHIBITS OF THE ONTOGENETIC HERBARIUM IN THE
EDUCATIONAL PROCESS**

The article discusses the role of the Population-Ontogenetic Museum and Herbarium in the educational process. The museum is a scientific and educational institution and is included in the Eurasian Association of University Museums. The collection of the Ontogenetic Herbarium, as part of the Population-Ontogenetic Museum, is officially registered in the International Catalog of «Herbaria of the World» of the New York Botanical Garden under the acronym – MARI and in the largest information system «Herbarium of Russia», and has more than 6 000 mounted herbarium sheets of 623 plant species. The Population-Ontogenetic Museum, as a center for the study and conservation of biodiversity, has important scientific and educational significance.

Key words: biodiversity, ontogenesis, ontogenetic state, ontogenetic herbarium, Population-ontogenetic museum, Mari State University.

В настоящее время стремительно возрастает роль музеев и гербариев в образовательном процессе. В музейном деле гербарий всегда будет незаменим, это реальный, натуральный предмет, что-то настоящее к чему можно прикоснуться и увидеть, что реально собрано, это наиболее интересно и познавательно. В музейной экспозиции гербарий не уступает фотографии, а в чем-то и превосходит её. При правильно сделанном гербарии, на одном листе можно сразу рассмотреть все признаки и особенности растения, проследить его развитие в онтогенезе и т.д. Таким образом, взаимосвязь с реальным предметом приобретает огромную ценность, даже большую, чем когда-либо ранее и эта научная ценность гербариев и музеев только растет.

В связи с этим, в 1991 году по инициативе Заслуженного деятеля науки РФ, доктора биологических наук, профессора Людмилы Алексеевны Жуковой, в Марийском государственном университете был создан уникальный Популяционно-онтогенетический музей, который с 15 июля 2008 года официально зарегистрирован на кафедре экологии и включен в Евразийскую ассоциацию университетских музеев (Музеи евразийских университетов..., 2013; Музеи университетов Евразийской ассоциации..., 2016). В настоящее время Л. А. Жукова является научным руководителем музея.

Основная цель работы музея сводится к изучению, сбору, накоплению материалов и информации о внутривидовой биоразнообразии растений разных жизненных форм, а также для обеспечения образовательного процесса и развития науки в вузе.

Популяционно-онтогенетический музей является научным и учебным образованием. Он представлен в виде экспозиций музея, 6 отделов: Общего (Онтогенетический гербарий), Тематического, Начальных этапов онтогенеза, Коллекции плодов и семян, Изотеки, Фототеки и библиотеки, в которой собраны труды ученых, работающих в популяционно-онтогенетическом направлении, насчитывающих более 1800 источников.

Экспозиции Музея включают 24 стенда с гербарными образцами и фотографиями онтогенетических состояний растений разных жизненных форм, гербарными материалами по разным типам поливариантности онтогенеза, плакатами, демонстрирующими онтогенетическую и пространственную структуру ценопопуляций растений и их динамику. Особое внимание уделено истории развития и становления приоритетного для России популяционно-онтогенетического направления, которое успешно развивается в России с середины XX века, благодаря работам Т. А. Работнова (1950), А. А. Уранова (1975) их учеников и последователей. Благодаря экспозициям можно рассмотреть онтогенезы редких видов растений, включенных в Красную книгу Республики Марий Эл и видов, нуждаются в охране. На стенде представлена информация о внешнем виде растения, его статусе, приведены схемы

распространения с указанием мест нахождения вида на карте нашей республики.

Следует отметить, что во многих университетских центрах мира собраны коллекции систематического гербария, насчитывающие миллионы гербарных листов, которые служат основой для изучения флористического биоразнообразия. Крупнейшими и старейшими гербариями являются гербарии в Лондоне (Королевский ботанический сад Кью), в США (Национальный гербарий и гербарий в Нью-Йоркском ботаническом саду), а в нашей стране – Гербарии: Ботанического института (БИН) им. В. Л. Комарова (Санкт-Петербург), МГУ им. М. В. Ломоносова, Московского педагогического, Тверского, Томского и ряда других университетов. В то же время внутривидовое биоразнообразие изучено крайне слабо и практически до сих пор не представлено в этих гербариях. На решение этой научной проблемы направлено создание Онтогенетического гербария в музее. Коллекция Онтогенетического гербария официально зарегистрирована в Международном каталоге «Гербарии мира» Нью-Йоркского ботанического сада под акронимом – MARI и в информационной системе «Гербарии России», которая является частью крупной информационной системы по биологическим ресурсам Российской Федерации.

Онтогенетический гербарий состоит из научной и учебной частей. Научная часть насчитывает более 6000 смонтированных гербарных листов 623 видов растений из 377 родов и 87 семейств; учебная часть – 286 видов из 198 родов и 60 семейств. В основу гербария были положены обширные коллекции, собранные в экспедициях учениками А. А. Уранова и Т. А. Работнова, привезенные из различных районов России и ближнего зарубежья. Сейчас его фонды состоят преимущественно из гербарных образцов растений флоры Республики Марий Эл. Экспонаты в гербарии расположены по алфавиту латинских названий семейств и видов внутри этих семейств. Каталог постоянно обновляется, в нем указаны онтогенетические состояния видов, их количество, места сборов и основные коллекторы. Каждый вид в онтогенетическом гербарии представлен особями в различных онтогенетических состояниях, которые выделяются с использованием концепции дискретного описания онтогенеза с учетом морфологических признаков-маркеров. Работа с образцами Онтогенетического гербария позволяет получить навыки определения онтогенетических состояний растений разных биоморф и применить их для изучения внутривидового биоразнообразия.

Онтогенетический гербарий – это важная научная и учебная часть процесса обучения специалистов естественнонаучного направления. Его роль нельзя переоценить, поскольку проблема биологического разнообразия приобрела глобальный характер, и гербарные коллекции имеют особое значение. Гербарные образцы в своем роде уникальны и при надлежащем хранении, могут служить человеку неограниченно долго, не устаревая, что является важным преимуществом перед другим лабораторным оборудованием.

Тематический отдел содержит материалы по поливариантности индивидуального развития растений, а также гербарий по разнообразию лекарственных растений Республики Марий Эл, насчитывающий 281 вид, гербарий официальных и официальных фармакопейных лекарственных растений РМЭ, гербарий лекарственных растений по группам основных заболеваний.

Отдел начальных этапов онтогенеза представлен альбомами с гербарием 232 видов растений разных жизненных форм из 60 семейств.

В Коллекцию плодов и семян собраны семена и плоды 402 видов растений из 103 семейств.

Изотека включает 336 рисунков онтогенезов растений разных жизненных форм из 66 семейств.

Фототека содержит диски с фотографиями гербарных образцов растений разных жизненных форм на определенных этапах онтогенеза.

Материалы музея используются для работы научными сотрудниками и преподавателями из разных научных центров и вузов России, студентами, магистрантами, аспирантами, докторантами, при чтении лекций, проведении практических занятий, летних полевых практик, а также при проведении экскурсий. Популяционно-онтогенетический музей способствует интенсивному развитию популяционной ботаники и экологии, а Онтогенетический гербарий имеет важное научное и образовательное значение. Они как единственные структуры в популяционно-онтогенетическом направлении являются основной формой представления и сохранения природного и культурного наследия, потому что имеют богатую историю, связаны со многими известными личностями, пробуждают интерес к природе и ее изучению.

ПРИМЕЧАНИЯ

Музеи евразийских университетов в поддержании и развитии общего образовательного пространства: материалы Международной научно-методической конференции / под ред. Э. И. Черняка. Томск: Изд-во Томского ун-та, 2013. 400 с.

Музеи университетов Евразийской ассоциации и их роль в сохранении культурного наследия: материалы II Международной научно-методической конференции / отв. ред. Н. М. Дмитриенко. Томск, 2016. 232 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. Высш. школы. Биол. наука. 1975. № 2. С. 7–33.

*Кропачева Ю. Э., Кишняев И. А., Смирнов Н. Г.
Институт экологии растений и животных УрО РАН
г. Екатеринбург, Россия*

УСПЕХ РАЗМНОЖЕНИЯ БОРОДАТОЙ НЕЯСЫТИ (*STRIX NEBULOSA*) В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ПЛОТНОСТИ ПОПУЛЯЦИИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

Исследование гнездовой биологии бородатой неясыти проводилось с 2016 по 2023 гг. в Ирбитском районе Свердловской области на базе научно-практического центра биоразнообразия «Скородум». Основой данной публикации является оценка успешности гнездования бородатой неясыти в зависимости от численности мелких млекопитающих. Максимальное количество птенцов наблюдалось при высоких пиках численности серых полевок – основных жертв бородатой неясыти. При низкой численности основных жертв также наблюдались успешные попытки гнездования, хоть и с минимальным количеством птенцов, покинувших гнезда. Это показывает то, что оценке численности 2 особи на 100 л-с соответствует состояние популяции серых полевок, которое может обеспечить минимальную кормовую базу для бородатой неясыти в период гнездования.

Ключевые слова: бородатая неясыть, успешность гнездования, основные жертвы, динамика численности.

*Kropacheva Yu. E., Kshnyasev I. A., Smirnov N. G.
Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS
Ekaterinburg, Russia*

BREEDING SUCCESS OF THE GREAT GRAY OWL (*STRIX NEBULOSA*) DEPENDING SMALL MAMMALS POPULATION DENSITY IN THE MIDDLE URALS

Research on the breeding biology of the Great Gray Owl was conducted between 2016 and 2023 in the Irbit district of the Sverdlovsk region, based on the scientific and practical center for biodiversity «Skorodum». The publication assesses the nesting success of the Great Gray Owl depending on the density of small mammal populations. The maximum number of chicks was observed during high peak in the *Microtus voles* population, which is the main prey of the Great Gray Owl. Successful nesting attempts were also observed during a low number of main prey. However, only a minimum number of chicks left the nests. This shows that the estimated number of 2 individuals per 100 trap-days corresponds to the state of *Microtus voles* population, which can provide a minimum basis for the forage base of the Great Gray Owl during the nesting period.

Key words: Great Gray Owl, breeding success, main prey, population dynamics.

Данная работа является частью исследования гнездовой биологии бородатой неясыти на Среднем Урале, которая включает изучение пространственной и временной динамики рациона сов в гнездовой период, видеофиксацию жизни птиц в гнездах и мониторинг населения жертв бородатой неясыти – мелких млекопитающих. Здесь мы ограничиваем задачи оценкой успешности гнездования бородатой неясыти в зависимости от численности мелких млекопитающих.

Исследование проводилось с 2016 по 2023 гг. в Ирбитском районе Свердловской области (восточный склон Урала, предлесостепные леса южной тайги) на базе научно-практического центра биоразнообразия «Скородум». В 2007 г. сотрудниками центра были установлены искусственные гнезда для бородатой неясыти, что обусловило возможность гнездования сразу нескольких пар сов на сравнительно компактной территории: расстояние между наиболее удаленными гнездами составляет 9 км. В период гнездования сов проводились отловы мелких млекопитающих живоловушками. Ловушки были расставлены на 2 суток в пределах 1 км² вокруг заселенных гнезд на расстоянии 10 м друг от друга. Отловами были охвачены сухие и заболоченные участки леса, опушки, заросли кустарников и луга. Отработано 7600 ловушко-суток (л-с), в течение которых отловлено и идентифицировано 374 особи мелких млекопитающих. Для каждого из гнезд оценено число покинувших его птенцов. Для статистического моделирования успешности гнездования использован регрессионный анализ. Зависимыми переменными были: 1) бинарная переменная «успешность гнездования», где успешным считалось такое гнездование, при котором хотя бы один птенец покинул гнездо и 2) количество птенцов, покинувших гнездо. Независимые переменные – численность мелких млекопитающих, и численность основных и альтернативных жертв.

Бородатая неясыть является специализированным миофагом. На исследуемой территории, как и на большей части ареала (Hayward, 1994; Mikkola, 1981), основные жертвы этого хищника – серые полевки. К категории её альтернативных жертв мы относим бурозубок и лесных полевок. Доля этой группы в условиях нехватки основных жертв составляла более 60%. Остальные мелкие млекопитающие единичны в питании бородатой неясыти и относятся к категории сопутствующих жертв (Питание бородатой неясыти, 2019, Смирнов, Кропачева, 2019). В течение исследования мы в основном наблюдали согласованные изменения численности трех категорий жертв (рис. 1), но были и особенности. Так, в 2016 году численность основных и альтернативных жертв была близка к порогу обнаружения при отлове живоловушками, тогда как численность сопутствующих жертв (в данном случае, в основном *Sylvaemus uralensis*), составляла порядка 5 особей на 100 л-с. В 2020 году наблюдался высокий пик численности основных, но не остальных жертв.

Количество заселённых гнезд в год и среднее количество птенцов, покинувших гнезда, приведено в таблице 1.

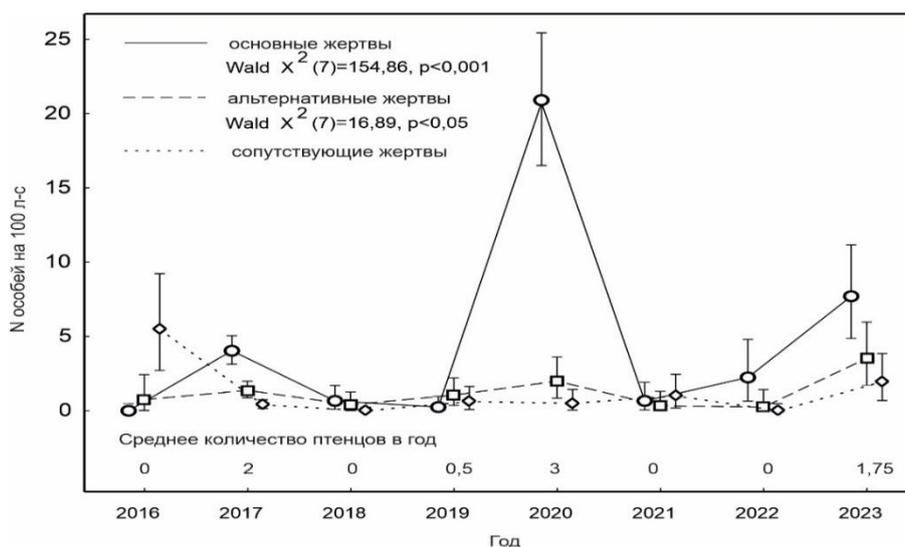


Рис. 1. Динамика численности трех категорий жертв бородастой неясыти

Таблица 1

Количество заселенных гнезд, среднее количество птенцов бородастой неясыти и численность мелких млекопитающих (особей на 100 л-с)

Год	Количество заселенных гнезд	Среднее количество птенцов	Численность мелких млекопитающих	Численность основных и альтернативных жертв	Численность основных жертв
2016	2	0	6,25	0,75	0,00
2017	5	2	5,53	5,13	4,04
2018	4	0	0,90	0,90	0,50
2019	2	0,5	1,75	1,13	0,25
2020	2	3	23,25	22,75	20,75
2021	2	0	2,00	1,00	0,67
2022	2	0	2,50	2,50	2,25
2023	5	1,75	13,2	11,24	7,70

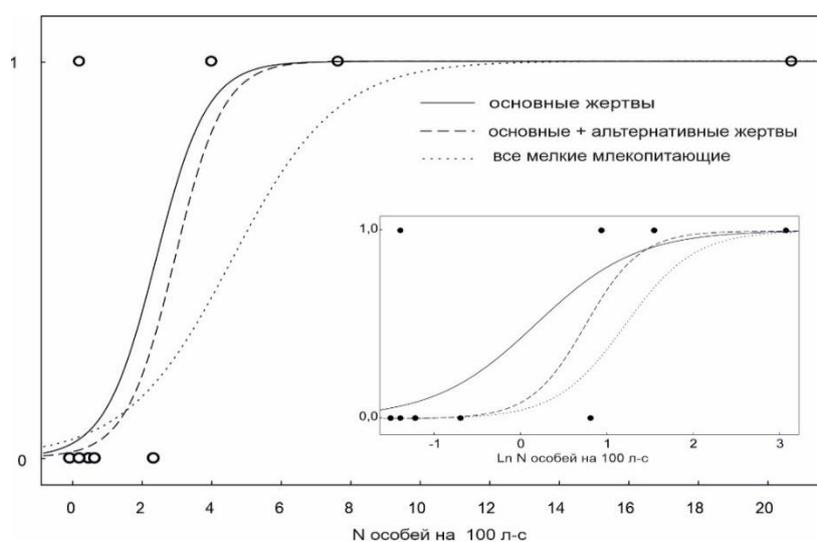


Рис. 2. Успешность гнездования* как функция от наблюдаемой численности мелких млекопитающих (особей/100л-с). Точками обозначена численность основных жертв

* За успешные приняты гнездования, при которых хотя бы один птенец покинул гнездо.

