

The background of the cover is a light grey color with faint, stylized 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 in shades of orange and brown. A magnifying glass is positioned in the lower right, focusing on a section of the DNA helix.

**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 II

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 2 ч. Ч. II/ отв. ред. О. В. Полявина, Т. В. Жуйкова. – Уфа: Аэтерна, 2024. – 286 с.

ISBN 978-5-00249-131-5 ч.2
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 978-5-00249-131-5 ч.2
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>Мелинг Э. В., Жуйкова Т. В., Петухов И. С., Гордеева В. А.</i> Разнообразие ценотической структуры флоры отвалов горнодобывающей промышленности Нижнего Тагила | 8 |
| <i>Мустафина А. Н., Абрамова Л. М.</i> Онтогенетическая структура природных популяций <i>Zygophyllum pinnatum</i> Cham. (Zygophyllaceae) в Предуралье и Западном Казахстане | 18 |
| <i>Мухачева С. В., Безель В. С., Изварин Е. П.</i> Потребление энергии мелкими млекопитающими на фоновых и антропогенно загрязненных территориях | 23 |
| <i>Мухачева С. В.</i> Пространственная структура симпатрических видов лесных полевок в окрестностях медеплавильного завода в период снижения выбросов | 29 |
| <i>Низяр Мурсал, Мехтиева Н. П., Абдуллаева А. У.</i> Современное состояние природных популяций некоторых редких видов флоры Азербайджана | 36 |
| <i>Новиков Е. А.</i> Изменчивость этолого-физиологических показателей грызунов в антропогенных ингредиентах | 45 |
| <i>Ноговицына С. Н., Попов А. А.</i> Муравьи в герпетобионтных сообществах антропогенно-трансформированных ландшафтов южной Якутии и севера Амурской области | 53 |
| <i>Орлова В. Н., Антосюк О. Н., Костенко В. В., Болотник Е. В.</i> Изменение частоты эмбриональной летальности и экспрессии гена морфогенеза spaghetti squash (sqh) при воздействии экстракта <i>Betonica officinalis</i> L. на <i>Drosophila melanogaster</i> | 58 |
| <i>Первушина Е. М.</i> Понимание популяции у рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) | 62 |
| <i>Пестрякова С. М., Попов А. А., Зыков Е. Н.</i> Сообщество ногохвосток (Collembola) постпирогенных лесных участков Лено-Вилуйского междуречья (Центральная Якутия) | 67 |
| <i>Полуэктова Д. В.</i> Многолетняя динамика массы печени рыжей полевки | 74 |
| <i>Полявина О. В., Косарева А. М.</i> Полиморфизм окраски оперения сизых голубей сельских территорий | 78 |
| <i>Рафиков С. Ш., Семенова И. Н., Рафикова Ю. С.</i> Оценка экологических рисков для здоровья населения горнорудного региона на примере г. Сибай Республики Башкортостан | 85 |
| <i>Романова Е. Б., Плотникова В. Д., Какнаева М. С.</i> Оценка популяционных иммунных и морфофизиологических характеристик амфибий в биомониторинге урбанизированных территорий | 90 |

| | |
|--|-----|
| <i>Свинин А. О., Матюшова М. И., Ермаков О. А., Литвинчук С. Н.</i> Особенности элиминации генома у гибридов зеленых лягушек из популяционных систем севера Поволжья | 97 |
| <i>Семенова И. Н., Рафикова Ю. С., Суюндуков Я. Т., Ильбулова Г. Р.</i> Показатели здоровья населения в условиях химического загрязнения окружающей среды | 105 |
| <i>Смирнов Г. Ю., Шкурихин А. О.</i> Асимметрия массы семенников рыжей полевки: методика измерения и связь с репродуктивно-возрастным статусом | 111 |
| <i>Созонтов А. Н., Ухова Н. Л., Есюнин С. Л.</i> Открытые данные многолетнего мониторинга пауков Висимского биосферного заповедника | 118 |
| <i>Старобор Н. Н., Раскоша О. В.</i> Изучение плодовитости у полевок-экономок, обитавших на радиоактивно загрязненной территории и у их потомков | 124 |
| <i>Степанова В. В., Охлопков И. М.</i> Пространственно-стаиальное распределение диких животных в Южной Якутии | 128 |
| <i>Степанова В. В., Охлопков И. М.</i> Современное состояние ресурсов охотничьих млекопитающих Республики Саха (Якутия) | 130 |
| <i>Стеценко С. К., Андреева Е. М., Терехов Г. Г.</i> Естественное микробное сообщество при его внесении в почву лесного питомника | 132 |
| <i>Суетина Ю. Г.</i> Всероссийские популяционные семинары. Мемориальные чтения | 136 |
| <i>Суходольская Р. А., Ухова Н. Л., Максимович К. Ю., Автаева Т. А., Теофилова Т., Ланграф В.</i> Изменчивость размеров и полового диморфизма жужелицы <i>Poecilus cupreus</i> L. в широтном градиенте: подтверждение пилообразного клина | 141 |
| <i>Тараканов В. В.</i> Пространственная популяционная структура и лесосеменное районирование <i>Pinus sylvestris</i> L. Аналитический обзор | 148 |
| <i>Таршиц Л. Г.</i> Ценопопуляции как объект исследований бакалавров на полевой практике по экологии | 158 |
| <i>Теплых А. А., Гнутова Т. Г.</i> Семеношение и посевные качества семян ели в Республике Марий Эл | 163 |
| <i>Тимченко А. И.</i> Динамика численности божьих коровок на юге Свердловской области | 169 |
| <i>Тихменев Е. А., Тихменев П. Е.</i> К антэкологии северных покрытосеменных | 173 |
| <i>Тихонова И. В.</i> Об одном из примеров полезности методов популяционно-биологических исследований для смежных областей науки | 183 |

| | |
|---|-----|
| Тужилкин А. Н., Мартусевич А. К., Чистякова Ю. В., Соколовская С. В., Каширина А. О., Нежкина Н. Н. Оценка генетической детерминации гемодинамического ответа на физическую нагрузку у пожилых лиц | 187 |
| Фардеева М. Б., Токарев С. А. Оценка возобновления <i>Picea fennica</i> (Regel) Kom. и <i>Pinus sylvestris</i> L. в условиях хвойно-широколиственных лесов (Республика Татарстан) | 191 |
| Федорова С. В. Популяционная экология растений: от ученого к обществу | 201 |
| Фрисман Е. Я. Математические модели, объединяющие экологический и генетический подходы в математической популяционной биологии | 205 |
| Хляп Л. А. Уровень анализа: от видового к популяционному (на примере вопросов синантропии, биологических инвазий и сохранения биоразнообразия среди млекопитающих) | 209 |
| Чаринцева К. Я., Кшнясев И. А., Давыдова Ю. А. Факторы изменчивости плодовитости самок рыжей полевки | 216 |
| Шарапов Е. С., Демаков Ю. П., Шейкина О. В., Королев А. С. Плотность древесины в ценопопуляциях сосны обыкновенной (<i>Pinus sylvestris</i> L.) на территории Республики Марий Эл | 221 |
| Шималина Н. С., Антонова Е. В., Позолотина В. Н. Жизнеспособность семенного потомства <i>Plantago major</i> в зоне радиоактивноого загрязнения: излучение и погодные условия | 229 |
| Шубин Д. В. Распространение популяций <i>Parnassius apollo</i> и растений семейства Crassuiaceae в среднем течении реки Чусовой (Средний Урал) | 234 |
| Шуваев Д. Н. Историческая демография популяций <i>Pinus sibirica</i> Du Tour в горах Южной Сибири по генетическим данным | 240 |
| Шукруллозода Роза Шукрулло кизи Влияние стратификации на преодоление покоя семян и развитие зародышей <i>Tulipa ingens</i> и <i>Tulipa fosterana</i> в акультуре <i>in vitro</i> | 245 |
| Юнусова Д. Р. Амфиберингийские связи Евразии и Северной Америки на примере видов <i>Rhododendron</i> Subsection <i>Ledum</i> (L.) KRON & JUDD | 248 |
| Яковлева М. Л., Шадрина Е. Г. Социальная и половозрастная структура населения безнадзорных собак г. Якутск | 251 |
| Список публикаций Н. В. Глотова | 259 |
| Список публикаций Материалов Всероссийских Популяционных семинаров | 283 |

Мелинг Э. В., Жуйкова Т. В., Петухов И. С., Гордеева В. А.
Нишнетагильский государственный социально-педагогический институт
(филиал) «Российского государственного профессионально-педагогического
университета»
г. Нижний Тагил, Россия