Обращает на себя внимание то, что даже в годы крайне низкой численности полевок совы совершали попытки гнездования. Так, в 2016, 2018, 2021 и 2022 годах бородатые неясыти занимали гнезда и откладывали яйца, но затем оставляли их. Для других территорий сообщалось об отказе от гнездования в годы депрессий численности основных жертв и откочевывании в поисках более благоприятных кормовых условий (Duncan, 1987).

Результаты логит-регрессии показали, что для того, чтобы хотя бы один птенец покинул гнездо, численность основных жертв должна составлять порядка 2 особей на 100 л-с. Общая численность мелких млекопитающих в таком случае составляла 5 особей на 100 л-с (рис. 2, табл. 2).

Таблица 2

Результаты однофакторной логит-регрессии для прогнозирования успешности гнездования при разной численности (особей/100л-с) мелких млекопитающих (ММ)

Предиктор	b	SE	t(21)	p	95% CI		Odds ratio	95% CI	
Основные жертвы: $\chi^2 = 21,28, p < 0,001$									
b ₀	-3,30	1,41	-2,35	<0,05	-6,22	-0,37	0,04		
b ₁	1,36	0,55	2,50	<0,05	0,23	2,50	3,91	1,26	12,15
Основные+альтернативные жертвы: $\chi^2 = 23,39, p < 0,001$									
b ₀	-4,24	1,71	-2,48	<0,05	-7,80	-0,68	0,01		
b ₁	1,43	0,63	2,29	<0,05	0,13	2,73	4,20	1,14	15,39
Все ММ: $\chi^2 = 15,42, p < 0,001$									
b ₀	-3,04	1,36	-2,23	<0,05	-5,88	-0,20	0,05		
b ₁	0,66	0,30	2,23	<0,05	0,04	1,27	1,93	1,05	3,58

Количество птенцов при разной численности мелких млекопитающих показано на рисунке 3.

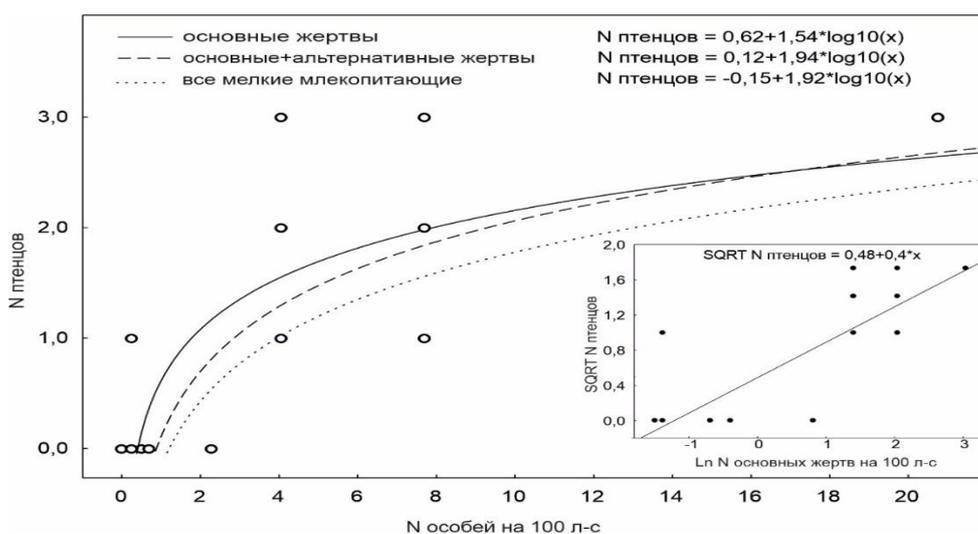


Рис. 3. Количество птенцов как функция от наблюдаемой численности (особей/100л-с) мелких млекопитающих. Точками обозначено количество птенцов при разной численности основных жертв

Регрессионный анализ (GRM) количества птенцов, покинувших гнезда, показал значимость предикторов «численность мелких млекопитающих», «численность основных и альтернативных жертв» и «численность основных жертв» с высоким уровнем значимости (табл. 3).

Таблица 3

Результаты однофакторных линейных моделей для предсказания количества птенцов при разной численности (особей/100л-с) мелких млекопитающих (ММ) на учётных линиях: $y = b_0 + b_1x$

Предиктор	b_i	SE	t(21)	p	95% CI		Beta
Основные жертвы: $R^2 = 0,55$; $F(1, 21) = 26,52$, $MSE = 0,65$							
b_0	0,38	0,21	1,78	>0,05	-0,06	0,82	
b_1	0,15	0,03	5,15	<0,001	0,09	0,21	0,75
Основные+альтернативные жертвы: $R^2 = 0,58$; $F(1, 21) = 29,69$, $MSE = 0,61$							
b_0	0,26	0,22	1,20	>0,05	-0,19	0,71	
b_1	0,14	0,03	5,45	<0,001	0,09	0,19	0,77
<i>Продолжение Таблицы 3</i>							
Все ММ: $R^2 = 0,52$; $F(1, 21) = 23,19$; $MSE = 0,70$							
b_0	0,18	0,25	0,70	>0,05	-0,35	0,70	
b_1	0,13	0,03	4,82	<0,001	0,07	0,18	0,72

Литературные данные свидетельствуют, что в годы успешных гнездований количество оперившихся птенцов бородатой неясыти варьирует от 1,9 до 4 на гнездо, а максимум составляет 5 птенцов (Hayward, 1994; Bull, 1989; Hipkiss et al., 2008; Mikkola, 1981). В исследуемый нами период максимум покинувших гнезда птенцов (в среднем, 3 на гнездо) совпадает с самой высокой численностью основных жертв бородатой неясыти (2020 г.). По устному сообщению В. Н. Бачурина, руководителя программы по установке искусственных гнезд для бородатой неясыти и сооснователя центра «Скородум», на исследуемой территории количество птенцов, покинувших гнезда, и вне периода нашего исследования не превышало трех птенцов. При низкой численности основных жертв также наблюдались успешные попытки гнездования, хоть и с минимальным количеством птенцов, покинувших гнезда. Это показывает то, что оценке численности 2 особи на 100 л-с соответствует состояние популяции серых полевков, которое может обеспечить минимальную основу кормовой базы бородатой неясыти в период гнездования, а это не так уж мало. Так, было подсчитано, что насиживающей самке необходимо 60-80 г добычи в сутки (2-3 зверька, размером с обыкновенную полевку) (Cramp, 1985). В среднем столько же требуется птенцу в возрасте 2-2,5 недели (Кропачева, Зыков, 2020). Однако мы не отслеживали судьбу птенцов, покинувших гнезда. По-видимому, смертность молодых особей бородатой неясыти всегда довольно высока. Для штата Орегон (США) сообщается о 53% смертности (Bull, 1989). В исследовании, проведенном в провинции Манитоба (Канада) и штате

Миннесота (США) показано, что выживаемость молодых птиц в годы низкой численности полевков крайне низка (Duncan, 1987). За 8 лет наблюдений мы зафиксировали только один высокий пик численности, при котором гнездование было наиболее успешным.

Полученные данные согласуются с результатами, полученными в течение 35-летнего периода исследований на севере Швеции (Hirpkiss et al., 2008). В этой работе показано, что максимальное количество птенцов (в среднем 4 особи в год) наблюдалось при высоких пиках численности полевков. При низкой численности основных жертв там также наблюдались успешные попытки гнездования, хоть и с минимальным количеством оперившихся птенцов. Мы разделяем мнение, которое высказал Т. Хипкисс с соавторами, о том, что изменение характера динамики численности полевков от высокоамплитудных к низкоамплитудным со средними низкими значениями численности может негативно сказаться на популяции бородатой неясыти (Hirpkiss et al., 2008).

Исследование выполнено в рамках государственного задания № 122021000095-0 Института экологии растений и животных УрО РАН.

ПРИМЕЧАНИЯ

Кропачева Ю. Э., Зыков С. В. Опыт применения фотоловушек для изучения гнездовой биологии бородатой неясыти (*Strix nebulosa*) // Материалы научно-практической конференции, посвященной 90-летию Екатеринбургского зоопарка. Екатеринбург: АМБ, 2020. С. 132–136.

Питание бородатой неясыти (*Strix nebulosa*) при разной численности жертв в период гнездования / Ю. Э. Кропачева, Н. Г. Смирнов, С. В. Зыков, М. И. Чепраков, Н. О. Садыкова, Г. Н. Бачурин // Экология. 2019. № 1. С. 40–46.

Смирнов Н. Г., Кропачева Ю. Э., Зыков С. В. Добыча сов-миофагов (*Strix nebulosa*, *Bubo bubo*) как источник избирательного накопления палеотериологических материалов // Зоологический журнал. 2019. Т. 98. № 11. С. 1233–1246.

Bull E. L., Henjum M. G., Rohweder R. S. Reproduction and mortality of great gray owls in Oregon // Northwest science. 1989. Т. 63. № 1. P. 38–43.

Cramp S. The Birds of Western Palearctic IV, Oxford: Oxford Univ. Press, 1985.

Duncan J. R. Movement strategies, mortality, and behavior of radio-marked Great Gray Owls in southeastern Manitoba and northern Minnesota // Biology and conservation of northern forest owls: symposium proceedings. US Forest Service Gen. Tech. Rep. RM-142. 1987. P. 101–107.

Hayward P. H. Review of technical knowledge: great gray owls // Flammulated, Boreal, and Great Gray Owls in the United States. 1994. 215 p.

Hirpkiss T., Stefansson O., Hörnfeldt B. Effect of cyclic and declining food supply on great grey owls in boreal Sweden. Canadian Journal of Zoology. 2008. Vol. 86. № 12. P. 1426–1431.

Mikkola H. Der Bartkauz *Strix nebulosa*. Wittenberg/Lutherstadt: Ziemsen, 1981. 124 p.

Кудрявцев П. П.¹, Гилев А. В.²

¹Национальный парк «Таганай»

г. Златоуст, Россия

²Институт экологии растений и животных УрО РАН

г. Екатеринбург, Россия

ПЕРВИЧНАЯ ОЦЕНКА ПОПУЛЯЦИОННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК УССУРИЙСКОГО ПОЛИГРАФА В ЮЖНОУРАЛЬСКОМ ОЧАГЕ ИНВАЗИИ

Южноуральский очаг распространения уссурийского полиграфа впервые обнаружен нами в 2021-2022 гг. В 2023 г. в национальном парке «Таганай» определены плотность поселения и продукция молодого поколения уссурийского полиграфа. Высокая энергия размножения указывает на большую вероятность дальнейшего распространения вредителя на территории Челябинской области.

Ключевые слова: уссурийский полиграф, Южный Урал, популяционные характеристики, биологические инвазии.

Kudryavtsev P. P.

Taganay National Park

Zlatoust, Russia

Gilev A. V.

Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS

Ekaterinburg, Russia

INITIAL ASSESSMENT OF POPULATION CHARACTERISTICS OF THE FOUR-EYED FIR BARK BEETLE IN THE SOUTH URAL CENTER OF INFESTATION

The South Ural center of a four-eyed fir bark beetle distribution was first detected in 2021-2022. In 2023, in Taganay National Park, the settlement density and the production of beetles in young generation were determined. High reproductive energy indicates a high risk of further spread of this pest in the Chelyabinsk region.

Key words: four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandf., South Urals, population characteristics, biological invasions.

Уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* Bland. (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) – инвазионный короед дальневосточного происхождения, стволовый вредитель пихтовых насаждений в ряде административных субъектов Российской Федерации (Кривец и др., 2024). В настоящее время вторичный ареал *P. proximus* в европейской части страны уже охватил леса нескольких регионов, и началась обширная гибель пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) (Гниненко и др., 2023).

Впервые массовое поражение пихты сибирской в национальном парке «Таганай» (Челябинская область) обнаружено нами в 2021 г. в окрестностях экологической тропы, вблизи приюта «Белый ключ». Деревья пихты имели явные признаки поражения вредителем (обильные смоляные потеки). Ретроспективно оценили их как 2-3 категорию по шкале состояния пихты, то есть, деревья, атакованные полиграфом, но еще не заселенные (Технология мониторинга..., 2018). Отдельные деревья были заселены *P. Proximus*. Были видны входные отверстия с буровой мукой. В 2022 г. ситуация на этом участке усугубилась, т.к. большинство деревьев пихты были поражены короедом. В том же году впервые собраны жуки и проведена видовая идентификация инвайдера – *Polygraphus proximus* Blandford (Старк, 1952). В 2023 г. практически все деревья в районе приюта, пораженные уссурийским полиграфом, перешли в 5 категорию – свежего сухостоя с мертвой, красной хвоей.

В 2023 г. проведено первичное обследование очага уссурийского полиграфа с целью выявления масштабов распространения вредителя на территории национального парка, составления прогноза его расселения и организации дальнейшего мониторинга инвазии. Для оценки популяционных характеристик *P. proximus* были заложены две пробные площадки. Учеты проводились с применением общепринятых методов – подсчитывалось число маточных ходов и выходных отверстий, с пересчетом на 1 дм² (Уссурийский полиграф..., 2015). Полученные материалы были обработаны статистически с использованием программы Microsoft Excel.

Оценки основных популяционных показателей уссурийского полиграфа приведены в таблице 1. Плотность поселения родительского поколения жуков варьировала от средней до высокой (3,5-13,0 шт/дм²), продукция от средней до высокой (19-73 шт/дм²). Эти оценки хорошо согласуются с данными приведенными в литературных источниках. Так, для западносибирских популяций полиграфа плотность поселения жуков составляет 1,5-7,5 семей/дм², а выход молодого поколения колеблется от 1,8 до 90,0 шт/дм² (Керчев, 2014). Аналогичные оценки для Иркутской области составляют 5,0-6,6 семей/дм² и 28,6-31,1 шт/дм² соответственно (Кобзарь и др., 2023). Энергия размножения жука в нашем случае оценивается как высокая.

Следует отметить, что на пробной площадке № 2 происходит активное освоение пихты короедом, но многие деревья все еще не заселены вредителем. При дальнейших обследованиях популяционные характеристики *P. proximus* будут уточнены.

Таблица

Популяционные характеристики уссурийского полиграфа на пробных площадках в национальном парке «Таганай»

Номер пробной площадки	Популяционный показатель		
	Плотность поселения, семей/дм ²	Продукция, шт/дм ²	Энергия размножения
1	7,47±0,94	38,28±4,05	5,12
2	4,25±0,75	49,20±3,83	11,58

В 2018 г. в национальном парке «Таганай» уже отмечалось ухудшение санитарного состояния пихтовых древостоев на южных и западных склонах горной части территории, вызванное ржавчинным и побеговым раком пихты (Соколов, Бурмистрова, 2019). Кроме того, в ходе нашего обследования в 2023 г. очага *P. proximus*, выявлено наличие вредителя во всех лесничествах национального парка, а также за его пределами, что свидетельствует о давнем появлении короеда на территории Челябинской области, которое, как и в случае с другими регионами, зарегистрировали с запаздыванием. Это позволило инвайдерам накопить высокую численность и дать вспышку массового размножения.

В целом можно констатировать, что уссурийский полиграф в национальном парке «Таганай» попал в благоприятные для себя природные условия. Признаков самопроизвольного угасания очага, снижения активности и плодовитости вредителя в настоящее время не отмечено.

ПРИМЕЧАНИЯ

Гниненко Ю. И., Чилахсаева Е. А., Клюкин М. С. Пихтовые леса европейской части России под угрозой // Защита и карантин растений. 2023. № 2. С. 31–32.

Керчев И.А. Экология полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Западно-Сибирском регионе инвазии // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 2. С. 80–94.

Кобзарь В. Ф., Колесова Н. И., Петрик А. А. Уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* Blandford, 1894 в пихтарниках экопарка «Озера на Снежной» (Иркутская область) // Фитосанитария. Карантин растений. 2023. № 1. С. 59–71.

Кривец С. А., Керчев И. А., Бисирова Э. М., Волкова Е. С., Астапенко С. А., Ефременко А. А., Косилов А. Ю., Кудрявцев П. П., Кузнецова Ю. Р., Пономарёв В. И., Потапкин А. Б., Тараскин Е. Г., Титова В. В., Шилоносоев А. О., Баранчиков Ю. Н. Обзор современного вторичного ареала уссурийского полиграфа (*Polygraphus Proximus* Blandford) на территории Российской Федерации // Российский журнал биологических инвазий. 2024. № 1. С. 49–69.

Соколов Г. И., Бурмистрова А. С. Лесопатологические особенности пихтовых насаждений в Национальном парке «Таганай» // Географическое пространство: сбалансированное развитие природы и общества: матер. междунар. науч.-практ. конф. (Челябинск, 18–20 сентября 2019 года). Челябинск: «Край Ра», 2019. С. 317–329.

Старк В. Н. Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 31. Короеды. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1952. 462 с.

Технология мониторинга пихтовых лесов в зоне инвазии уссурийского полиграфа в Сибири. Методическое пособие / С. А. Кривец, Э. М. Бисирова, Е. С. Волкова, Н. М. Дебков, И. А. Керчев, М. А. Мельник, А. Н. Никифоров, Н. А. Чернова. Томск: УМИУМ, 2018. 74 с.

Уссурийский полиграф в лесах Сибири (распространение, биология, экология, выявление и обследование поврежденных насаждений). Методическое пособие / С. А. Кривец, И. А. Керчев, Э. М. Бисирова, Н. В. Пашенова, Д. А. Демидко, В. М. Петько, Ю. Н. Баранчиков. Томск-Красноярск, 2015. 48 с.

Кузнецов Я. О.

*Новосибирский государственный аграрный университет
г. Новосибирск, Россия*

МОНИТОРИНГ СУБПОПУЛЯЦИИ БРОДЯЧИХ СОБАК ОКТЯБРЬСКОГО РАЙОНА ГОРОДА НОВОСИБИРСК

Среди современных экологических проблем городов особого внимания заслуживает проблема, связанная с наличием большого количества бездомных собак. Сегодня в России существует около 900 тысяч бездомных собак: 735 тысяч собак живут на улице, еще 144 тысячи животных – в приютах. В связи с этим необходимо изучение бездомных собак как компонента урбанизированных территорий, для чего необходима, объективная информация о численности, половозрастной структуре, их распределении по городской территории, взаимодействии с другими синантропными видами.

Ключевые слова: субпопуляция, бродячие собаки, фенотип, тенденции.

Kuznetsov Y. O.

*Novosibirsk State Agricultural University
Novosibirsk, Russia*

MONITORING OF THE SUB-POPULATION OF STRAY DOGS IN THE OKTYABRSKY DISTRICT OF THE CITY OF NOVOSIBIRSK

Among modern environmental problems of cities, the problem associated with the presence of a large number of stray dogs deserves special attention. Today in Russia there are about 900 thousand homeless dogs: 735 thousand dogs live on the streets, another 144 thousand animals live in shelters. In this regard, it is necessary to study stray dogs as a component of urbanized territories, which requires objective information about the number, sex and age structure, their distribution throughout the urban area, and interaction with other synanthropic species.

Key words: subpopulation, stray dogs, phenotype, trends.

Среди современных экологических проблем городов особого внимания заслуживает проблема, прежде всего связанная с наличием большого количества бездомных собак. Сегодня в России существует около 900 тысяч бездомных собак: 735 тысяч собак живут на улице, еще 144 тысячи животных – в приютах [2]. Актуальность проблемы объясняется постоянными и все более усиливающимися контактами с этими животными, которых по разным причинам в городе большое количество. Наконец бездомные собаки могут представлять опасность для здоровья людей, травмируя их, а также распространяя заразные заболевания, ведь собаки – переносчики экто- и эндопаразитов, возбудителей кишечных

заболеваний и смертельно опасного для человека заболевания – бешенства (Котельников, Христин, Злобин, 2003). Следовательно, изучение бездомных собак как компонента урбанизированных территорий – необходимое условие разрешения многих важнейших задач, связанных с экологией города в целом, для чего особенно необходима, объективная информация о численности, половозрастной структуре, их распределении по городской территории, взаимодействии с другими синантропными видами (Седова, 2007).

На 2022 в Новосибирске насчитывалось 15 тыс. бездомных собак, заявил глава города Анатолий Локоть в эфире местного радио. По программе отлов-стерилизация-вакцинация-выпуск в 2022 году в Новосибирске отловили 665 безнадзорных животных, что на 27 особей больше чем годом ранее, сообщает пресс-служба мэрии. Больше всего бездомных собак отловили в Ленинском (146), Кировском (116), Октябрьском (103) районах.

Целью мониторинга субпопуляции бродячих собак в Октябрьском районе города Новосибирск, проведенного в период с 2021 по 2023 год, являлась оценка состояния субпопуляции, сравнение и анализ полученных результатов. Регистрацию животных проводили во время обхода территории по определенному маршруту протяженностью 12 километров, прохождение по которому и фиксацию встреченных особей осуществляли несколько раз в разные сезоны года на протяжении трех лет. В случае обнаружения бездомной собаки, оценивали фенотип – тип окраса, форма ушей, хвоста, половозрастную принадлежность, социальная структура и особенности поведения. Было выявлено 48 животных.

Проанализировав результаты исследований летом 2021 года, можно сделать вывод, о преобладании самцов в Октябрьском районе – 66,67% от общего числа особей. Анализируя окрас собак, выявлено преобладание особей черной и пегой окраски – 75% от общего числа особей. Большинство обнаруженных особей были одиночными, однако удалось обнаружить маму и детеныша. Отметим, что наблюдения проводились при температуре, выше среднего регионального значения для этого периода года, вследствие чего некоторые собаки прятались в укромных прохладных местах. В результате, некоторые особи вполне вероятно могли оказаться вне учета.

При прохождении маршрута зимой 2022-2023 года, удалось зарегистрировать 16 бездомных собак. Большее количество обнаруженных особей зимой, чем летом, объясняется тем, что холодная температура побуждает животное к постоянному движению в поисках пропитания. Вследствие этого, большее количество собак находились на улице, подходили к людям и заведениям общественного питания в поисках пищи. Анализируя результаты данных, можно сделать вывод о сохранении тенденции преобладания количества самцов (68,75% кобелей от общего числа зарегистрированных животных) и преобладания количества особей черного и пегого цвета (81,25% собак от общего числа особей). Установлено явное преобладание количества взрослых половозрелых особей над группой старых особей.

С приходом весны активность собак увеличивается, перестраивается гормональный фон, животные ведут себя более подвижно. Именно этим фактом

можно объяснить большее количество обнаруженных собак, чем в другие сезоны. Погодные условия становятся не такими суровыми, как зимой, а температурные показатели не такие высокие, как летом. Анализируя данные наблюдений весной 2023 года, можно сделать вывод о продолжении тенденции преобладания количества самцов (60% кобелей от общего числа особей) и преобладания количества особей черного и пегого цвета (70% собак от общего числа особей). Установлено явное преобладание количества взрослых половозрелых особей над группой старых особей. Небольшой процент старых собак можно объяснить условиями существования бездомных животных: нестабильным питанием, высокой конкуренцией, что в совокупности снижает шансы на выживание более слабых членов субпопуляции. Представителей ювенильной группы обнаружено не было. Отсутствие молодых неполовозрелых особей, вероятно, связано с пребыванием щенков в укрытиях, рядом с матерями.

Раскрывая вопрос тенденций, следует сообщить, что по результату сравнения наблюдений за 3 года, количество особей, имеющих хвост кольцом, оказалось наибольшим, тогда как количество особей, имеющих хвост поленом – наименьшим. Собак, имеющих стоячую форму ушей, также оказалось больше особей с другими формами ушей. Отличием является изменение в процентном отношении среди особей с полустоячими (33% летом 2021 года и 25% в результате зимних исследований 2022-23 годов, 30% весной 2023 года) и висячими ушами (25%, 31,25% и 20%).

Нахождение бездомных собак на территории района сопровождается проявлением агрессии животных в отношении людей. Так, зимой 2022 года, в Октябрьском районе произошло громкое происшествие, в результате которого три бездомные собаки напали на третьеклассницу. У ребенка диагностировали рваную рану ноги. Девочка посещала хирурга и прошла курс уколов от бешенства.

Половой перекоп, отмеченный при анализе результатов исследований, как правило, связывают с неблагополучием внутривидовых группировок, что не вызывает удивления в связи с условиями существования данных животных, либо с большей мобильностью самцов, которые не привязаны к молодняку и способны свободно перемещаться вдали от основного убежища. В общем и целом, проблема бродячих животных в городах и их эпидемиологической роли остается открытой, требует серьезных и планомерных исследований по изучению и совершенствованию методов учета и распределения их на территории городов.

ПРИМЕЧАНИЯ

Котельников Д. А., Христий И. М., Злобин С. В. Распространение некоторых заболеваний среди безнадзорных и условно-надзорных животных в г. Москве // Животные в городе: матер. второй науч.-практ. конф. М., 2003. С. 121–123.

Российское информационное агентство ТАСС. В России проживает более 4 млн. бездомных животных. URL: <https://tass.ru/obschestvo/12947457> (дата обращения 01.02.2024).

Седова Н. А. Экологический анализ населения бездомных собак в городах Карелии: автореф. дис. канд. биол. наук. Петрозаводск, 2007. 22 с.

Куликов С. Н., Сеземова В. В., Тристан В. Е.
Уральский государственный медицинский университет
г. Екатеринбург, Россия

ЭХО СТУДЕНЧЕСКИХ ЛЕТ

В статье дан экскурс в годы учебы Николая Васильевича Глотова в Свердловском государственном медицинском институте 1957-1963 гг. Проводились занятия студенческого научного кружка под руководством Н. В. Тимофеева-Ресовского. Наука стала главным делом жизни кружковцев.

Ключевые слова: память, научный кружок, студенты-медики.

Kulikov S. N., Sezemova V. V., Tristan V. E.
Ural State Medical University
Ekaterinburg, Russia

ECHO OF STUDENT YEARS

The article gives an excursion into the years of study of Nikolai Vasilyevich Glotov at the Sverdlovsk State Medical Institute in 1957-1963. Student scientific circle classes were conducted under the leadership of N. V. Timofeev-Resovsky. Science became the main thing in the life of the circle members.

Key words: memory, scientific circle, medical students.

«И даль иную показал...»
Ю. И. Визбор
Наполним музыкой сердца! (1975)

Alma mater Николая Васильевича Глотова – Уральский государственный медицинский университет был основан в 1930 году, и скоро приблизится к своему столетнему юбилею. В 1957-1963 гг. Н. В. Глотов являлся студентом лечебно-профилактического факультета тогда еще Свердловского государственного медицинского института. Занятия проходили в главном учебном корпусе на ул. Репина, 3; здании на ул. Декабристов, 32; а также во всех больницах Свердловска, включая основной в то время медицинский центр города ГКБ СМП № 1 на перекрестке улиц Большакова и 8 марта. После окончания школы № 37 с золотой медалью, Н. В. Глотов отлично учился, и в 1962-63 гг. он сам читал курс лекций по биометрии на заочном и вечернем отделении биофака Уральского университета.

В вузах нашей страны генетика тогда не только не преподавалась, но и преследовалась как лженаука. За увлечение генетикой студентам могли грозить разные неприятности, вплоть до отчисления. Запретный плод сладок, и Н. В.

Глотов вместе с друзьями, студентами-медиками разных курсов, стали посещать популярные, разрешенные вне учебного процесса, лекции Николая Владимировича Тимофеева-Ресовского по генетике и биогеоценологии на физико-техническом факультете Уральского политехнического института, а также на биологическом факультете Уральского государственного университета. По воспоминаниям Сергея Ивановича Ворошилина, тогда «Свердловскому медицинскому институту едва исполнилось 30 лет... Стихийно образовался небольшой кружок студентов-медиков, заинтересовавшихся молекулярной генетикой. Участниками кружка стали Евгений Белозеров, Сергей Ворошилин, Николай Глотов, Валерий Изаков, Владимир Мархасин, Александр Никифоров, Альберт Позолотин, а также студент биофака УрГУ Владимир Иванов» (Ворошилин, 1998).

После одной из лекций студенты обратились к Н. В. Тимофееву-Ресовскому с просьбой, чтобы он проводил с ними отдельные занятия. Ученый любил вести беседы с увлеченной наукой молодежью, считал их полезными, называл «совместным оранием, кружковщиной» (Тимофеев-Ресовский, 2000), и на предложение согласился.

Адресом научных семинаров стал деревянный дом Гловых, который находился на пересечении улиц Красноармейской и Декабристов, неподалеку от здания университета на ул. Куйбышева, 48. Любопытно, что в качестве доски для рисования мелом использовалась черная печь-голландка. Кроме того, студенты собирались в гостеприимной квартире на ул. Шейкмана, 19 у академика Сергея Васильевича Вонсовского и Любви Абрамовны Шубиной, зятем которых являлся кружковец Альберт Александрович Позолотин. С. И. Ворошилин пишет: «Эти семинары отчасти представляли собой «игру» в науку, но большинство из нас продолжало профессионально играть в неё всю жизнь уже в качестве научных работников... Чрезвычайно большое влияние оказала на нас форма их проведения и подача материала. Они всегда были свободны от «звериной серьезности», материал разбавлялся остроумной незлой шуткой... Нам нравилась форма свободного изложения, когда позволялось в любой момент задать вопрос и получить ответ» (Ворошилин, 1998).