РАЗНООБРАЗИЕ ЦЕНОТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ФЛОРЫ ОТВАЛОВ ГОРНОДОБЫВАЮЩЕЙ ПРОМЫШЛЕННОСТИ НИЖНЕГО ТАГИЛА

В сравнительном аспекте с урбанофлорой Среднего Урала изучены флоры промышленных отвалов, расположенных в черте города Нижний Тагил (Свердловская обл.). Исследования проведены в период 2010-2022 гг. площадочным и маршрутным методами. В ходе камеральной обработки проведен анализ флоры и изучена ее ценотическая структура. Сравнение исследуемых флор с урбанофлорой Среднего Урала показало, что по составу ценотических групп они близки. Однако флора исследуемых техногенных территорий беднее как по количеству ценогрупп, так и по количеству ценоэлементов. В спектрах всех трех флор группой первого ранга являются луговые растения. Урбанофлора Среднего Урала характеризуется высокой выравненностью и разнообразием ценотической структуры. Флора исследованных промышленных отвалов характеризуется меньшей выравненностью и разнообразием ценотической структуры. В ее составе доминируют луговые и лесные виды, что свидетельствует о развитии на изучаемой территории преимущественно луговых и лесных сообществ. Выявленные особенности ценотической структуры флоры исследуемых отвалов свидетельствуют о том, что она находится за пределами начальных этапов формирования, но всем комплексом признаков, характерных для урбанофлоры Среднего Урала не обладает.

Ключевые слова: флора, урбанофлора, ценотическая структура, ценотическое разнообразие, промышленные отвалы.

Meling E. V., Zhuikova T. V., Petukhov I. S., Gordeeva V. A.
Nizhny Tagil State Social Pedagogical Institute, branch of the «Russian State
Vocational Pedagogical University»
Nizhny Tagil, Russia

DIVERSITY OF THE CENOTIC STRUCTURE OF THE FLORA OF DAMPHOUSES OF THE MINING INDUSTRY OF NIZHNY TAGIL

In a comparative aspect with the urban flora of the Middle Urals, the flora of industrial dumps located within the city of Nizhny Tagil has been studied (Sverdlovsk region). The research was carried out in the period 2010-2022 using site and route

methods. During the in-house processing, the flora was analyzed and its cenotic structure was studied. A comparison of the studied floras with the urban flora of the Middle Urals showed that they are similar in composition to the cenotic groups. However, the flora of the studied technogenic territories is poorer both in terms of the number of price groups and the number of price elements. In the spectra of all three floras, the group of the first rank is meadow plants. The urban flora of the Middle Urals is characterized by high alignment and diversity of the cenotic structure. The flora of the studied industrial dumps is characterized by less alignment and a variety of cenotic structure. Its composition is dominated by meadow and forest species, which indicates the development of predominantly meadow and forest communities in the studied area. The revealed features of the cenotic structure of the flora of the studied dumps indicate that it is beyond the initial stages of formation, but does not possess the entire complex of features characteristic of the urban flora of the Middle Urals.

Key words: flora, urban flora, coenotic structure, coenotic diversity, industrial dumps.

Высокие темпы уничтожения естественных экосистем и снижение биоразнообразия ставят под угрозу стабильность биосферы и жизнеобеспечения человечества (Павлов, Букварева, 2007). Антропогенное воздействие коренным образом изменяет сложившееся стабильное состояние природных экосистем вплоть до полного уничтожения почвенного покрова и растительности. Это в полной мере относится к деградации земель в районах с развитой металлургической и горнодобывающей промышленностью (Черненкова, 2002; Чибрик, 2004; Пуртова и др., 2013; Шугаипова, Кулагин, 2021). Процесс добычи полезных ископаемых затрагивает почти все компоненты природного комплекса. В результате этого на территории месторождений возникают техногенные экосистемы – карьеры и промышленные отвалы.

Все выше сказанное порождает необходимость изучения состояния и восстановления растительного покрова на антропогенно нарушенных территориях. Данные исследования актуальны с позиций разработки научно обоснованных подходов сохранения биологического разнообразия как основы стабильности биосферы.

Особый интерес при этом представляет изучение флоры отвалов, расположенных в черте города, которая выступает, как составная часть флоры урбанизированных территорий. (которая выступает как составная часть урбанофлоры) Подобные исследования имеют важный фундаментальный аспект, направленный на раскрытие основных современных тенденций в развитии растительного покрова. Эти тенденции определяются антропогенными факторами, характерными для урбанизированных территорий. В качестве таковых выступают высокие рекреационные нагрузки, химическое загрязнение, механическое уничтожение местообитаний, почвенного покрова, изменение гидрологического, температурного режима и т. д. (Третьякова, 2016).

Одним из показателей состояния и направленности развития растительного покрова является разнообразие флоры.

Цель исследования: изучить ценотическую структуру флоры отвалов горнодобывающей промышленности Нижнего Тагила в сравнении с показателями урбанофлоры Среднего Урала.

В качестве рабочей гипотезы обсуждается: флора промышленных отвалов, расположенных в черте города, близка по составу ценогрупп и разнообразию ценотической структуры к флоре урбанизированных территорий.

Материал методы исследования

Исследуемые территории находятся в пределах города Нижний Тагил (60° в. д., 58° с. ш.), который является крупным промышленным центром горнодобывающей и металлургической промышленности Среднего Урала с трехсотлетней историей. За этот период на территории города сформировались крупные техногенные промышленные отвалы. Исследование флоры проведено на территории двух отвалов:

Отвал меднорудных шахт Рудника им. III Интернационала ($57^{\circ}58'13''$ с. ш., $59^{\circ}58'35''$ в. д.) представлен мелкоземом, дресвой, щебнем талькового сланца и техногенных включений. В систематическом плане данный субстрат представляет собой переходный этап от техногенных поверхностных образований (литостратов и артиндустратов) к молодым почвам, формирующимся по буроземному типу (Жуйкова и др., 2015). Содержание тяжелых металлов в почве данной территории изучено нами ранее (табл. 1). Суммарный индекс загрязнения, оцененный по содержанию тяжелых металлов в почве (Z), равен 6,19 отн. ед. (Ившина и др., 2014). Растительность представлена травяными и формирующимися лесными сообществами.

Западно-Ревдинский отвал Высокогорского железного рудника ($57^{\circ}54'14''$ с.ш., $59^{\circ}54'41''$ в.д.). Отвал представляет собой террасированную насыпь вскрышных, вмещающих пород и других техногенных включений. На отвале проводилась техническая рекультивация: сделаны террасы, местами на поверхность террас нанесен мелкозем. Молодые почвы проходят стадию развития, переходную от техногенных поверхностных образований (артиндустратов, реплантоземов) к задернованным каменистым почвам литоземного или буроземного типа (Жуйкова и др., 2015). Ранее на данной территории также изучено содержание подвижных форм тяжелых металлов в почве и суммарный индекс загрязнения (табл. 1). Растительность представлена травяными и формирующимися лесными сообществами разного сукцессионного возраста.

Изучение флоры проведено площадочным и маршрутным методами в период 2010-2022 гг. Маршруты составляли с учетом всего разнообразия фитоценозов и рельефа местности; проходили по всем характерным местообитаниям. В каждом новом местообитании вначале составляли список видов на пробной площадке 100 м^2 , затем по мере продвижения по маршруту в него добавляли все вновь встреченные виды. В ходе камеральной обработки проведен анализ флоры и изучена ее ценотическая структура (Юрцев, Камелин, 1991).

Таблица 1

Содержание подвижных форм тяжелых металлов в образцах исследованной почвы ($M \pm m$) (по И. Б. Ившина и др., 2014)

| Z, отн. ед. | Содержание микроэлементов, мкг/г | | | | | | | | |
|-------------|----------------------------------|-----------------|-------------|--------------|----------------|-------------|-----------------|-------------|----------------|
| | Zn^{2+} | Cu^{2+} | Cd^{2+} | Pb^{2+} | Co^{2+} | Ni^{2+} | Mn^{2+} | Cr^{2+} | Fe^{3+} |
| 6,2 | 262,7± 39,6 | 101,6± 11,1 | 0,9± 0,1 | 38,8± 4,9 | 14,5± 3,6 | 7,4± 1,4 | 375,2± 54,0 | 7,8± 1,1 | 841,1± 13,2 |
| 22,8 | 391,0± 125,9 | 951,5± 236,1 | 1,5 ±0,5 | 12,4± 3,9 | 124,2± 17,8 | 7,8± 1,3 | 2364,9± 93,5 | 7,1± 2,3 | — |

Примечание: Z – суммарная токсическая нагрузка; «—» – данные отсутствуют. M – среднее арифметическое, m – ошибка среднего арифметического; n = 10.

Названия растений во флористических списках даны по сводке С. К. Черепанова (1995). Принадлежность вида к ценотической группе определяли по материалам А. С. Третьяковой (2016). Ценотическая структура оценена с помощью индекса выравненности Симпсона (E) (Бигон и др., 1989). Формула расчета:

$$E = 1 / (s \sum_{i=1}^s p_i^2)$$

где S – общее число ценогрупп во флоре, p_i – доля группы в видовом богатстве флоры. Показатель изменяется в диапазоне [0; 1]. Для оценки разнообразия ценотической структуры использован индекс разнообразия Шеннона (H). Использование этого индекса возможно не только для оценки видового разнообразия, но и на высших ступенях таксономической иерархии (для родов, семейств, отрядов и т. д.). Иногда его используют при анализе любых совокупностей организмов: разных генотипов, возрастных групп и др. (Бигон и др., 1989; Мэггаран, 1992), а также таксономического разнообразия и таксономической сложности сообществ (Емельянов, Загороднюк, 1990, 1993; Загороднюк и др., 1995; Емельянов, 1999). Формула расчета:

$$H = - \sum_{i=1}^s p_i \ln p_i$$

где p_i – доля группы в видовом богатстве флоры.

Результаты исследования

Видовой состав изучаемых флор техногенно нарушенных территорий проанализирован с позиции принадлежности вида к определенной ценотической группе. Состав групп и их элементов исследуемых флор отвалов Рудника им. III Интернационала и Западно-Ревдинского представлен в таблице 2.

Сравнение исследуемых флор с урбанофлорой Среднего Урала показало, что по составу ценотических групп они близки. Однако флора исследуемых техногенных территорий беднее как по количеству ценогрупп, так и по количеству ценоэлементов. В составе урбанофлоры присутствуют восемь ценотических групп, а во флоре исследуемых отвалов – шесть. В составе

последних отсутствуют виды водной и галофитной групп. Количество ценоэлементов в урбанофлоре – 19 (без культивируемых). В составе флоры отвалов выявлено только 12 элементов. Бедна элементами степная группа и как уже отмечено отсутствуют элементы водной и галофитной групп.

Таблица 2

Состав ценоотических групп и элементов исследуемых флор

| Ценоотические элементы | Флора урбанизированных территорий Среднего Урала | | Флора отвала Рудника им. III Интернационала | | Флора Западно-Ревдинского отвала | |
|---------------------------------------|--|-------|---|-------|----------------------------------|-------|
| | Число видов абс. | % | Число видов абс. | % | Число видов абс. | % |
| <i>Лесная группа</i> | | | | | | |
| лесной | 130 | 11,90 | 27 | 21,25 | 25 | 21,55 |
| опушечный | 46 | 4,20 | 1 | 0,78 | 1 | 0,86 |
| лугово-лесной | – | – | 8 | 6,29 | 8 | 6,89 |
| опушечно-лесной | – | – | 4 | 3,14 | 1 | 0,86 |
| <i>Луговая группа</i> | | | | | | |
| луговой | 118 | 12,40 | 43 | 33,85 | 42 | 36,20 |
| опушечно-луговой | 96 | 8,8 | 9 | 7,08 | 6 | 5,17 |
| <i>Степная группа</i> | | | | | | |
| степной | 26 | 2,5 | – | – | – | – |
| лугово-степной | 65 | 5,9 | 1 | 0,78 | 1 | 0,86 |
| скальный | 22 | 2,0 | – | – | – | – |
| скально-петрофитно-степной | 15 | 1,4 | – | – | – | – |
| петрофитно-степной | 10 | 0,9 | – | – | – | – |
| <i>Водная группа</i> | | | | | | |
| водный | 32 | 3,2 | – | – | – | – |
| прибрежно-водный | 98 | 9,1 | – | – | – | – |
| <i>Болотная группа</i> | | | | | | |
| болотный | 20 | 1,8 | – | – | – | – |
| болотно-лесной | 36 | 3,3 | – | – | 2 | 1,72 |
| лугово-болотный | 42 | 3,9 | 5 | 3,93 | 3 | 2,58 |
| прибрежно-болотный | – | – | 2 | 1,57 | – | – |
| <i>Галофитная группа</i> | | | | | | |
| галофитный | 8 | 0,6 | – | – | – | – |
| галофитно-луговой | 5 | 0,4 | – | – | – | – |
| <i>Группа открытых местообитаний</i> | | | | | | |
| эрозиофильный | 16 | 1,5 | 5 | 3,93 | 4 | 3,44 |
| рудеральный | 125 | 11,5 | 8 | 6,29 | 10 | 8,62 |
| сегетальный | 36 | 3,3 | 7 | 5,51 | 6 | 5,17 |
| <i>Группа культивируемых растений</i> | | | | | | |
| сборная группа | 141 | 12,9 | 7 | 5,51 | 7 | 6,03 |
| Всего | 1087 | 100 | 127 | 100 | 116 | 100 |

Примечание: «–» – не выявлено.

Ценоотический спектр, составленный для групп, показан в таблице 3. В спектрах всех трех флор группой первого ранга являются луговые растения, в положении других групп имеются различия. В урбанофлоре на втором месте

группа открытых местообитаний. На третьем месте группа лесных видов. Во флоре же исследуемых отвалов положение этих групп иное: группой второго ранга являются лесные виды, третьего – открытых местообитаний.

Таблица 3

Спектры ценоотических групп исследуемых флор

| Ценоотическая группа | Флора урбанизированных территорий Среднего Урала | Флора отвала Рудника им. III Интернационала | Флора Западно-Ревдинского отвала |
|--------------------------------|--|---|----------------------------------|
| | Количество видов (%) / ранг | Количество видов (%) / ранг | Количество видов (%) / ранг |
| Луговая | 214 (19,7) / 1 | 52 (40,9) / 1 | 48 (41,4) / 1 |
| Группа открытых местообитаний | 177 (16,3) / 2 | 20 (15,7) / 3 | 20 (17,2) / 3 |
| Лесная | 176 (16,2) / 3 | 40 (31,5) / 2 | 35 (30,2) / 2 |
| Группа культивируемых растений | 141 (13,0) / 4 | 7 (5,5) / 4–5 | 7 (6,0) / 4 |
| Степная | 138 (12,7) / 5 | 1 (0,8) / 6 | 1 (0,9) / 6 |
| Водная | 130 (12,0) / 6 | 0 (0) / 0 | 0 (0) / 0 |
| Болотная | 98 (9,0) / 7 | 7 (5,5) / 4–5 | 5 (4,3) / 5 |
| Галофитная группа | 13 (1,2) / 8 | 0 (0) / 0 | 0 (0) / 0 |

Имеется различие по доле участия отдельных групп. В урбанофлоре группы 1-7 рангов близки по доле участия: каждая последующая группа отличается от предыдущей в 1,2-1,3 раза. Во флоре отвалов можно выделить ведущие группы, доля участия которых выше 20% (луговые и лесные виды) и резко отличается от других групп, которые имеют представленность во флоре от 1 до 16%. Аналогичное распределение с выделением ведущих групп резко отличающихся от других наблюдается в ценоотическом спектре флоры Висимского биосферного заповедника, которую можно рассматривать в качестве компонента региональной флоры Среднего Урала (Демченко, 2002).

Интересно участие группы культивируемых растений. В спектре всех трех флор они занимают четвертое место. Доля участия этой группы в структуре флоры урбанизированных территорий – 13%, отвалов лишь – 5-6%. Отмеченная особенность показывает близость флоры отвалов к естественной флоре.