Вместе с тем, Н. В. Глотов посещал лабораторию биофизики Института биологии Уральского филиала АН СССР (УФАН), которой руководил Н. В. Тимофеев-Ресовский. Он самостоятельно проделал дрозофильный практикум, принимал участие в опытах по радиационной генетике гороха, участвовал в научных семинарах лаборатории. Семинары проводились в одной из комнат лаборатории на ул. Софьи Ковалевской, 20, где висела обычная школьная доска. В начале 1964 года эти лекции были записаны на магнитофон Владимиром Георгиевичем Ищенко. Впоследствии в 2009 году они были опубликованы Дмитрием Евгеньевичем Рыбниковым (Тимофеев-Ресовский, 2009).

Во время летних каникул студенты-кружковцы посещали междисциплинарные семинары на биостанции Миассово в Ильменском государственном заповеднике около города Миасс Челябинской области. В конце 50-х и начале 60-х годов это была столица генетики и биофизики для всей

прогрессивной молодежи страны. В центре общего внимания были два небожителя: Н. В. Тимофеев-Ресовский и его друг – выдающийся математик, один из основоположников кибернетики Алексей Андреевич Ляпунов. В отдаленном от цивилизации лесном уголке на берегу озера они жили в палатках, вместе с десятками групп научных гостей из различных высших учебных и научно-исследовательских учреждений нашей страны. Эти семинары, перешедшие в многолетнее содружество, в значительной мере определили возрождение генетики и развитие науки и образования в СССР.

Началу дружбы Н. В. Глотова с Н. В. Тимофеевым-Ресовским, которая продолжилась на всю жизнь, способствовали общие интересы в науке и культуре, любовь к музыке и живописи, великолепное знание немецкого языка и годы жизни в Германии. Они нашли друг-друга, как Ученик находит Учителя, как происходит счастливый, формирующий личность импринтинг, энергетической настрой, что нет в жизни ничего важнее настоящей науки. Также на всю жизнь Н. В. Глотов сохранил близкие добрые отношения со своими товарищами по студенческому научному кружку.

Кружок Тимофеева-Ресовского в Свердловске

Кружок из медиков-студентов,
Науки будущих светил,
Дрозофилийный диссидентов,
В Свердловском институте был.
Генетика будила мысли,
Тем более из первых рук.
Преподавал им сущность жизни
Учитель, корифей и друг.
С доскою-печкой, на квартире
Шел статистический урок
Наследственности в биомире,
И любовался ими бог.
Как эстафета, факел знаний,
Наука стала их стезя,
Наш институт ими прославлен,
Такой кружок забыть нельзя!
История случилась эта
Два поколения назад,
В ней вечный двигатель поэта,
Науки ядерный заряд.

Интересно, как сложились судьбы студентов-кружковцев? (Куликов, 2011, 2022).

Евгений Степанович Белозеров родился 25 июля 1936 года в Кировграде Свердловской области. В 1961 году окончил педиатрический факультет Свердловского государственного медицинского института. Врач-инфекционист,

доктор медицинских наук, профессор, заслуженный деятель науки республики Казахстан. Ректор Семипалатинского медицинского института (1985-1987 гг.), Алма-атинского медицинского института (1987-1995 гг.). Подготовил 90 кандидатов и 27 докторов наук.

Сергей Иванович Ворошилин (1939-2022) — кандидат медицинских наук, доцент кафедры психиатрии УГМУ, известен своими научными трудами по проблемам психиатрии и генетики, а также по регионоведению, восстановлению исторической справедливости: возвращению Екатеринбургскому его исторического названия, возвращению помещения ДК Екатеринбургской епархии, – сейчас в этом здании вновь находится Свято-Троицкий кафедральный собор.

Николай Васильевич Глотов (1939-2016) – советский и российский биолог, генетик, популяционный эколог, доктор биологических наук, действительный член РАН.

Владимир Ильич Иванов (1932-2010) – биолог, генетик, академик РАН, директор Медико-генетического научного центра РАН, заведующий кафедрой генетики Российского государственного медицинского университета, автор учебника для вузов «Генетика» (2007).

Валерий Яковлевич Изаков (1941-1990) – доктор медицинских наук, профессор кафедры нормальной физиологии Свердловского медицинского института; заведовал отделом биофизики в Институте физиологии Уральского научного центра АН СССР.

Владимир Семёнович Мархасин (1941-2015) – российский биофизик и физиолог, главный научный сотрудник и руководитель лаборатории математической физиологии Института иммунологии и физиологии УрО РАН, член-корреспондент РАН, заслуженный деятель науки Российской Федерации, профессор Уральского Федерального Университета.

Александр Петрович Никифоров – кандидат медицинских наук, работал ассистентом кафедры биохимии Свердловского медицинского института, заведовал биохимической лабораторией Свердловского областного онкологического диспансера.

Альберт Александрович Позолотин (1937-2000) – биофизик, автор научных работ по радиоэкологии, работал врачом скорой помощи, врачом-рентгенологом Противотуберкулезного диспансера в Екатеринбурге.

Наука стала главным делом жизни кружковцев. Этому способствовало влияние замечательной личности Н. В. Тимофеева-Ресовского. «Ведь так много зависит от одного талантливой человека, увлекающего за собой всех, кто оказывается в сфере его влияния» (С. И. Ворошилин, 1998).

Уральский государственный медицинский университет хранит память и гордится такими замечательными выпускниками!

ПРИМЕЧАНИЯ

Ворошилин С. И. Тимофеев-Ресовский и кружок свердловских студентов-медиков / Н. В. Тимофеев-Ресовский на Урале. Воспоминания / Сост. В. Куликова. Екатеринбург: Издательство «Екатеринбург», 1998. С. 125–131.

Куликов С. Н. Н. В. Тимофеев-Ресовский в истории Уральской государственной медицинской академии / Достижения, инновационные направления, перспективы развития и проблемы современной медицинской науки, генетики и биотехнологий: мат-лы I заочн. Междунар. науч.-практ. конф. 31 марта 2011 г. Екатеринбург: Изд-во «Буки-Веди». М., 2011. С. 27–29.

Куликов С. Н. В гостях у Тимофеевых-Ресовских : Документально-поэтический сборник / Издательские решения, 2022. 326 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Воспоминания: Истории, рассказанные им самим, с письмами, фотографиями и документами / сост. и ред. Дубровина Н. - М.: Согласие, 2000. 880 с.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Генетика, эволюция, значение методологии в естествознании. Лекции, прочитанные в Свердловске в 1964 году. Екатеринбург: Токмас-Пресс, 2009. 240 с.

УДК 574:574.3:599.323.4

Кшнясев И. А.

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

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ: НЕСТАЦИОНАРНОСТЬ И НЕЛИНЕЙНОСТЬ, ХАОС И АНТИХАОС, ЦИКЛЫ И СИНХРОНИЗАЦИЯ

Предложен алгоритм реконструкции «закона динамики» по данным наблюдений. Метод основан на синтезе идей и методов: модели пространства состояний, операторной теории Купмана-фон Неймана, теории автоматического управления, фильтра Калмана, статистического аппарата теорий общей и обобщенных линейных моделей.

Ключевые слова: статистическое моделирование, численность и логарифм кратности её изменения, биоценотическая регуляция, эндо- и экзогенные факторы.

Kshnyasev I. A.

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

POPULATION DYNAMICS: NONSTATIONARITY & NONLINEARITY, CHAOS & ANTICHAOS, CYCLES & SYNCHRONIZATION

For the sake of reconstruction a «law of population dynamics» based upon observational data, an algorithm is proposed. The method is based upon a synthesis

of ideas and methods: state space representation, Koopman–von Neumann operator theory, automatic control, Kalman filter, general & generalized linear models.

Key words: statistical modelling, population density, logarithmic rate of change, biocenotic regulation, endo- and exogenous factors.

Межгодовая изменчивость численности и структуры популяций – классическая проблема экологии на протяжении целого века и не нуждается в специальном обосновании своей актуальности. В настоящей работе рассмотрены некоторые формальные подходы к задачам статистического моделирования наблюдаемой динамики популяций и её прогноза.

Материалами для исследования послужили результаты многолетних учётов «численности» мелких млекопитающих (ММ) на стационарных линиях ловушек (Кшнясев, Давыдова, 2021).

Наблюдаемая плотность («численность») населения – неотрицательная величина, а её прирост (в силу дискретности особей) представляет собой мультипликативный процесс, то первым шагом (в нашем 偉大的進行曲) будет переход из шкалы отношений (ограниченной 0–1) в шкалу интервалов. Уже на этом шаге возникает задача выбора удобной и однозначной функции для преобразования результатов измерения. Традиционное решение – использование такой функции – $g(y)$, которая обеспечивает максимум отношения правдоподобия (критерии типа Вальда, Вуонга, Акаике, Маллоуза, преобразование типа Бокса-Кокс и проч.) и максимальную мощность. Для бинарных данных – y , какими являются результаты отловов ММ (n_1 – поимки и n_0 – пустые ловушки), можно выбрать: логит – $g(y) = \ln(n_1/n_0) = \ln[p/(1-p)]$, пробит – $g(y) = \Phi^{-1}(p)$, лог-лог – $g(y) = -\ln[-\ln(p)]$, комплементарное-лог-лог – $g(y) = \ln[-\ln(1-p)]$, арксинус – $g(y) = \arcsin(2p-1)$ и др. Итак (очевидные индексы опущены):

$$Z = g(y) \quad (1)$$

$$\Delta = Z_k - Z_{k-1} \quad (2)$$

$$E(\Delta) = f(Z_{k-\tau}) + \zeta = XB + \zeta \quad (3)$$

$$E(\Delta) = XB + \{\Omega\Delta + \varepsilon\} \quad (3')$$

$$E(Z_k) = Z_{k-1} + E(\Delta) \quad (4)$$

$$y = g^{-1}(Z) \quad (5)$$

Где мы последовательно:

(1) перешли из мультипликативной в аддитивную шкалу (например, лог-шансы), см. рис. 1;

(2) перешли к Δ – «скорости» (логарифм отношения шансов), что позволяет визуализировать состояния системы – плотности населения и её изменения на следующем шаге в проекции на фазовую плоскость, см. рис. 2;

(3) получили оптимальные оценки ожидаемых «приростов», зависящих от плотности – X в предшествующий(е) ($k-\tau$) отсчёт(ы). В этом случае может быть использована простая линейная регрессия или полином, а для оценки тренда – локальное сглаживание, сплайн. Здесь же могут быть учтены и $\Omega\Delta$ – эффекты экзогенных: независимых от плотности абиотических (погодных) и

биоценологических (корма, хищники, ...) факторов (3'). В противном случае, они войдут в остатки – ζ ;

(4) ожидаемую оценку состояния $E(Z_k)$ на следующем шаге получаем простым суммированием предыдущего состояния – Z_{k-1} и $E(\Delta)$ – ожидаемого его изменения;

(5) возвращаемся (при необходимости) в исходную шкалу. Доверительные интервалы (ДИ) могут быть получены заменой точечных оценок нижним и верхними границами ДИ (или – более либерально – из числа попыток и предсказываемого числа успехов).

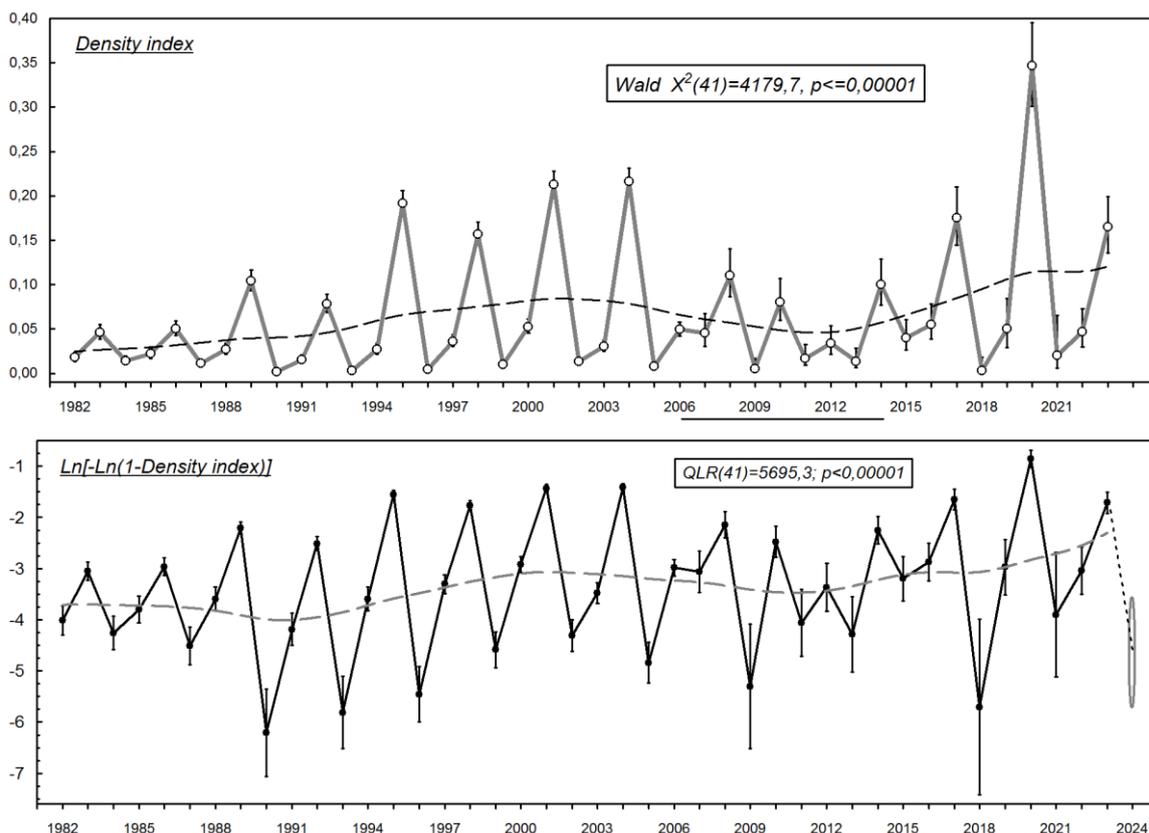


Рис. 1. Многолетняя динамика оценок (усы – 95% ДИ) плотности населения ММ весной. Верхняя панель – «арифметический» масштаб оси ординат и статистика Вальда для логит-преобразованной частоты поимок (штриховая линия – LOWESS – тренд); нижняя панель – то же, но, – комплементарное лог-лог преобразование частоты поимок + прогноз на весну 2024 г. Средний Урал, Висимский заповедник, 1982-2023 гг.