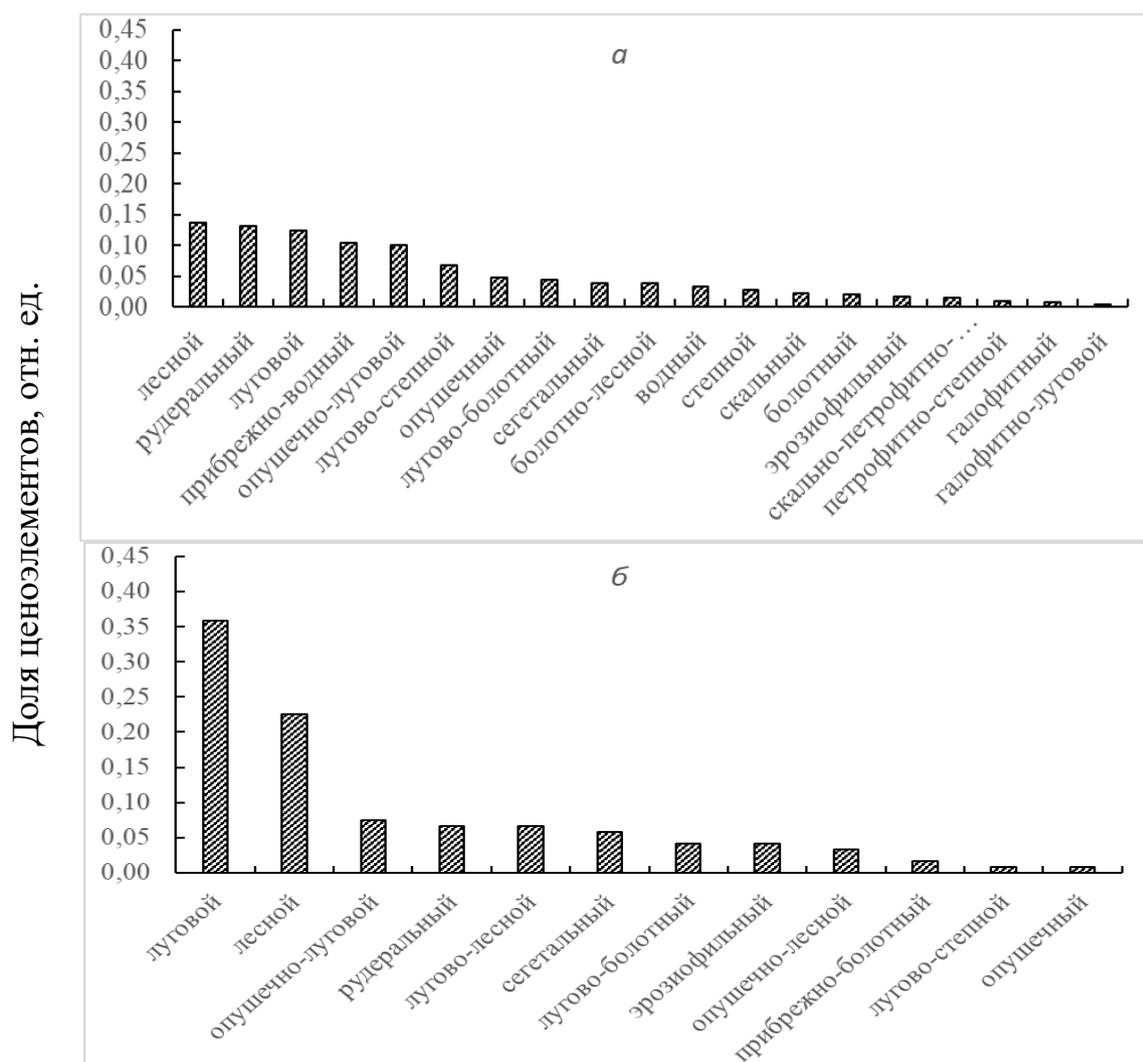
При анализе ценоотической структуры флоры урбанизированных территорий А. С. Третьяковой (2016) группа культивируемых растений не была разделена на элементы. Учитывая это, при составлении спектра по ценоэлементам данная группа была исключена (рисунок).

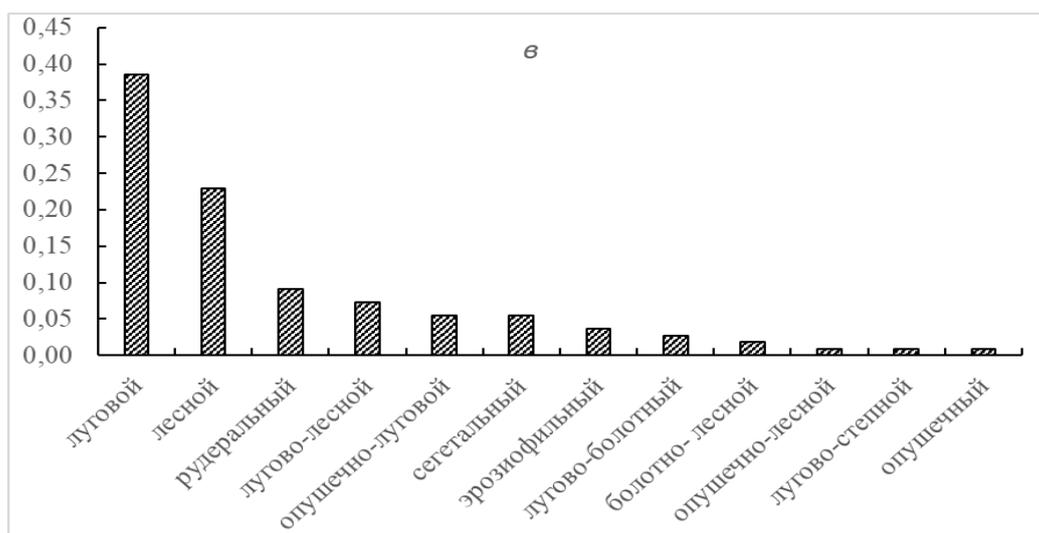
Спектры ценоэлементов флоры отвалов характеризуются доминированием луговых и лесных видов (рис. б–в). В этом проявляется их сходство между собой и отличие от урбанофлоры, в составе которой ценоэлементом первого ранга являются лесные, а второго рудеральные виды (рис. а). По доле и положению в

спектре рудеральных видов к урбанофлоре ближе флора Западно-Ревдинского отвала.

Выявленная особенность исследуемых флор промышленных отвалов, проявляющаяся в доминировании луговых и лесных видов, согласуется с результатами других исследователей. Так, Т. О. Стрельникова и Ю. А. Манаков (2010) при изучении эколого-ценотической структуры флоры отвалов угольных разрезов Кемеровской области выявили преобладание видов луговой группы и высокую долю участия в составе флоры лесных и сорных растений. Анализ растительного покрова на золоотвалах Богословской ТЭЦ показал, что на этой территории формируется многолетняя анемохорная мезофитная и гигромезофитная флора с преобладанием луговых и лугово-болотных видов с высокой долей участия сорно-рудеральных видов, относящихся преимущественно к бореальной ареалогической группе (Чибрик, 2004).

Спектры ценоэлементов использованы для характеристики структурного разнообразия флоры, которое оценено с помощью индекса разнообразия Шеннона (H) и индекса выравненности Симпсона (E). Эти индексы широко используются при оценке видовой структуры сообществ. Как было отмечено выше, индекса Шеннона можно использовать для оценки уровня разнообразия таксономической структуры (Загороднюк и др., 1995; Емельянов, 1999).





Ценоэлементы

Рисунок. Ценоотическая структура исследуемых флор:
 а – урбанофлора Среднего Урала, б – отвал Рудника им. III
 Интернационала, в – Западно-Ревдинский отвал

В данной работе мы применили подобный анализ к оценке ценоотической структуры флоры исследуемых отвалов. В качестве p_i принята доля ценоотического элемента в видовом богатстве флоры. Показатели разнообразия представлены в таблице 4.

Таблица 4

Разнообразие ценоотической структуры исследуемых флор

| Флора | Количество ценоотических групп | Количество ценоотических элементов | Индекс разнообразия Шеннона (H) | Индекс выравнивания Симпсона (E) |
|---|--------------------------------|------------------------------------|-------------------------------------|--------------------------------------|
| Урбанофлора Среднего Урала | 8 | 19 | 2,62 | 0,59 |
| Флора отвала Рудника III Интернационала | 6 | 12 | 1,94 | 0,41 |
| Флора Западно-Ревдинского отвала | 6 | 12 | 1,86 | 0,37 |

Приведенные данные показывают высокий уровень разнообразия и выравнивания ценоотической структуры флоры урбанизированных территорий Среднего Урала. По значению индекса Шеннона уровень разнообразия флоры отвалов значительно ниже такового для урбанофлоры.

Существенное отличие выравнивания ценоотической структуры всех рассматриваемых флор отвалов наблюдается по индексу Симпсона. Использование этого индекса позволяет математически выразить описанные выше особенности ценоотической структуры. Основываясь на модели рангового распределения обилия (Бигон и др., 1989) можно заключить, что наиболее

равномерное распределение ценоэлементов во флоре урбанизированных территорий. Данное распределение приближается к модели «разломанного стержня». Этой модели соответствует стандартное значение $E_{ст.} = 0,65$ (Бигон и др., 1989) – доля каждого из ценоэлементов в общей численности представлена отрезками прямой, разделенной в случайно расположенных точках. Кривая «ранг–обилие» для флоры отвала Рудника им. III Интернационала соответствует лог-нормальному распределению ($E_{ст.} = 0,42$), а Западно-Ревдинского занимает промежуточное положение между логарифмически-нормальной и геометрической зависимостью ($E_{ст.} = 0,25$).