Как показано на рисунке 1, наблюдаемая многолетняя динамика населения ММ («популяционные циклы») не является стационарной ни по среднему значению (очевиден колебательный тренд), ни по амплитуде (хотя логарифмирование и заметно стабилизирует дисперсию), ни по периоду и фазе («аритмия» в 2007-2015 гг.). Зависимость логарифма кратности прироста от индекса плотности (рис. 2), только очень грубо может аппроксимироваться прямой, адекватнее использовать полином 4–5 степени (или сплайн) имеющим вид ступеньки, с порогом, оценкой которого будет служить абсцисса $y = 0$ –

стационарного состояния (СС). Любой вид аппроксимации свидетельствует о неустойчивости СС, так как тангенс угла наклона прямой в точке пересечения с $y=0$: $-1,69$ (95% ДИ: $-1,96 - -1,31$) значительно меньше минус единицы. Более того, мы можем уверенно «поставить диагноз» характеру динамики исследуемой системы как Д-хаос, предпосылками чего является высокая плодовитость ММ и продолжающийся рост численности (т. е. неэффективность самоингибирования) при её средних значениях (см. рис. 2).

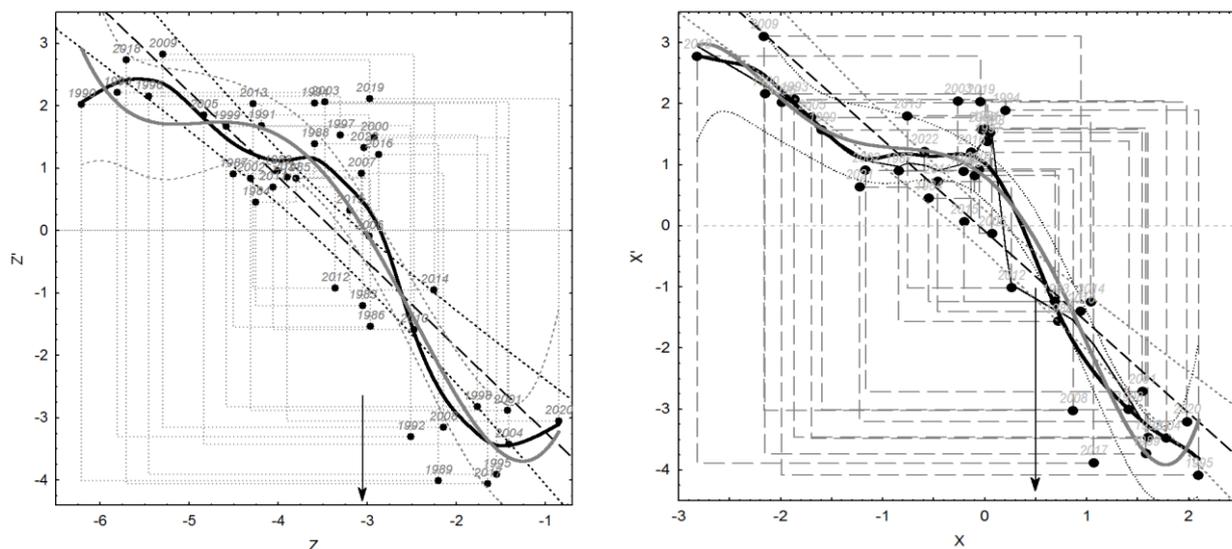


Рис. 2. Динамика населения ММ – проекция в фазовую плоскость – «плотность – её изменение». Слева – исходные, к-лог-лог преобразованные данные, справа – то же, но, тренд удалён. Аппроксимация зависимости от плотности: линейной и нелинейными функциями. Стрелочка – оценка СС. Средний Урал, Висимский заповедник, 1982-2023 гг.

При сверхпороговых плотностях ММ наблюдаем «Reset» системы, который может быть приписан запаздывающему численному отклику специализированных хищников (Kshnyasev, Davydova; 2010). Подобный сценарий может многократно повторяться с небольшим «тремором», возможно, вследствие и «непрецизионности» измерений. В состояниях, далёких от СС, система оказывается не чувствительна к эффектам неучтённых факторов (видим лишь легкую модуляцию). В 2006-2007 гг., её траектория покинула «обычную колею», и для возвращения на типичную орбиту потребовалось порядка десяти лет. Компонентами «антихаоса» служат: наличие верхней и нижней асимптот и пороговый характер (крутая ступенька) функции, описывающей зависимость от плотности (рис. 2).

На рисунке 3, представлено сечение траекторий исследуемой системы плоскостью «скорость–ускорение», видим, что ни одна из изображающих точек ни разу за период наблюдений не попадает в точку равновесия, что ещё раз свидетельствует о неустойчивости СС и сверхкомпенсирующем характере регуляции плотности населения ММ.

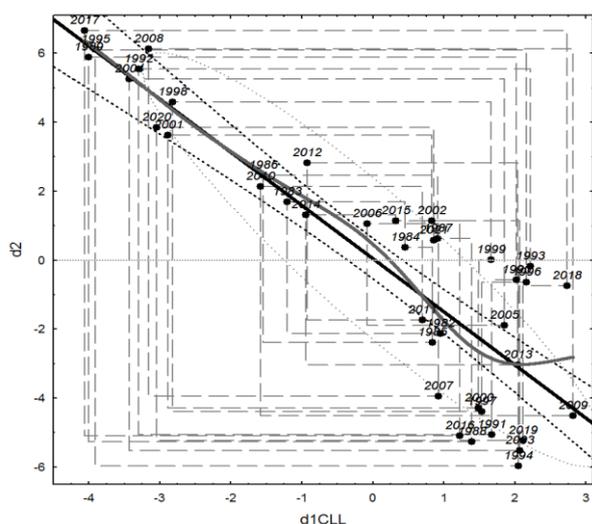


Рис. 3. Динамика населения ММ – проекция в фазовую плоскость – «ускорение – скорость»: $y = 0,045 - 1,54x$; $r = -0,88$; $p < 0.0001$. Средний Урал, Висимский заповедник, 1982-2023 гг.

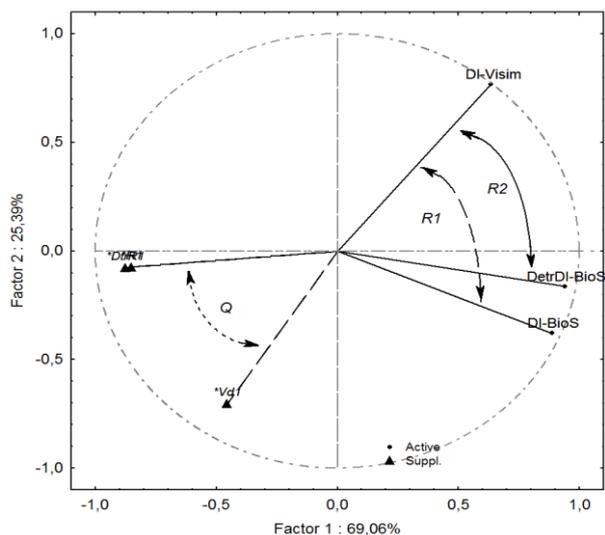


Рис. 4. Оценка зависимости от плотности и синхронности $r_{ij} = \cos(\varphi_i)$ рядов численности и рядов логарифма кратности её изменения для двух участков учётов ММ. Средний Урал, Висимский заповедник и биостанция УрФУ, 1991-2022 гг.

Нестационарность может существенно маскировать когерентность или синхронизацию (эффект Гюйгенса) многолетних колебаний численности на удалённых участках наблюдений (рис. 4). Так, корреляция для двух исходных временных рядов наблюдений (в Висимском заповеднике и на биостанции УрФУ, дистанция – 150 км) оказалась слабой $\cos(R1) = 0,28$ и не значимой. Удаление тренда из второго (очень нестационарного) ряда приводит к новой оценке – $\cos(R2) = 0,45$, $p = 0,01$. Использование же рядов скорости изменения численности (даже без предварительного удаления тренда) свидетельствует о существенной когерентности многолетней изменчивости ММ на двух удалённых участках $\cos(Q) = 0,50$, $p = 0,004$. В качестве правдоподобного агента, согласующего многолетнюю динамику ММ, может быть предложен синхронизирующий (даже слабый!) эффект устойчивых форм глобальной циркуляции атмосферы, проявляющийся в согласованности межгодовой изменчивости количества осадков и тепла на крупных участках земной поверхности.

Работа выполнена в рамках госзадания (122.021.0000.85.1), ранее была поддержана РФФИ (10-04-0165). Автор выражает искреннюю признательность коллегам: Ю. Ф. Марину, Ю. А. Давыдовой, Н. Ф. Черноусовой за многолетнее сотрудничество.

ПРИМЕЧАНИЯ

Кшнясев И. А., Давыдова Ю. А. Популяционные циклы и синдром Читти // Экология. 2021. № 1. С. 51–57.

*Kshnyasev I. A., Davydova Yu. A. Bewertung der Verzögerung der Anzahl von Mauswieseln *Mustela nivalis* (Linnaeus, 1766) nach der Zunahme der Dichte von Klein Säugetieren // Beiträge zur Jagd- und Wildforschung, 2010. Bd. 35. P. 231–235.*

УДК 574.3:599.363:592

Лукьянова Л. Е.¹, Ухова Н. Л.², Городилова Ю. В.¹

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

*²Висимский государственный природный биосферный заповедник
г. Кировград, Россия*

ОБИЛИЕ МАЛОЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX MINUTUS* L., 1766) И НАПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ОТЛИЧАЮЩИХСЯ БИОТОПИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ ЗАПОВЕДНОЙ ТЕРРИТОРИИ СРЕДНЕГО УРАЛА

Изучали население малой бурозубки и ее потенциальную кормовую базу – беспозвоночных-герпетобионтов в четырех биотопах Висимского заповедника, подвергшихся в разной степени влиянию природных катастрофических явлений (ветровал и пожары). Бурозубок и беспозвоночных учитывали ловушками Барбера, расставленными в линию в каждом биотопе. Значения обилия малой бурозубки расположились в следующем ряду по убыванию: 1 – ненарушенный биотоп, 2 – биотоп, нарушенный ветровалом и двумя пожарами, 3 – частично нарушенный биотоп и 4 – биотоп, нарушенный ветровалом и одним пожаром. Доминирующими по обилию в сравниваемых биотопах оказались пауки, жужелицы и стафилиниды. Наиболее высокими значениями численности отличались пауки и стафилиниды в ненарушенном биотопе, а обилие жужелиц, напротив, в этих биотопических условиях было наименьшим.

Ключевые слова: обилие, малая бурозубка, напочвенные беспозвоночные животные, Висимский заповедник, ветровал, пожар.

Lukyanova L. E.¹, Ukhova N. L.², Gorodilova Ju. V.¹

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

*²Visimsky State Natural Biosphere Reserve
Kirovgrad, Russia*

ABUNDANCE OF PYGMY SHREW (*SOREX MINUTUS* L., 1766) AND GROUND INVERTEBRATES IN DIFFERENT BIOTOPIC CONDITIONS OF THE RESERVED TERRITORY IN MIDDLE URAL

The population of the pygmy shrew and its potential food supply – invertebrate herpetobionts were studied in four biotopes of the Visimsky Nature Reserve, which were exposed to varying degrees to the influence of natural catastrophic phenomena (windfall and fires). Shrews and invertebrates were counted using Barber traps placed in a line in each biotope. The abundance values of the pygmy shrew are arranged in the following row in descending order: 1 – undisturbed biotope, 2 – disturbed by windfall and two fires biotope, 3 – partially disturbed biotope and 4 – disturbed by windfall and one fire biotope. Spiders, ground beetles and rove beetles were dominant in abundance in the compared biotopes. The highest abundance values were observed for spiders and rove beetles in the undisturbed biotope, while the abundance of ground beetles, on the contrary, in these biotopic conditions was the lowest.

Key words: abundance, pygmy shrew, ground invertebrates, Visimsky Nature Reserve, windfall, fire.

Для характеристики биоценотической роли видов различных организмов успешно используются показатели их обилия. В узком смысле понятие «обилие» часто употребляется как синоним «численности» (Песенко, 1982). Обилие, или численность – это основной популяционный показатель, отражающий степень благополучия населения разных видов в определенном пространстве.

Малая бурозубка (*Sorex minutus* L., 1766) является представителем семейства землеройковых (Soricidae) отряда насекомоядных (Lipotyphla) (Зайцев, Войта, Шефтель, 2014). Она отличается прожорливостью, суточный рацион малой бурозубки равен 6 г и составляет 250% веса тела зверька. Ассортимент кормов этого вида по сравнению с крупными бурозубками гораздо беднее, так как ест малая бурозубка в основном мелких беспозвоночных (Юдин, 1962). Основные ее пищевые объекты – насекомые (Insecta) (91% встреч в желудках) и паукообразные (Arachnida) (71%). Насекомые поедаются на разных стадиях развития, в основном имаго и личинки, а потребление различных представителей жесткокрылых (Insecta: Coleoptera) может колебаться по годам, но сравнительно стабильны в ее рационе из жуков жужелицы (Carabidae) и стафилиниды (Staphylinidae), ведущие напочвенный образ жизни (Ивантер, 2018). Поэтому питается малая бурозубка на поверхности почвы и предпочитает мелких жуков и их личинок, пауков (Arachnida: Aranei), сенокосцев (Arachnida: Opiliones), крайне редко использует в питании дождевых червей (Oligochaeta: Lumbricidae) и многоножек (Myriapoda) (Юдин, 1962; Ивантер, Коросов, Макаров, 2015; Pernetta, 1976; Klenovšek Klenovšek et al., 2013). Это является основным отличием от диеты более крупного синтопического вида – обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*), которая наряду с напочвенными жесткокрылыми успешно использует в пищу почвенных обитателей, к которым относятся дождевые черви (Pernetta, 1976, Churchfield, Rychlik, 2006).

В исследовании использованы бурозубки и беспозвоночные животные, собранные во время полевого сезона (вторая половина августа) 2022 г. на территории Висимского государственного природного биосферного

заповедника ($57^{\circ}19' - 57^{\circ}31'$ с.ш. и $59^{\circ}20' - 59^{\circ}50'$ в.д., Свердловская область, Средний Урал). Обилие малой бурозубки и ее потенциальных кормовых объектов изучали в отличающихся биотопических условиях, которые сформировались в лесных сообществах заповедника после воздействия природных катастрофических явлений: ветровала в 1995 г. и последующего пожара в 1998 г., задевшего часть ветровальной территории. В 2010 г. в заповеднике случился второй пожар от молнии во время «сухой грозы», который охватил ветровальный участок, не нарушенный первым пожаром, а также горевший ранее участок, и таким образом, оказавшийся дважды пирогенно нарушенным ветровальным местообитанием малой бурозубки. Таким образом, для проведения исследования были отобраны четыре биотопа, отличающиеся по степени нарушенности: ветровалом и двумя пожарами (биотоп 1), ветровалом и одним пожаром (биотоп 2), частично (по периферии участка) ветровалом и одним пожаром (биотоп 3), и не нарушенный природными катастрофическими факторами (биотоп 4). До природных нарушений биотопы 1 и 2 являлись участками пихто-ельника липнякового коренного и условно-коренного, а также пихто-ельника (с примесью берёзы и осины) мелкотравно-вейникового условно-коренного. После природных катастрофических явлений эти биотопы представляют ветровально-гаревые лесные сообщества на разных стадиях восстановительных сукцессий. Биотоп 3 расположен в елово-березовом большехвостоосоково-липовом лесу, биотоп 4 – в пихто-ельнике высокотравно-папоротниковом, коренном. Изучаемые биотопы имеют ландшафтное сходство, они расположены в привершинной части невысоких гор: биотопы 1–3 занимают пологий склон г. Липовый Суток (495 м над ур. м.), а биотоп 4 находится на склоне г. Малый Суток (560 м над ур. м.). Проведенный нами ранее сравнительный анализ микросредовой структуры четырех биотопов, выявил статистически высоко значимые отличия (Лукьянова, 2023).