Известно, что в таксономически богатых сообществах распределение обилий видов обычно описывается логарифмически-нормальной кривой, в то время как в бедных видами местообитаниях, или в сообществах в суровых экологических условиях, или в сообществах на очень ранней стадии сукцессии оно часто соответствует геометрическому ряду (Бигон и др., 1989; Лебедева и др., 2004). В ходе сукцессии характер распределения обилий видов постепенно приближается к лог-ряду (Мегарран, 1992).

Изучение флоры промышленных отвалов Баженовского месторождения хризолит-асбеста в динамике показало доминирование на начальных этапах сорно-рудеральных и лугово-сорных видов (суммарно 60–62%). В ходе сукцессии число и доля этих видов уменьшается, наблюдается увеличение числа и доли луговых (до 22,5%) и лесных (до 23,9%) видов (Лукина и др., 2017).

Все выше изложенное свидетельствует о том, что ценотическая структура флоры исследуемых отвалов находится за пределами начальных этапов развития, но далека от сформированной урбанофлоры Среднего Урала и обнаруживает некоторые черты сходства с естественной региональной флорой.

Более высокие показатели по богатству и выравненности ценотической структуры флоры Рудника им. III Интернационала по сравнению с Западно-Ревдинским отвалом можно объяснить меньшим уровнем техногенной трансформации почв, связанной с ее загрязнением тяжелыми металлами. Данная территория доступна большему числу видов, разнообразных по ценотической принадлежности. Полученные данные подтверждают представление о решающей роли эдафических факторов в формировании естественного растительного покрова на промышленных отвалах.

Таким образом, урбанофлора Среднего Урала характеризуется высокой выравненностью и разнообразием ценотической структуры. Флора исследованных промышленных отвалов характеризуется меньшим разнообразием и выравненностью ценотической структуры. В ее составе четко выделяются две ведущие группы, резко отличающиеся по доле участия от других. Полученные результаты, с одной стороны, можно объяснить сукцессионной незрелостью сообществ, формирующихся в ходе восстановительной сукцессии на отвалах, а с другой – указывают на отличие от структуры флоры урбанизированных территорий Среднего Урала.

ПРИМЕЧАНИЯ

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: в 2-х т. Т. 2. М.: Мир, 1989. 477 с.

Демченко А. А. Сравнительная характеристика и оценка фиторазнообразия заповедных территорий Урала : дисс. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2002. 208 с.

Ємельянов І. Г. Оцінка біорізноманіття екосистем у контексті оптимізації мережі природно-заповідних територій // Заповідна справа в Україні на межі тисячоліть. Канів, 1999. С. 119–127.

Емельянов И. Г., Загороднюк И. В. Таксономическое разнообразие фаунистических комплексов и стратегия сохранения генофонда животного мира // Проблемы изучения и сохранения биологического разнообразия. Фрунзе: Илим, 1990. С. 45–46.

Емельянов И. Г., Загороднюк И. В. Таксономическая структура сообществ грызунов Восточных Карпат // Фауна Східних Карпат: сучасний стан і охорона. Ужгород, 1993. С. 57–60.

Загороднюк И. В., Емельянов И. Г., Хоменко В. Н. Оценка таксономического разнообразия фаунистических комплексов // Доповіді НАН України. 1995, № 7 (Сер. Математика, Природознавство, Технічні науки). С. 145–148.

Жуйкова Т. В., Мелинг Э. В., Кайгородова С. Ю., Безель В. С., Гордеева В. А. Особенности почв и травянистых растительных сообществ в условиях техногенеза на Среднем Урале // Экология. 2015. № 3. С. 163–172.

Ившина И. Б., Костина Л. В., Каменских Т. Н., Жуйкова В. А., Жуйкова Т. В., Безель В. С. Почвенный микробиоценоз как показатель стабильности луговых сообществ при химическом загрязнении среды тяжелыми металлами // Экология. 2014. № 2. С. 83–90.

Загороднюк И. В., Емельянов И. Г., Хоменко В. Н. Оценка таксономического разнообразия фаунистических комплексов // Доклады НАН Украины. 1995. № 7. С. 145–149.

Лебедева Н. В., Дроздов Н. Н., Кривоуцкий Д. А. Биологическое разнообразие учебное пособие для вузов. М. : Изд-во «Владос», 2004. 432 с.

Лукина Н. В., Глазырина М. А., Филимонова Е. И., Чибрик Т. С., Шаповалова Х. И. Формирование растительности на отвалах Баженовского месторождения хризолит-асбеста // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2017. Т. 19, №2 (2). С. 294–299.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 161 с.

Павлов Д. С., Букварева Е. Н. Биоразнообразие и жизнеобеспечение человечества // Вестник Российской академии наук. 2007. Т. 77. № 11. С. 974–986 с.

Пуртова Л. Н., Костенков Н. М., Верхолат В. П. Почвенно-растительный мониторинг на техногенных ландшафтах Приморья (на примере рекультивируемых участков угольных шахт) // Фундаментальные исследования. 2013. № 11, Вып. 1. С. 108–114.

Стрельникова Т. О., Манаков Ю. А. Особенности флор отвалов угольных разрезов Кемеровской области // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2010. № 2 (10). С. 44–57.

Третьякова А. С. Закономерности формирования и экологическая структура флоры урбанизированных территорий Среднего Урала (Свердловская область): дисс. ... д-р биол. наук. Екатеринбург, 2016. 384 с.

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

Черненко Т. В. Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение. М.: Наука, 2002. 189 с.

Чибрик Т. С., Лукина Н. В., Глазырина М. А. Характеристика флоры нарушенных промышленностью земель Урала : учеб. пособие. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2004. 160 с.

Шугаипова Л. Р., Кулагин А. А. Распределение растений при зарастании территорий горнообогатительных комбинатов Южного Урала (по типу экологических стратегий Раменского-Грайма, 1935 г) // Экология и природопользование: прикладные аспекты: матер. XI междунар. научно-практич. конф. Уфа, 1-4 апреля 2021 г. Изд-во: Башкирский гос. пед. ун-т им. М. Акмуллы. Уфа, 2021. С. 214–218.

Юрцев Б. А., Камелин Р. В. Основные понятия и термины флористики. Учебное пособие по спецкурсу. Пермь: Перм. ун-т, 1991. 80 с.

УДК 58.009:582.751.76

Мустафина А. Н., Абрамова Л. М.

*Южно-Уральский ботанический сад-институт Уфимского федерального
исследовательского центра РАН
г. Уфа, Россия*

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *ZYGOPHYLLUM PINNATUM* CHAM. (*ZYGOPHYLLACEAE*) В ПРЕДУРАЛЬЕ И ЗАПАДНОМ КАЗАХСТАНЕ

Показано, что большинство исследованных 16 ценопопуляций горно-степного вида *Zygophyllum pinnatum* Cham. отличаются невысокой плотностью и неполночленным центрированным онтогенетическим спектром. Состояние ценопопуляций вида удовлетворительное.

Ключевые слова: *Zygophyllum pinnatum* Cham., ценопопуляция, онтогенетическая структура, охрана.

Mustafina A. N., Abramova L. M.

*South-Ural Botanical Garden-Institute of Ufa Federal Research Center RAS
Ufa, Russia*

ONTOGENETIC STRUCTURE OF NATURAL POPULATIONS OF *ZYGOPHYLLUM PINNATUM* CHAM. (ZYGOPHYLLACEAE) IN THE CIS-URALS AND WESTERN KAZAKHSTAN

It is shown that the majority of studied 16 coenopopulations of mountain-steppe species *Zygophyllum pinnatum* Cham. are characterized by low density and an incomplete centered ontogenetic spectrum. The state coenopopulations of species is satisfactory.

Key words: *Zygophyllum pinnatum* Cham., coenopopulation, ontogenetic structure, protection.

Zygophyllum pinnatum Cham. (парнолистник перистый), из семейства Zygophyllaceae – малоизученный восточноевропейский и центральноазиатский горно-степной вид, многолетний полукустарничек 10–20 см высотой. Ареал охватывает Заволжье, Западную Сибирь, Среднюю Азию, северо-восточную часть Ирана. Ксерофит. Растет на гипсовых меловых и глинистых склонах, реже на солонцах и мелах (Борисова, 1949). Включен в Красные книги Республики Башкортостан со статусом 2 – вид, сокращающийся в численности (Красная..., 2021), Оренбургской (категория 3 – редкий вид) (Красная ..., 2019) и Челябинской (Красная ..., 2017) областей. На Южном Урале вид находится близ северной границы своего основного ареала.