Состояние населения бурозубок и беспозвоночных оценивали по уровню значений обилия (численности). Для отлова животных использовали ловушки Барбера, которые были несколько модифицированы: в качестве ловушек использовали пластиковые стаканчики, которые в количестве 50 штук вкапывали в каждом биотопе в линию на расстоянии 5–10 м друг от друга. В стаканчики заливали фиксатор. Период экспозиции ловушек составлял 5 суток. Проверку ловушек осуществляли ежедневно в утренние часы. Показатель относительного обилия рассчитывали по числу попавших в ловушки животных (особей или экземпляров) за пять суток в пересчете на 100 ловушко-суток (ос./100 лов-сут.).

Статистическая обработка собранного материала выполнена с использованием пакета прикладных программ Statistica 6.0. Методом множественной регрессии оценивали связь численности малой бурозубки с обилием разных групп напочвенных беспозвоночных, также анализировали возможную связь между обилием герпетобионтов в отличающихся биотопических условиях. Уровень биотопической изменчивости показателя обилия малой бурозубки и ее кормовых объектов изучали с помощью однофакторного дисперсионного анализа. Также для

попарного сравнения использовали непараметрические тесты Манна-Уитни и Спирмена.

Дисперсионный анализ изменчивости значений обилия малой бурозубки в сравниваемых биотопах в целом не выявил отличий. Однако оказалось, что наиболее близкими значениями характеризуются два контрастных по степени нарушения местообитания – наиболее нарушенный (биотоп 1) и ненарушенный (биотоп 4). Крайне низким уровнем обилия среди сравниваемых местообитаний выделился биотоп 2 (рис. 1).

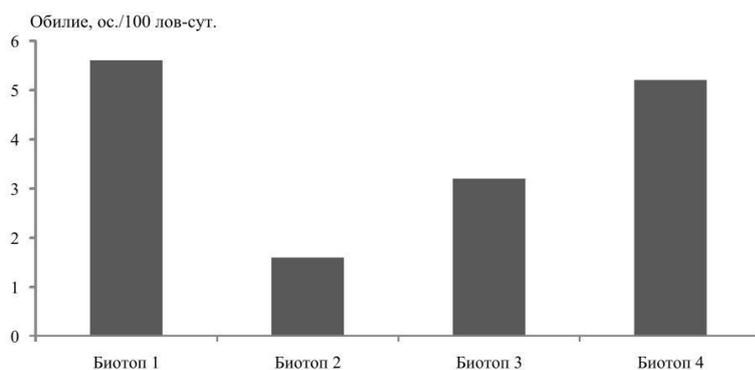


Рис. 1. Обилие малой бурозубки в разных биотопах Висимского заповедника

Тестирование по Манну-Уитни показало статистически значимые отличия численности населения малой бурозубки между этим биотопом и ненарушенным местообитанием ($Z = 1,99, p < 0,05$).

Для анализа обилия напочвенных беспозвоночных в данной работе мы целенаправленно выбрали только те группы животных, которые являются наиболее предпочтительными в питании малой бурозубки. Это, в первую очередь, представители паукообразных пауки и сенокосцы, а также жесткокрылые насекомые – жужелицы и стафилиниды. Анализ численности выбранных групп беспозвоночных в сравниваемых биотопах выявил существенные отличия. По значениям обилия наиболее контрастными оказались жужелицы и пауки в ненарушенном биотопе. В этом местообитании обилие жужелиц было крайне низким, а пауки, напротив, отличались наиболее высокими значениями (рис. 2). Это подтвердило тестирование с помощью непараметрического показателя Манна-Уитни, которое показало статистически высоко значимые отличия между жужелицами ($Z = 4,24, p < 0,001$) и пауками ($Z = 6,28, p < 0,001$) двух контрастных по степени нарушенности биотопов 1 и 4.

Известно, что между герпетобионтными беспозвоночными-хищниками – пауками и жужелицами, существуют конкурентные отношения (Lyubechanskii, 2012; Мордкович и др., 2015). По проведенным нами ранее исследованиям в пихто-ельнике коренном на г. Малый Сутук (биотоп 4) периоды наибольшей численности этих животных не совпадают: обилие жужелиц к концу лета (июль, август) понижается, а пауков – повышается (Ухова, Есюнин, 2016; Есюнин, Ухова, Домолазова, 2021). Из-за низкой численности жужелиц во второй половине лета, возможно, конкуренция между этими группами напочвенных беспозвоночных

ослаблена, что позволяет паукам успешно обитать в ненарушенных местообитаниях и поддерживать высокий уровень их обилия (рис. 2).

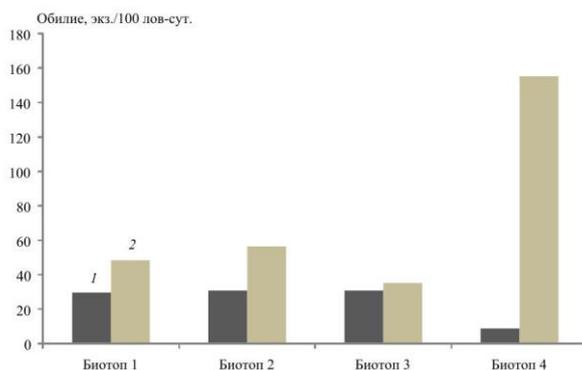


Рис. 2. Обилие жуков (1) и пауков (2) в разных биотопах Висимского заповедника

Наряду с этим, резко отличающиеся значения обилия этих двух групп почвенных беспозвоночных в ненарушенном биотопе могут быть объяснены особенностями состава герпетобия в этом местообитании. Прежде всего, следует отметить, что в целом в сообществах сравниваемых нами биотопов преобладающими по обилию оказались муравьи (Hymenoptera, Formicidae), которые не являются предпочтительным кормом малой бурозубки, для зверьков муравьи представляют фактор беспокойства, и в большинстве случаев бурозубки избегают встреч с ними (Пантелеева, Резникова, Синькова, 2016). Тем не менее, мы включили в анализ эту группу насекомых, поскольку она играет важную роль в лесных экосистемах, и оказывает влияние на беспозвоночных, в частности, жуков и стафилинид, являющихся пищевыми объектами малой бурозубки. Анализ показал, что процентный состав жуков и муравьев в биотопах 1–3 не отличается, в каждом преобладающими по численности являются муравьи (рис. 3). Наибольший размах значений обилия выявлен в ненарушенном местообитании (биотоп 4), в котором жуки составили 8,8 экз./100 лов.-сут., а обилие муравьев равнялось 5298 экз./100 лов.-сут.

В ненарушенном пихто-ельнике (биотоп 4) расположено большое число муравейников северного лесного муравья (*Formica aquilonia* Yarrow, 1955), что отличает его от других биотопов и объясняет наиболее высокую численность муравьев в этом местообитании. Поскольку известно, что между жуками и муравьями существуют конкурентные взаимоотношения (Дорошева, Резникова, 2005; Гилев, Ухова, 2021), можно предположить, что низкая численность жуков в ненарушенном биотопе является следствием этой конкурентной борьбы. Мы полагаем, что высокое обилие муравьев в ненарушенном местообитании могло также отразиться и на показателях численности малой бурозубки в этом местообитании. Ее обилие в ненарушенных биотопических условиях могло быть выше, поскольку известно, что муравьи являются фактором беспокойства для мелких млекопитающих и могут существенно снижать их численность, создавая препятствия для расселения животных (Пантелеева, Резникова, Синькова, 2016).

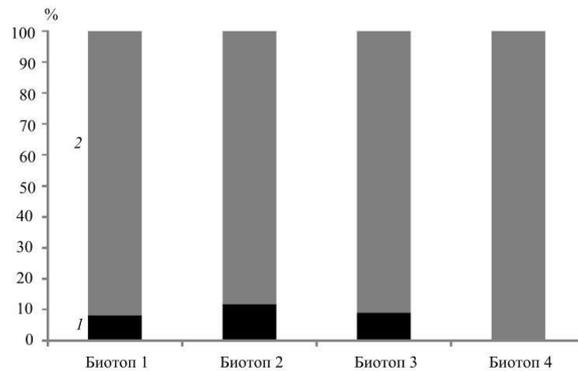


Рис. 3. Процентное соотношение численности жужелиц (1) и муравьев (2) в разных биотопах Висимского заповедника

Анализ обилия стафилинид в отличающихся биотопических условиях показал преобладание этой группы беспозвоночных в ненарушенном местообитании (рис. 4).

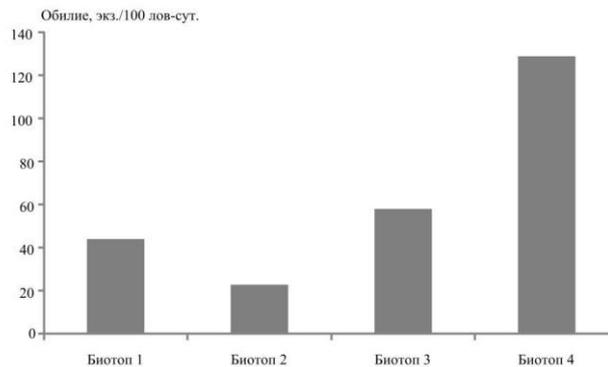


Рис.4. Обилие стафилинид в разных биотопах Висимского заповедника

С помощью теста Манна-Уитни выявлены статистически высоко значимые отличия значений обилия стафилинид между наиболее нарушенным (биотоп 1) и ненарушенным (биотоп 4) местообитаниями ($Z = 4,89, p < 0,001$), а также между биотопом 2 и биотопом 4 ($Z = 4,36, p < 0,001$). Наряду с этим регрессионный анализ показал наличие связи между обилием стафилинид и муравьев в биотопах 1, 2 и 3 ($\beta = 0,57, p < 0,001, \beta = 0,32$ и $0,37$ при $p < 0,05$, соответственно).

Исследование возможной связи между численностью малой бурозубки и обилием разных групп ее кормовых объектов с помощью регрессионного анализа показало, что лишь в условиях ненарушенного местообитания (биотоп 4) малая бурозубка положительно реагирует на наличие пауков ($\beta = 0,29, p < 0,05$). В этом же биотопе с помощью непараметрического теста Спирмена обнаружена положительная корреляция между численностью малой бурозубки и обилием жужелиц ($R = 0,3, p < 0,05$).

Таким образом, в результате проведенного исследования выявлено, что обилие малой бурозубки и почвенных беспозвоночных животных в биотопах с разной степенью нарушения природными катастрофическими факторами на территории Висимского заповедника имеет существенные отличия. На уровень значений численности животных влияет комплекс факторов, и немаловажный

среди них – конкурентные взаимоотношения. В целом, по показателю обилия можно косвенно судить о степени экологической обстановки в разных биотопах. Полученные нами данные позволяют предположить, что в ненарушенном биотопе складываются благоприятные условия для обитания малой бурозубки и ее пищевых объектов – пауков и стафилинид.

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института экологии растений и животных УрО РАН (№ 122021000091-2) и Висимского государственного природного биосферного заповедника.

ПРИМЕЧАНИЯ

Гилев А. В., Ухова Н. Л. Влияние рыжих лесных муравьев на сообщества герпетобионтов Висимского заповедника // Научные исследования на ООПТ Урала: тезисы докл. Межрегион. конф., посвящ. 50-летию Висимского государственного природного биосферного заповедника / Федеральное бюджетное учреждение «Висимский государственный природный биосферный заповедник». Екатеринбург: Изд-во УМЦ УПИ, 2021. С. 125–128.

Дорошева Е. А., Резникова Ж. И. Этологические механизмы топической конкуренции рыжих лесных муравьев (*Formica aquilonia*) и жуужелиц (Carabidae) // Журнал общей биологии. 2006. Т. 67. № 3. С. 190–206.

Есюнин С. Л., Ухова Н. Л., Домолазова А. М. Структура населения пауков и сенокосцев (Arachnida, Araneae, Opiliones) модельных биоценозов Висимского биосферного заповедника // Вестник Пермского ун-та. Сер. Биология. 2021. Вып. 3. С. 191–205.

Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) и пауки (Aranei) в составе зооэдафона осушной зоны соленого озера в южной Сибири / В. Мордкович, Р. Дудко, Л. Триликаускас, И. Любечанский // Евразийский энтомологический журнал. 2015. Т. 14. № 5. С. 447–454.

Зайцев М. В., Войта Л. Л., Шефтель Б. И. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Насекомоядные. СПб.: Наука, 2014. 391 с.

Ивантер Э. В. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала. М.: Т-во научных изданий КМК, 2018. 770 с.

Ивантер Э. В., Коросов А. В., Макаров А. М. К изучению трофических связей мелких насекомоядных млекопитающих // Зоологический журнал. 2015. Т. 94. № 6. С. 711–722.

Лукьянова Л. Е. Средовые предпочтения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) в отличающихся биотопических условиях на охраняемой территории Среднего Урала // Экология. 2023. № 1. С. 46–57.

Пантелеева С. Н., Резникова Ж. И., Синькова О. Б. Пространственно-этологические аспекты взаимодействия мелких млекопитающих с рыжими лесными муравьями // Журнал общей биологии. 2016. Том 77. № 5. С. 346–358.

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

Ухова Н. Л., Есюнин С. Л. 8.2.3.1. Численность напочвенных беспозвоночных животных // Летопись природы Висимского государственного природного

биосферного заповедника за 2014 год. Екатеринбург: Изд-во Макс-Инфо, 2016. С. 97–104.

Юдин Б. С. Экология бурозубок (род *Sorex*) Западной Сибири // Труды Биологического ин-та СО АН СССР. 1962. Вып. 8. С. 33–134.

Churchfield S., Rychlik L. Diets and coexistence in *Neomys* and *Sorex* shrews in Białowieża forest, eastern Poland // *J. Zool. Lond.* 2006. Vol. 269. P. 381–390.

Feeding ecology of three sympatric *Sorex* shrew species in montane forests of Slovenia / T. Klenovšek, T. Novak, M. Čas, T. Trilar, F. Janžekovič // *Folia Zool.* 2013. Vol. 62. № 3. P. 193–199.

Lyubchanskii I. I. Spider community structure in the natural and disturbed habitats of the West Siberian northern taiga: comparison with Carabidae community // *Russian Entomological Journal.* 2012. Vol. 21. № 2. P. 147–155.

Pernetta J. C. Diets of the shrews *Sorex araneus* L. and *Sorex minutus* L. in Wytham Grassland // *Journal of Animal Ecology.* 1976. Vol. 45. № 3. P. 899–912.

УДК 591.526:591.463.2.068.1.:593.32

Мамина В. П.

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

РЕПРОДУКТИВНАЯ СИСТЕМА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ЭКОЛОГИЧЕСКОМ МОНИТОРИНГЕ

В статье представлены наиболее информативные показатели фертильности самцов рыжей полевки, обитающих в условиях техногенной нагрузки. Снижение общего обилия рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на территориях природных геохимических аномалий приводит к «сглаживанию» плотностно-зависимых механизмов, в результате которого фертильность самцов остается на достаточно высоком уровне. Выявлена компенсаторно-защитная реакция со стороны репродуктивной системы, которая направлена на поддержание численности популяции в экстремальных условиях.

Ключевые слова: индекс сперматогенеза, дегенерация клеток, морфология сперматозоидов, фертильность, доимплантационная смертность.