Исследования популяций вида осуществлялось в 2015–2022 гг. в Предуралье Республики Башкортостан (РБ, 3 района), Предуралье Оренбургской области (ОО, 5 районов) и на Подуральском плато в Актюбинской области (АО, 2 района) Республики Казахстан (РК). Всего изучено 16 ценопопуляций (ЦП) *Z. pinnatum*.

Для изучения демографической структуры и плотности ЦП в каждой из них на трансекте закладывалось 25 пробных площадок размером 1 м². Определялись ведущие популяционные характеристики, такие как общая и эффективная плотность особей, онтогенетический состав.

Онтогенез и биология вида изучались нами ранее (Мустафина и др., 2021; Mustafina et al., 2023). Онтогенетическая структура ЦП описана согласно стандартным критериям (Уранов, 1975; Ценопопуляции..., 1976). На основании полученных данных построены онтогенетические спектры ЦП. Для оценки состояния ЦП применяли демографические показатели: индекс восстановления (Жукова, 1995), индекс старения (Глотов, 1998) и критерий «дельта-омега» Л. А. Животовского (2001). Анализ данных провели в MS Excel 2010 с использованием стандартных показателей (Зайцев, 1990).

Общая и эффективная плотность, онтогенетические состояния и демографические показатели представлены в таблице. Общая плотность в обследованных ЦП *Z. pinnatum* варьирует от 2,2 до 14,8 экз./м², эффективная плотность – 2,0-5,3 экз./м². В РБ наибольшие значения плотности выявлены в ЦП 4 (4,5 экз./м²), где преобладает прегенеративная фракция. В ОО максимальные значения общей плотности имеет ЦП 14 и 9 (14,8 и 13,0 экз./м², соответственно), где преобладает доля прегенеративных особей, также в этих

популяциях различие по показателям плотности наиболее выражено. В РК общая плотность выше в ЦП 16 (3,1 экз./м²), здесь наблюдается небольшое преобладание генеративных особей.

Усредненный онтогенетический спектр *Z. pinnatum* для 3 исследуемых регионов центрированный (рисунок) с максимумом на средневозрастных генеративных особях.

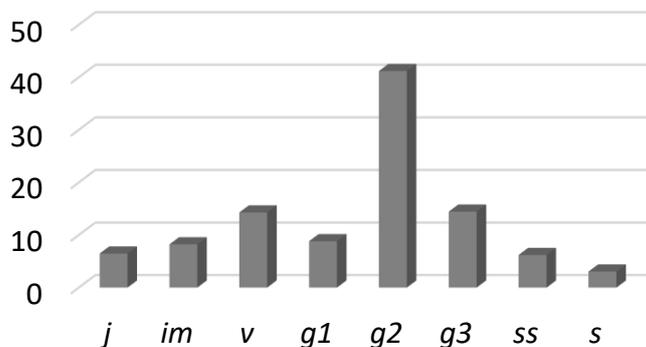


Рисунок. Усредненный онтогенетический спектр *Z. pinnatum*

Генеративная фракция составляет в среднем 63,5%, прегенеративная – 29,2%, постгенеративная – 7,3%. Такой тип спектра характерен, когда возобновительный процесс слабо выражен, а период пребывания особей в субсенильном или сенильном состоянии короткий. Проростки в спектре присутствуют только в Оренбургской области, здесь же значительно выше участие ювенильных растений. Сенильные особи полностью отсутствуют в спектре казахстанских ценопопуляций, где условия местообитания наиболее засушливые.

Оценка возрастности Δ (дельта) и эффективности ω (омега) (таблица) показала, что молодыми являются ЦП 14, 9, 4, ($\Delta = 0,17-0,33$; $\omega = 0,32-0,50$), где больше всего представлены прегенеративные особи, плотность особей в них достигает 4,5-14,8 экз./м², эффективная плотность 2,3-5,3 экз./м². В этих ценопопуляциях формируются благоприятные условия для прорастания семян и роста молодых растений. ЦП 7 и 11 относятся к зреющим ($\Delta = 0,30, 0,33$; $\omega = 0,62, 0,64$), в них идет накопление молодых и средневозрастных генеративных особей. ЦП 16 является переходной ($\Delta = 0$; $\omega = 0,65$); здесь наблюдается накопление прегенеративных особей, но также значительна доля генеративных и постгенеративных растений. Большинство ЦП зрелые ($\Delta = 0,39-0,52$; $\omega = 0,76-0,85$). В составе зрелых ЦП доля средневозрастных генеративных особей велика, а доля прегенеративных мала. Эти ЦП относительно устойчивы, плотность особей в них варьирует от 2,2 до 3,6 экз./м², эффективная плотность 1,3-3,0 экз./м². К стареющим относятся ЦП 10 и 12 ($\Delta = 0,58, 0,59$; $\omega = 0,78, 0,90$). В составе этих ЦП очень мало или полностью отсутствуют прегенеративные особи, плотность в них низкая, до 2,5 экз./м², эффективная плотность до 2,1 экз./м².

Таблица

Распределение особей по онтогенетическим состояниям и демографические показатели ЦП *Z. pinnatum*

| № ЦП | Эффективная плотность, экз./м ² | Плотность, экз./м ² | Онтогенетическое состояние, % | | | Демографические показатели | | | | |
|------|--|--------------------------------|-------------------------------|--|------|----------------------------|------|------------|----------------|-----------------|
| | | | j+im+v | g ₁ +g ₂ +g ₃ | ss+s | Δ | ω | Тип ЦП | I _в | I _{ст} |
| 14 | 4,7 | 14,8 | 72,3 | 27,3 | 0,4 | 0,17 | 0,32 | молодая | 2,64 | 0,09 |
| 9 | 5,3 | 13,0 | 68 | 30,7 | 1,3 | 0,19 | 0,41 | « | 2,16 | 0,10 |
| 4 | 2,3 | 4,5 | 54,1 | 32,7 | 13,2 | 0,32 | 0,50 | « | 1,65 | 0,14 |
| 7 | 1,9 | 3,1 | 51,2 | 47,5 | 1,3 | 0,30 | 0,62 | зреющая | 1,08 | 0,09 |
| 11 | 4,8 | 7,5 | 47,3 | 50 | 2,7 | 0,33 | 0,64 | « | 0,98 | 0,14 |
| 16 | 2,0 | 3,1 | 37,6 | 53,3 | 9,1 | 0,39 | 0,65 | переходная | 0,71 | 0,18 |
| 5 | 1,7 | 2,2 | 31,5 | 68,5 | 0 | 0,39 | 0,76 | зрелая | 0,46 | 0,13 |
| 15 | 2,3 | 2,7 | 9 | 91 | 0 | 0,44 | 0,87 | « | 0,10 | 0,13 |
| 8 | 1,3 | 2,5 | 28,1 | 65,6 | 6,3 | 0,46 | 0,67 | « | 0,43 | 0,34 |
| 6 | 2,7 | 3,5 | 17,2 | 76 | 6,8 | 0,46 | 0,78 | « | 0,22 | 0,24 |
| 3 | 2,1 | 2,9 | 23,6 | 61,1 | 15,3 | 0,47 | 0,71 | « | 0,39 | 0,28 |
| 13 | 2,1 | 2,3 | 2,9 | 94,2 | 2,9 | 0,49 | 0,91 | « | 0,03 | 0,13 |
| 1 | 3,0 | 3,6 | 7,8 | 82,2 | 10 | 0,52 | 0,83 | « | 0,09 | 0,28 |
| 2 | 3,0 | 3,5 | 5,7 | 80,5 | 13,8 | 0,52 | 0,85 | « | 0,07 | 0,20 |
| 10 | 2,0 | 2,5 | 9,5 | 76,2 | 14,3 | 0,58 | 0,78 | стареющая | 0,13 | 0,48 |
| 12 | 2,1 | 2,3 | 0 | 94,8 | 5,2 | 0,59 | 0,90 | « | 0,00 | 0,36 |

Проведено также сравнение индексов восстановления (I_в) и старения (I_{ст}) (таблица). Индекс восстановления равен нулю в ЦП 12, где отсутствуют прегенеративные особи. В большинстве ЦП индекс восстановления 0,03-0,98, в этих популяциях мало или полностью отсутствуют ювенильные и имматурные особи. В ЦП 4, 7, 9, 14 индексы восстановления выше единицы (1,08-2,64), это свидетельствует о хорошем пополнении молодыми особями и преобладании прегенеративной фракции. В ЦП 7 и 14 индекс старения близок к нулю (0,09), это связано с тем, что большая часть особей отмирает в старом генеративном или субсенильном состоянии. В остальных ЦП особи старого генеративного или субсенильного состояния представлены (индекс старения 0,10-0,48).

Таким образом, проведенные исследования 16 ЦП *Z. pinnatum* на территориях Республик Башкортостан и Казахстан и Оренбургской области выявили, что большинство ЦП отличаются невысокой плотностью и неполноценным онтогенетическим спектром, что связано со своеобразием местообитаний *Z. pinnatum*, произрастающем на обнажениях и осыпях меловых, гипсовых и прочих петрофитных субстратов, быстро пересыхающих в засушливый летний период, что способствует элиминации проростков и ювенильных растений, а также быстрому отмиранию сенильных растений. Усредненный онтогенетический спектр – центрированный с максимумом на средневозрастных генеративных растениях. Отличия в онтогенетических спектрах разных популяций связаны с условиями произрастания растений – например, в Оренбургской области, где, видимо, складываются наиболее благоприятные для вида условия, у *Z. pinnatum* в спектрах высока доля

прегенеративных растений и хорошее возобновление. По классификации «дельта-омега» наблюдается разнообразие ЦП – от молодых до стареющих. В Республике Башкортостан вид представлен преимущественно зрелыми ЦП, в Оренбургской области наблюдается наибольшее разнообразие – молодые, зреющие, зрелые и стареющие, в Республике Казахстан – одна ЦП переходная, одна – зрелая.

Общее состояние обследованных популяций оценивается как удовлетворительное, но следует отметить, что большая часть исследованных ценопопуляций не обеспечены должными мерами охраны. В Республике Башкортостан, на самой северной границе ареала, вид охраняется только на территории одного памятника природы (Карламанская пещера). Значительно лучше *Z. pinnatum* обеспечен охраной в пределах Оренбургской области, где расположены крупные меловые массивы, на которых, кроме данного вида, произрастает большое число «краснокнижных» видов растений. В пределах Республики Казахстан изученные ценопопуляции охраной не охвачены. Малочисленные изолированные северные ценопопуляции *Z. pinnatum*, расположенные на территории Республики Башкортостан на крайнем пределе ареала, нуждаются в дальнейшем мониторинге и организации их охраны. Кроме того, в мониторинге нуждаются те ценопопуляции, где отмечено низкое возобновление – это, прежде всего, ЦП 12, расположенная на Верхнечебендинских меловых горах, на крайнем юге Оренбургской области.

ПРИМЕЧАНИЯ

Борисова А. Г. Род. 840. Парнолистник – *Zygothyllum*. В кн: Флора СССР. 1949. Т. 14. С. 182–183.

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

Животовский Л. А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций. Экология. 2001. № 1. С. 3–7.

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

Зайцев Г. Н. Математика в экспериментальной биологии. М.: Наука, 1990. 296 с.

Красная книга Республики Башкортостан: в 2 т. Т. 1. Растения и грибы. М.: Студия онлайн, 2021. 392 с.

Красная книга Оренбургской области: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Воронеж: ООО «МИР», 2019. 488 с.

Красная книга Челябинской области: Животные, растения, грибы / отв. ред. А. В. Лагунов. Москва: Реарт, 2017. 504 с.

Мустафина А. Н., Абрамова Л. М., Голованов Я. М., Каримова О. А. Экология и структура ценопопуляций *Zygothyllum pinnatum* Cham. (*Zygothyllaceae*) в Предуралье и Западном Казахстане // Бюллетень

Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2021. Т. 126. № 4. С. 22–36.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). Москва: Наука, 1976. 217 с.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов. Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.

Mustafina A.N., Abramova L.M., Golovanov Ya., Karimova O.A. Morphological variability of a rare species *Zygophyllum pinnatum* in the South Urals and adjacent territories // International Journal of Plant Biology. 2023. Vol. 14. № 3. P. 755–769.

УДК 574:3

Мухачева С. В., Безель В. С., Изварин Е. П.
Институт экологии растений и животных УрО РАН
г. Екатеринбург, Россия

ПОТРЕБЛЕНИЕ ЭНЕРГИИ МЕЛКИМИ МЛЕКОПИТАЮЩИМИ НА ФОНОВЫХ И АНТРОПОГЕННО ЗАГРЯЗНЕННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ

Для трех модельных видов (рыжая полевка, обыкновенная и средняя бурозубка), принадлежащих к разным трофическим уровням, оценивали суточное потребление энергии одной особью из контрастных по уровню загрязнения территорий в окрестностях медеплавильного завода.

Ключевые слова: рыжая полевка, обыкновенная бурозубка, средняя бурозубка, суточное потребление энергии

Mukhacheva S. V., Bezel V. S., Izvarin E. P.
Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS
Ekaterinburg, Russia

ENERGY CONSUMPTION BY SMALL MAMMALS IN BACKGROUND AND ENVIRONMENTAL POLLUTED AREAS

For three model species (bank vole, common shrew, Laxmann's shrew) belonging to different trophic levels, the daily energy consumption in food was assessed by individuals inhabiting in the vicinity of a large copper smelter in the areas with contrasting levels of pollution.

Key words: bank vole, common shrew, Laxmann's shrew, daily energy consumptions.

Сбалансированность энергетического обмена – один из важнейших факторов устойчивости природных экосистем. По мере увеличения их

структурно-функциональной сложности растет энергетическая стоимость гомеостаза экосистем. С другой стороны, снижение биоразнообразия и продуктивности экосистем в результате антропогенного воздействия приводит к уменьшению потока энергии. Поэтому данные о количестве энергии, потребляемой животными разных трофических групп важны для оценки их вклада в формирование потоков вещества и энергии в природных и антропогенно нарушенных экосистемах.

Энергетические потребности разных видов мелких млекопитающих (ММ) традиционно изучают в лабораторном эксперименте путем прямого определения (Кулюкина, 1975; Нуриманова и др., 2009; Gębczyński, 1965; Rychlik, Jancewicz, 2002; Wolk, 1969), реже прибегают к непрямым оценкам (Poppitt et al., 1993). Для ММ из природных популяций обычно ограничиваются регистрацией состава и встречаемости отдельных кормов (без учета массы и калорийности) в содержимом желудочно-кишечного тракта (Ивантер, Макаров, 2001; Hanski, 1984; Hansson, 1985).

В реальности рацион каждого вида ММ имеет сложный состав, а соотношение компонентов зависит от физиологического состояния и возраста особей, сезона, качества среды, погодных условий. Между тем, в любых условиях устойчивость популяций определяется возможностью особей обеспечить необходимые энергетические потребности. Особенно важно реализовать это в условиях антропогенной деградации среды, поскольку кардинальные изменения затрагивают не только защитные свойства местообитаний, но и кормовую базу.

В ходе многолетних (с 1990 г.) исследований лесных биоценозов, расположенных в зоне действия Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), установлено, что в результате хронического (с 1940 г.) воздействия промышленного загрязнения отдельные компоненты биоты (почва, растительность, население беспозвоночных, птиц, ММ) претерпевают существенные изменения (Воробейчик и др., 1994). Показано, что вблизи СУМЗ кормовая база для ММ – грызунов и мелких насекомоядных – существенно обеднена (Мухачева, 2021, 2022; Мухачева, Безель, 2023).

Предполагали, что для обеспечения устойчивого существования популяций ММ разных трофических групп в условиях промышленного загрязнения животным потребуется увеличить объем потребляемой пищи, либо повысить калорийность рационов за счет селективного выбора корма.

В работе использованы материалы, полученные в 1990-2000 гг. в ходе изучения населения ММ в двух контрастных зонах: импактной (1-3 км от завода) и фоновой (20-30 км). Животных отлавливали ежегодно в течение бесснежного сезона линиями ловушек-плашек (25 шт. через 5-7 м друг от друга, экспозиция 3-5 суток с однократной ежедневной проверкой) одновременно на всех участках. Характеристика источника загрязнения, участков исследования и схемы отловов опубликованы (Мухачева, 2021).

Для сравнения выбраны ММ двух трофических уровней – консументы 1-го (фитофаги) и 2-го (зоофаги) порядков. Первый представлен рыжей полевкой

(*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) – типичным для лесов бореальной зоны видом, который в период исследования доминировал на обоих участках. Второй включал два вида бурозубок – среднюю (*Sorex caecutiens* Laxmann, 1788) и обыкновенную (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758), которые различались размерами тела и объемом потребляемого корма. У добытых особей определяли вид, пол, возраст, репродуктивный статус. В анализируемую выборку были включены только прибылые особи.