Mamina V. P.

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

REPRODUCTIVE SYSTEM OF SMALL MAMMALS IN ECOLOGICAL MONITORING

The article presents the most informative indicators of fertility of bank vole males living under anthropogenic pressure. A decrease in the overall abundance of bank voles (*Clethrionomys glareolus*) in areas of natural geochemical anomalies leads to a «smoothing» of density-dependent mechanisms, as a result of which male fertility remains at a fairly high level. A compensatory-protective reaction on the part of the reproductive system has been identified, which is aimed at maintaining the population size in extreme conditions.

Key words: spermatogenesis index, cell degeneration, sperm morphology, fertility, preimplantation mortality.

Экологический мониторинг, как правило, дает интегральную оценку действия комплекса неблагоприятных факторов окружающей среды на состояние популяции. Поскольку основные популяционные параметры такие как, смертность, размножение, численность находятся в прямой зависимости от состояния репродуктивной функции животных, то изучение влияния экзогенных факторов на гонады отдельных особей может иметь прогностическую значимость для состояния популяции в целом.

При экологическом мониторинге следует учитывать тот факт, что на показатели репродуктивного потенциала рыжей полевки значительное влияние оказывают их внутривидовые взаимоотношения. При этом следует отметить, что репродуктивная функция у многих видов мелких грызунов связана с плотностью популяции (Ивантер, 2005; Vujalska et al., 1994). Ряд авторов отмечает, что в оптимальных условиях плотность населения вида не только выше, но и устойчивее, тогда как в пессимальных – она колеблется в большом диапазоне (Европейская рыжая полевка, 1981). У рыжей полевки в оптимуме ее видового ареала при высокой численности популяции, превышающей пороговые значения, включаются механизмы плотностно-зависимой регуляции (Жигальский, 1994). В литературе описаны случаи, когда циклика в популяциях сохраняется и при достаточно низком обилии населения, которого, вероятно, вполне достаточно для «включения» внутривидовых механизмов, тормозящих размножение (Ивантер, 2005). Известно, что изменения, происходящие в организме в течение длительного периода под влиянием различных неблагоприятных факторов среды, могут компенсироваться естественными процессами. Несмотря на значительные компенсаторные резервы функциональных систем млекопитающих, благодаря которым их нарушения проявляются лишь при достаточно интенсивных воздействиях, все-таки возможен «срыв» механизмов защиты организма в случае длительного поступления в окружающую среду экотоксикантов. В этих условиях к одной из наименее защищенных и наиболее уязвимых систем организма следует отнести репродуктивную систему. В связи с этим была сформулирована концепция о репродуктивном здоровье человека – чувствительном индикаторе экологического неблагополучия и интегральной оценке состояния окружающей среды.

Показано, что адаптивные возможности у самцов выражены слабее и истощаются быстрее, чем у самок, что связано с особенностями их

нейрогуморальной регуляции. Наиболее высокая чувствительность гонад самцов по сравнению с самками к неблагоприятным факторам среды обусловлена структурно-функциональными различиями в развитии половых клеток. Процесс овогенеза носит циклический характер и сопровождается дегенерацией фолликулов (атрезия). В большинстве случаев атрезия приводит к полной гибели растущих фолликулов, за счет чего практически исключаются какие-либо морфофункциональные нарушения яйцеклетки, а закладка ооцитов в пренатальном периоде обеспечивает им устойчивость к неблагоприятным факторам среды (Kruczek, 1997). Кроме того, короткие эстральные циклы (5-7 дней), дают возможность поддерживать овариальную функцию на достаточно высоком уровне, самка практически всегда готова к спариванию. В отличие от яичника семенник функционирует непрерывно, а высокая пролиферативная активность сперматогенных клеток обуславливает их повышенную чувствительность к неблагоприятным факторам среды. Известно, что процесс сперматогенеза (продолжительность 25-30 дней) сопровождается значительной дегенерацией сперматогенных клеток, которая приводит не только к их гибели, но и к формированию патологических форм сперматозоидов и снижению их оплодотворяющей способности. Высокий уровень повреждаемости сперматогенной функции можно объяснить тем, что у млекопитающих процесс сперматогенеза (от стволовых до зрелых клеток) происходит во взрослом состоянии, в то время как оогенез заканчивается внутриутробно.

Репродуктивный успех самца складывается из ряда показателей, но прогностической значимостью обладает объем и качество спермы, которые напрямую зависят от морфофункционального состояния семенников. Точных количественных данных относительно содержания сперматозоидов в эякуляте у мелких млекопитающих из природной популяции, характеризующих их фертильность отсутствует. Результаты наших исследований показали, что у рыжей полевки из природной популяции к наиболее информативным показателям фертильности самцов следует отнести:

- индекс семенника, отражающий состояние сперматогенеза и количественные изменения сперматозоидов;
 - диаметр семенных канальцев;
 - % семенных канальцев с дегенерацией сперматогенных клеток (апоптоз, пикноз);
 - % семенных канальцев с дезорганизацией сперматогенных клеток;
 - % семенных канальцев с отслоением сперматогенного эпителия от базальной мембраны;
 - морфология эндокринного отдела (морфометрия клеток Лейдига и Сертоли).
- При исследовании сперматозоидов учитывать:
- аномальные формы головок сперматозоидов;
 - аномальный хвост сперматозоидов (хвост в виде петли).

Для большинства видов млекопитающих показана взаимосвязь между этологической структурой популяции и дифференциальным успехом в размножении. (Шилов 1977; Kruczek, 1997). Нами показано, что половозрелые

самцы рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) обладают высокой индивидуальной изменчивостью по уровню тестостерона в плазме крови (3,1-12,2 нг/мл) и по клеточной гибели (38,4-70%). Особи с низким содержанием тестостерона имеют более значительные деструктивные изменения в герминативном отделе семенника, которые приводят к снижению фертильности животного. Зверьки одной физиологической группы (половозрелые самцы) имеют разную степень выраженности деструкции, т. е. по данному показателю наблюдается высокая индивидуальная изменчивость, причем высокой степени деструкции соответствует и высокая пролиферативная активность сперматогенного эпителия. По-видимому, дегенеративные процессы в ткани семенника изменяют функциональную активность инкреторных клеток, регулирующих митотическую активность сперматогенных клеток. Самки грызунов достаточно хорошо различают хемосигналы самцов разного иерархического ранга и предпочитают для спаривания доминирующих самцов, обладающих высоким фертильным потенциалом (Evsikov et al., 1995; Penn, Potts, 1998; Герлинская, 2009). Высокая вариабельность отдельных показателей репродуктивной системы у самцов связана с их нейроэндокринным состоянием, обусловленным зоосоциальным взаимодействием между животными.

В популяциях мелких млекопитающих большое влияние на состояние половой системы оказывают размер сообщества, его численность, плотность. Исследования динамики численности популяции млекопитающих показали, что, несмотря на закономерность сезонных эндокринных колебаний, для каждой фазы численности характерны свои особенности. Нами показано, что в фазе «пик» возрастает число животных с дегенеративными изменениями в семенниках, которые приводят к снижению оплодотворяющей способности сперматозоидов и как результат – «неэффективное» спаривание. В экстремальных условиях обитания подобной зависимости деструктивных изменений от плотности популяции не наблюдается. Так, у рыжей полевки, обитающей на территории природных биогеохимических провинций с избыточным содержанием кобальта, никеля и хрома в 1,5 раза снижается относительное обилие животных и в фазе «пик» представленные показатели соответствуют показателям характерным для фазы «рост» популяции с фонового участка, то есть фертильность самцов не изменяется. В данном случае происходит «сглаживанием» плотностно-зависимых механизмов.

В фазу «пик» на аномальных участках возрастает фактическая плодовитость и снижается доимплантационная гибель эмбрионов, что обусловлено количеством и качеством спермы. Подобный факт свидетельствует о компенсаторно-защитной реакции со стороны репродуктивной функции, которая направлена на поддержание численности популяции в экстремальных условиях.

ПРИМЕЧАНИЯ

Герлинская Л. А. Механизмы поддержания гетерогенного воспроизводства в популяциях млекопитающих: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск, 2009. 34 с.

Европейская рыжая полевка / Отв. ред. Башенина Н. В. М.: Изд-во «Наука», 1981. 351 с.

Жигальский О. А. Зональные и биотопические особенности влияния эндо- и экзогенных факторов на население рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) // Экология. 1994. № 3. С. 50–60.

Ивантер Э. В. Популяционные факторы динамики численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на северном пределе ареала // Тр. карельского науч. центра РАН. 2005. № 7. С. 48–63.

Науменко Е. В., Осадчук А. В., Серова Л. И., Шишкина Г. Т. Генетико-физиологические механизмы регуляции функций семенников. Новосибирск: Наука, 1983, 203 с.

Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во «Наука», 1977. 261 с.

Bujalska G., Gerlinskaya L., Grika L., Evsikov V., Moshkin M. Adrenocortical variability in life history of bank voles // Pol. Ecol. Studies. 1994 V. 7. P. 229–243.

Dewsbury D. A. Dominance rank, copulatory behaviour and differential reproduction. // Quart. Rev. Biol 1982. Vol. 57. P. 135–159.

Evsikov V. I., Nazarova G. G., Potapov M. A. Female odor choice, male social rank, and sex ratio in the water vole // Advances in the Biosciences: Chemical Signals in Vertebrates VII. Oxford: Pergamon. 1995. Vol. 93. P. 303–307.

Kruczek M. Male rank and female choice in the bank vole, *Clethrionomys glareolus* // Behav Processes 1997. Vol. 40. P. 171–176.

Penn D., Potts W. K. Chemical signals and parasite-mediated sexual selection // Trends Ecol Evol. 1998. Vol. 13. P. 391–396.

УДК 599.323.5/574.34/57.024

Мацкало Л. Л.^{1,2}, Новиков Е. А.^{1,2}

¹*Институт систематики и экологии животных СО РАН
г. Новосибирск, Россия*

²*Новосибирский государственный аграрный университет
г. Новосибирск, Россия*

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ УСТОЙЧИВЫХ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ ЧЕРТ УЗКОЧЕРЕПНЫХ ПОЛЕВОК ПРИ РАЗНОЙ ОТНОСИТЕЛЬНОЙ ЧИСЛЕННОСТИ

В работе представлены результаты исследования индивидуального и социального поведения узкочерепных полевок, отловленных в естественных местообитаниях. Выделены четыре фенотипические группы, соотношение которых отличается в зависимости от относительной численности популяции в разные годы. Проведено сравнение выживаемости и средней

продолжительности жизни особей узкочерепной полевки разных фенотипических групп в лабораторных условиях.

Ключевые слова: динамика численности, индивидуальные особенности, поведение, узкочерепная полевка, выживаемость.

Matskalo L. L.^{1,2}, Novikov E. A.^{1,2}

¹*Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS
Novosibirsk, Russia*

²*Novosibirsk State Agrarian University
Novosibirsk, Russia*

FUNCTIONAL DIVERSITY OF STABLE INDIVIDUAL TRAITS OF NARROW-HEADED VOLES AT DIFFERENT RELATIVE ABUNDANCES

The paper presents the results of the study of individual and social behaviour of narrow-headed voles captured in natural habitats. Four phenotypic groups were identified, the ratio of which differs depending on the relative population abundance in different years. The survival rate and average life expectancy of the narrow-headed voles of different phenotypic groups in laboratory conditions were compared.

Key words: population dynamics, individual traits, behaviour, narrow-headed vole, survival rate.

Не так давно в этологии возникла концепция индивидуальности (personality), согласно которой существуют устойчивые различия в поведении особей внутри популяции, складывающиеся из комплекса характеристик и варьируют в пределах половозрастных когорт (Vonk et al., 2017).

Изучение индивидуальных особенностей животных является одной из наиболее обсуждаемых тем в современной фундаментальной и прикладной поведенческой экологии (Sánchez-Tójar et al., 2022; MacKinlay, Shaw, 2022; Netz et al., 2022 и др.) и имеет важное экологическое и эволюционное значение. Так показано, что плотность популяции оказывает значительное влияние на соотношение отдельных поведенческих типов в популяции (Dhellemmes et al., 2020). Однако, вопрос о том, какие поведенческие типы преобладают в разных экологических ситуациях, остается открытым.

Недостаток данных о факторах, определяющих соотношение персоналий в популяциях и их адаптивном значении, отчасти связан с трудностью изучения поведения животных в естественных условиях, особенно скрытноживущих, таких как мышевидные грызуны. Поэтому один из подходов к изучению индивидуальных особенностей поведения – это изъятие животных из природы и тестирование их в лаборатории по стандартному протоколу.

Удобным объектом для подобного исследования является узкочерепная полевка (*Lasiopodomys gregalis* Pallas, 1778), так как это широко распространенный вид открытых пространств, демонстрирующий популяционные циклы со значительными флуктуациями численности, что

позволяет оценивать экологические факторы, влияющие на соотношение частот поведенческих фенотипов. Особи этого вида легко отлавливаются и неприхотливы в уходе в лабораторных условиях.

Цель нашей работы – установить индивидуальные различия в поведении животных (personality) на фоне флуктуаций относительного обилия популяции и выявить их функциональную значимость.

Материалы и методы

Объектом исследования послужила узкочерепная полевка (*Lasiopodomys gregalis* Pallas, 1779) – массовый вид, имеющий достаточно обширный ареал.

В работе были использованы животные, отловленные в естественных местообитаниях, и их потомки, родившиеся в лабораторных условиях. Отлов производили в весенне-летние месяцы 2019-2022 гг. на территории Карасукского стационара ИСиЭЖ СО РАН (53°43'48.1" с.ш., 77°52'00.4" в.д.) и в его окрестностях.

Для поимки животных были использованы стандартные методы отлова живоловками. В каждой колонии на тропах, ведущих к норам и возле отверстий нор устанавливали по 5-10 живоловок. Ловушки оставляли открытыми в течение всего светлого времени суток. Проверку ловушек производили каждый час. В качестве приманки использовали кубики черного хлеба, смоченного в нерафинированном подсолнечном масле и кусочки моркови (Задубровский и др., 2021). Сразу после поимки животных подвергали визуальному осмотру для определения пола и репродуктивного статуса, регистрировали вес.

После отлова и транспортировки в лабораторию, животных передерживали не менее двух недель перед тестированием для адаптации к лабораторным условиям. Животных содержали в индивидуальных клетках размером 30 x 20x 20 см с подстилкой из опилок и ватой в качестве гнездового материала в вентилируемом подвальном помещении с комфортной температурой (18-22 °С) и фиксированным режимом освещения, со свободным доступом к корму и воде. В качестве корма предлагали свежую морковь, зелень, сено (Задубровский и др., 2021).

После передержки в лаборатории животные были подвергнуты процедуре тестирования, включающей набор стандартных поведенческих тестов: открытое поле (3-минутный тест на круглой арене диаметром 63 см и высотой стенки 35 см), черно-белая камера (5-минутный тест, животное помещается в темный отсек (25 × 15× 25 см), соединенный проходом (3 × 3 см) со светлым отсеком (25 × 30× 25 см), однополые парные ссаживания (10-минутный тест на круглой нейтральной арене диаметром 50 см и высотой стенки 35 см). Перед тестированием животных не беспокоили. В один день животное тестировали не более одного раза. Тесты проводились с интервалом в 2 недели. Поведение животных фиксировали на видеокамеру (Panasonic HC-V720M). Для изучения повторяемости частот поведенческих актов каждое животное тестировали минимум три раза с перерывом в шесть месяцев.

При статистической обработке результатов применяли стандартные параметрические методы вариационной и многомерной статистики (пакет

Statistica 6.0). Для выделения поведенческих форм использовали факторный анализ с вращением осей «варимакс». Критической величиной факторной нагрузки принято значение 0,5. Анализировали первые два фактора. Межгрупповую изменчивость анализировали с применением дисперсионного анализа ANOVA и теста LSD. Для выделения поведенческих феногрупп использовали кластерный анализ методом Варда.

Результаты исследования

Данные отловов показали, что численность особей узкочерепной полевки снижалась с 2019 (10,6 ос. на 100 л.с.) по 2021 гг. (2,2 ос. на 100 л.с.) и выросла в 2022 г. (7 ос. на 100 л.с.). Можно предполагать, что период отлова охватил популяционный цикл, включающий фазы спада, депрессии и подъема численности.

На основании результатов факторного анализа были выделены два фактора, вносящих наибольший вклад в дисперсию выборки (табл. 1). В тесте «Открытое поле» и «Черно-белая камера» первый фактор был интерпретирован как двигательная активность, второй – как эмоциональность. В тесте «Однополюе парные ссаживания» первый фактор был интерпретирован как агрессивное поведение, а второй – как миролюбивое. Таким образом, для каждого животного получено шесть интегральных значений мотивационно-обусловленных форм поведения. На основе этих данных, методом кластерного анализа мы условно разделили выборку на четыре группы методом Варда.

Таблица 1

Пример факторного анализа поведения в тесте «Открытое поле»

Элементы поведения	Двигательная активность	Эмоциональность
Латентное время	-0,58	-0,11
Вертикальная активность	0,62	-0,04
Горизонтальная активность (центр)	0,76	-0,10
Горизонтальная активность (периферия)	0,89	-0,01
Горизонтальная активность (сумма)	0,95	-0,04
Грумминг	-0,20	0,34
Количество актов дефекации	0,13	0,89
Количество болюсов	0,10	0,90
Уринация	-0,04	-0,08
Роющая активность	0,18	0,08
Стук зубами	0,09	0,01
Чесание	0,04	0,25
Прыжок	0,36	-0,22
Отряхивание	-0,09	0,32
Заглядывание в норку	0,01	-0,16
Объясненная дисперсия, %	19,22	12,02

Примечание: Полужирным шрифтом выделены статистически достоверные значения факторов. Критическая величина факторной нагрузки 0,5.

Сравнение средних значений для каждой из выявленных фенотипических групп показало, что первая группа характеризуется низкой двигательной активностью, пониженными показателями миролюбивого и агрессивного поведения, а также средними показателями эмоциональности. Вторая группа отличается очень высокой эмоциональностью, повышенным миролюбием и высокой двигательной активностью. Третья группа имеет средние значения по всем показателям, четвертая – характеризуется высокими показателями двигательной активности, миролюбия и агрессивности, а также пониженной эмоциональностью (рис. 1).

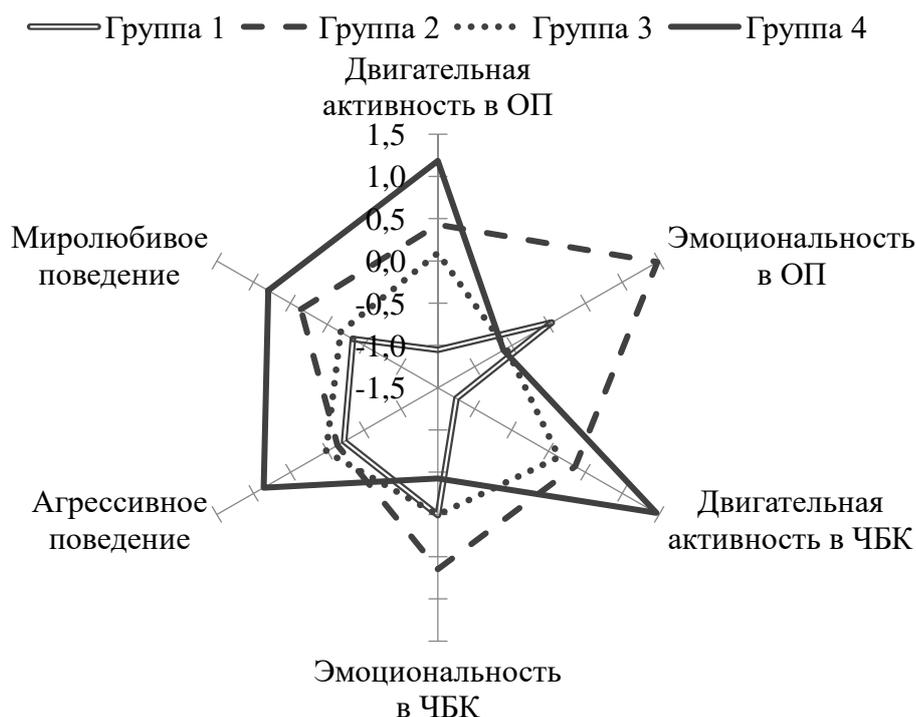


Рис. 1. Отличия поведенческих фенотипических групп (ОП – открытое поле, ЧБК – черно-белая камера)

Анализ соотношения поведенческих фенотипических групп в выборках, сформированных из особей, отловленных в разные годы, а также у животных, рожденных и выросших в лабораторных условиях (рис. 2), показал, что в 2019 году, при высокой численности популяции, доля четвертой группы (высоподвижные особи) составляет всего 6%. Это в 3-6 раз меньше, чем в другие годы. Можно предположить, что данный год не является пиком численности узкочерепной полевки, а является началом спада. Соответственно, 2019 год мог быть пиком численности хищников, которые сократили количество высокоподвижных животных. Доля животных из первой группы (низкоподвижные особи) в этот год составляет 33%, что больше, чем в остальные годы. При высокой численности популяции для снижения внутривидовой конкуренции животные выбирают различные стратегии для выживания. Одни особи – подвижные и смелые, могут в поисках

предпочитаемых кормов уходить далеко от системы жилых нор, подвергаясь повышенному риску хищничества, другие предпочитают не рисковать и довольствуются малоценным кормом, который можно найти в непосредственной близости от гнезда. На протяжении всего наблюдаемого нами цикла численности доля третьей группы изменяется меньше всего. В 2021 году при депрессии численности мы видим равное соотношение первой, второй и четвертой групп. В 2022 году на подъеме численности особи из первой группы (низкоподвижные) отсутствуют, при этом доля животных из четвертой группы (подвижные) составляет 36%, что говорит о том, что после депрессии численности остается много незанятых конспидфиками участков, а также, вероятно, низка численность хищников. Очевидно, полевки предпочитают активно расселяться в это время.

Доля второй группы (высокоэмоциональные особи) среди особей, рожденных в лаборатории, составляет 53%, а животные из первой группы (низкоподвижные особи) отсутствуют. Можно предположить, что животные, рожденные и выросшие в стабильных условиях, имеют низкую устойчивость к стрессу и достаточно эмоциональны, так как у них не было опыта выживания в естественных условиях. А содержание в индивидуальных клетках сводит к минимуму внутривидовую конкуренцию и исключает пресс хищников. Таким образом животным нет необходимости быть очень осторожными и ограничивать подвижность.

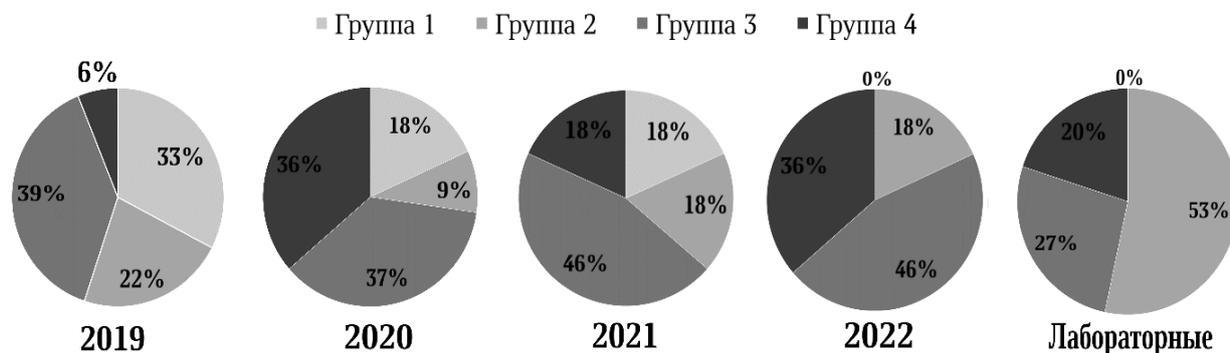


Рис. 2. Соотношение поведенческих фенотипов в популяции при разной относительной численности

Группы, имеющие разную селективную ценность в природе, в лаборатории также могут выживать по-разному. Динамика смертности (рис. 3) свидетельствует о том, что быстрее всего элиминируются особи четвертой группы (высокоподвижные особи).

Анализ средней продолжительности жизни особей показал, что наиболее долгоживущими являются особи из первой группы (низкоподвижные) по сравнению с особями из второй и четвертой групп ($F_{3,73} = 3,43; p = 0,01$).

Таким образом, в ходе работы было изучено индивидуальное и социальное поведение узкочерепной полевки, при анализе которого были выделены четыре фенотипические группы.

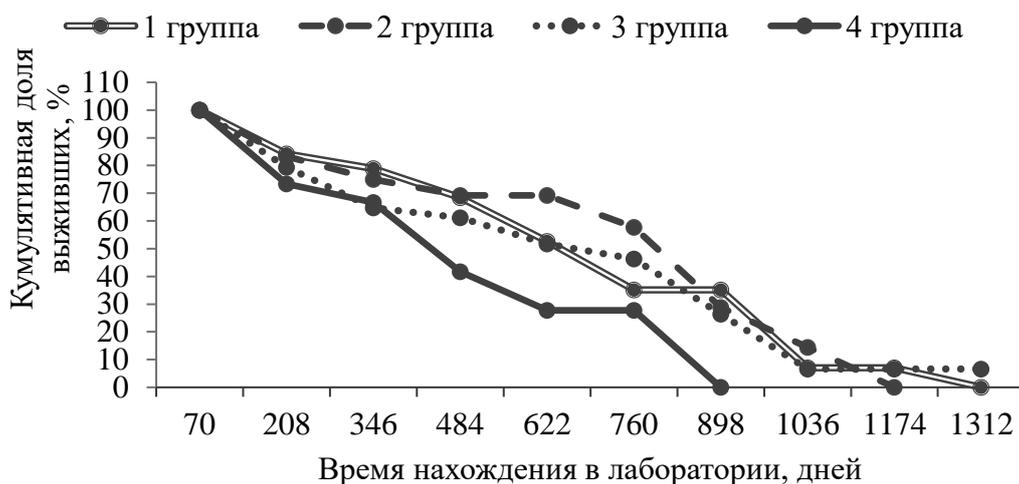


Рис. 3. Выживаемость животных разных фенотипических групп в лабораторных условиях

На соотношение частот различных фенотипических групп в природной популяции влияет относительная численность. Так, в год высокой численности популяции (2019 г.) доля животных, имеющих высокую двигательную активность, составляла всего 6%, в то время как в остальные годы была значительно выше. Среди животных, отловленных в 2022 году, а также рожденных в лабораторных условиях, отсутствуют особи, которые имеют низкую двигательную активность. Таким образом, на разных фазах динамики численности популяции селективное преимущество получают особи разных фенотипических групп.

Оценка выживаемости показала, что после отлова и помещения в лабораторию быстрее всего элиминируются особи четвертой группы, которые имеют высокий уровень двигательной активности. А средняя продолжительность жизни выше у низкоподвижных зверьков первой группы по сравнению с животными второй и четвертой группы, имеющими высокую эмоциональность и двигательную активность соответственно. Вероятно, это связано с разной историей жизни особей в природе, влияние которой станет одной из задач наших дальнейших исследований.

Работа выполнена в рамках Федеральной программы фундаментальных научных исследований на 2021-2025 гг. FWGS-2021-0003 с частичной финансовой поддержкой РФФИ (грант № 19-04-00929).

Авторы благодарят Задубровского П. А. за помощь в организации полевых работ, а также статистической обработке полученных данных.

ПРИМЕЧАНИЯ

*Задубровский П. А. Типы поселений узкочерепной полевки (*Lasiopodomys gregalis*) в Северной Кулунде и сезонная динамика их демографического состава // Экология. 2016. Т. 1. С. 71–76.*

Задубровский П. А., Васина А. В., Новикова Е. В., Кондратюк Е. Ю., Мацкало Л. Л., Новиков Е. А. Влияние антропогенных факторов на способность

узкочерепной полевки (*Lasiopodomys gregalis*) адаптироваться к условиям неволи // Экология. 2021. № 4. С. 1–8.

Boon A. K., Réale D., Boutin S. Personality, habitat use, and their consequences for survival in North American red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*) // *Oikos*. 2008. № 117. P. 1321–1328.

Dhellemmes F., Finger J.-S., Laskowski K. L., Guttridge T. L., Krause J. Comparing behavioural syndromes across time and ecological conditions in a free-ranging predator // *Animal Behaviour*. 2020. № 162. P. 23–33.

Figueredo A. J., Vásquez G., Brumbach B. H., Schneider S. M. R. The heritability of life history strategy: The k-factor, covitality, and personality // *Social Biology*. 2004. № 51. P. 121–143.

MacKinlay R. D., Shaw R. C. A systematic review of animal personality in conservation science // *Conservation Biology*. 2022. № 37. P. 1–16.

Netz C., Ramesh A., Gismann J., Gupte P. R., Weissing F. J. Details matter when modelling the effects of animal personality on the spatial distribution of foragers // *Proceedings of the Royal Society B*. 2022. № 289. P. 1–5.

Réale D., Dingemanse N.J., Kazem A.J.N., Wright J. Evolutionary and ecological approaches to the study of personality // *Philosophical transactions of the royal society B*. 2010. № 365. P. 3937–3946.

Sánchez-Tójar A., Moiron M., Niemelä P.T. Terminology use in animal personality research: a self-report questionnaire and a systematic review // *Proceedings of the Royal Society B*. 2022. № 289. P. 2021–2259.

Smith B. R., Blumstein D. T. Fitness consequences of personality: a meta-analysis // *Behavioral Ecology*. 2008. № 19. P. 448–455.

Vonk J., Weiss A., Kuczaj S.A. Personality in nonhuman animals // Springer International Publishing. New York. 2017. 326 p.

Научное издание

ПРОБЛЕМЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

Сборник материалов
XIII Всероссийского Популяционного семинара
с международным участием
памяти Н. В. Глотова (к 85-летию со дня рождения).
9–11 апреля 2024 года

Печатается в авторской редакции

Подписано в печать 02.12.2024г. Формат 60х90/16.

Печать: цифровая.

Усл. печ. л. 16,40 Тираж 500. Заказ 2264



Отпечатано в редакционно-издательском отделе
НАУЧНО-ИЗДАТЕЛЬСКОГО ЦЕНТРА «АЭТЕРНА»

450076, г. Уфа, ул. Пушкина 120

<https://aeterna-ufa.ru>

info@aeterna-ufa.ru

+7 (347) 266 60 68