При камеральной обработке у зверьков отбирали образцы содержимого желудка, которые высушивали на предметных стеклах до воздушно-сухого состояния при температуре 75 °С. Затем образцы помещали в пластиковые пакеты и хранили до аналитических работ. Калорийность рационов (содержимого желудков) *C. glareolus* ($n = 16$), *S. araneus* ($n = 6$) и *S. caecutiens* ($n = 4$) определяли методом дифференциальной сканирующей калориметрии и термогравиметрии. Измерения проводили на приборе синхронного термического анализа STA 449 F3 Jupiter (NETZSCH). Суточное потребление корма (г, сухой массы, далее DW) особями *C. glareolus* оценивали по методике Г. В. Кузнецова и А. П. Михайлина (1985), для бурозубок расчеты выполнены на основе литературных сведений о количестве корма, поедаемого разными видами (Hanski, 1984; Wołk, 1969), и данных о массе тела экспериментальных особей. Оценки выполнены для 894 особей ММ, в том числе *C. glareolus* – 694, *S. araneus* – 144, *S. caecutiens* – 56. Показатель суточной калорийности рациона был рассчитан как произведение величины суточного потребления корма и энергетической ценности единицы корма.

Для рассмотренных параметров были рассчитаны описательные статистики (среднее арифметическое, ошибка среднего, минимальное и максимальное значения), либо интервальные оценки. Анализ первичных данных по калорийности корма выполнен в программе NETZSCH Proteus v.5.0.1., значимость различий выборок определяли по критерию Манна-Уитни. Для выявления различий других показателей использовали ANOVA (значения предварительно логарифмировали). В статистических тестах значимыми считали различия при $p < 0,05$.

Результаты

Суточное потребление корма модельными видами зависело от видовой принадлежности, массы тела зверьков и уровня загрязнения территории ($p < 0,001$). В ряду *C. glareolus* > *S. araneus* > *S. caecutiens* количество потребленного корма (в расчете на 1 особь) закономерно снижалось при увеличении нагрузки и уменьшении массы тела особей модельных видов (табл. 1). Согласно нашим расчетам особь *C. glareolus* на 1 г массы тела использовала в пищу 0,15 г (DW) смешанного корма, т. е. зверек массой 20 г потреблял в сутки около 3 г корма (DW). Полученные данные хорошо согласуются с результатами других авторов (Кулюкина, 1975; Drożdż, 1968; Peacock, Speakman, 2001), оцененных иными методами (0,10-0,23 г).

Прямые данные о количестве корма, поедаемом за сутки землеройками р. *Sorex* в природных условиях, в литературе отсутствуют, а результаты

лабораторных экспериментов сильно варьируют. В пересчете на 1 г массы тела зверьки потребляют в сутки от 0,20-0,30 г до 0,40-0,72 г корма (DW) (Hanski, 1984; Gębczyński, 1965; Rychlik, Jancewicz, 2002; Wolk, 1969). По нашим оценкам на 1 г массы тела бурозубки потребляли в среднем около 0,35 г корма, что в 2 раза выше аналогичных значений для *C. glareolus*.

Таблица 1

Калорийность рационов (ккал/г) и суточное потребление корма (г сухой массы) и энергии (ккал) прибылыми особями ММ из окрестностей СУМЗ и с фоновых территорий

| Участок | Выборка | Масса тела, г | Калорийность корма, ккал/г | Суточное потребление (в расчете на особь) | |
|--------------------------------|---------|-----------------------------|----------------------------|---|---------------|
| | | | | корма, г | энергии, ккал |
| <i>Clethrionomys glareolus</i> | | | | | |
| Фоновый | 489 | 19,04±0,17 (10,00–36,20) | 3,19±0,19 | 2,94±0,01 (2,22–4,32) | 7,08÷13,78 |
| Импактный | 205 | 18,12±0,27 (8,60–28,40) | 3,43±0,13 | 2,87±0,02 (2,11–3,69) | 7,24÷12,66 |
| <i>Sorex araneus</i> | | | | | |
| Фоновый | 104 | 7,64±0,09 (5,45–10,50) | 3,37±0,24 | 2,68±0,06 (1,90–3,68) | 6,40÷12,40 |
| Импактный | 40 | 6,69±0,10 (5,50–7,80) | 3,13±0,24 | 2,34±0,06 (1,93–3,36) | 6,04÷10,51 |
| <i>Sorex caecutiens</i> | | | | | |
| Фоновый | 16 | 3,94±0,12 (3,10–4,60) | 3,06±0,15 | 1,38±0,04 (1,09–1,61) | 3,34÷4,92 |
| Импактный | 40 | 3,70±0,12 (3,15–5,50) | 3,33±0,24 | 1,30±0,03 (1,10–1,92) | 4,33÷6,39 |

Примечание: приведены среднее арифметическое значение и ошибка среднего, в круглых скобках – минимальные и максимальные значения.

Калорийность пищевых комков *S. araneus* и *S. caecutiens*, определенная инструментально, не зависела от уровня загрязнения территории и видовой принадлежности особей ($p > 0,05$). Вероятно, это обусловлено сходством кормовых спектров (особенно около завода) и ярусами кормодобывания (Ивантер, Макаров, 2001; Мухачева, 2022). Это позволило объединить в единую выборку данные, полученные для обоих видов бурозубок. Расчетная калорийность единицы корма в этой группе составила $3,3 \pm 0,1$ ккал и оказалась сопоставимой с таковой у *C. glareolus* ($3,4 \pm 0,1$ ккал).

Наши оценки потребления энергии с кормом животными модельных видов показали, что сутки в организм *S. araneus* поступало в два раза больше энергии, чем у *S. caecutiens* (табл. 1). При этом в пересчете на 1 г массы тела отличий не обнаружено (1,1-1,4 ккал на 1 г массы тела для обоих видов). Эти оценки близки к литературным сведениям для *S. minutus* и *S. araneus* (Gębczyński, 1965; Grodzinski, 1971; Hanski, 1984; Poppitt et al., 1993; Rychlik, Jancewicz, 2002; Wolk, 1969): в зависимости от функционального состояния животных и сезона

исследований суточное потребление энергии с кормом варьировало от 8,3 до 22,5 ккал на особь (соответственно 1,4 и 1,1 ккал на 1 г массы тела). Суточное потребление энергии с пищей у особей *C. glareolus* не зависело от уровня загрязнения и варьировало в диапазоне от 7,1 до 13,8 ккал на особь ($0,52 \pm 0,06$ ккал/г массы тела). Эти результаты также хорошо согласуются с литературными данными (Кулюкина, 1975; Peacock, Speakman, 2001): особь *C. glareolus*, не принимающая активного участия в размножении, потребляла с кормом 10-19 ккал. Сопоставление ежедневного поступления энергии с кормом у животных модельных видов показало, что у грызунов его относительное (в расчете на единицу массы тела) значение существенно ниже (в 2-3 раза), чем у мелких насекомоядных ($p < 0,001$).

Обсуждение

Вероятные адаптации ММ к промышленному загрязнению среды предполагают участие в этих процессах популяционных механизмов. Поддержание необходимого энергетического баланса зависит не только от таксономической принадлежности и эколого-физиологической специфики особей, но и от качества местообитаний, в том числе, кормовой базы (обилия, разнообразия и доступности корма).

Исходно в сравниваемых зонах был представлен один тип леса – ельник-пихтарник липняковый. В результате хронического воздействия загрязнения в импактной зоне изменился видовой состав, структура и обилие растительного покрова. Травяно-кустарничковый ярус занимал < 10-15% площади, характеризовался сниженным видовым разнообразием и упрощенной структурой и представлен, главным образом, злаками и хвощом. Около 20-30% территории покрыто моховым покровом, от 30 до 50% – толстым слоем опада и почти лишено растительности. Таким образом, вблизи завода кормовая база фитофагов существенно обеднена и ограничена по сравнению с фоновой зоной.

Кардинальные изменения отмечены также в численности и составе беспозвоночных – основных кормовых объектов мелких насекомоядных (Мухачева, 2022). В импактной зоне одни группы (*Carabidae*, *Staphylinidae*, *Arachnidae*, *Diptera*) резко уменьшили численность, другие (*Lumbricidae*, *Enchytraeidae*, *Diplopoda*, *Mollusca*) – полностью исчезли. Кроме того, вблизи завода почвенные беспозвоночные активно перемещались в подстилку – здесь сосредоточено до 50-80% от общей численности против 10-30% на фоновых участках. Таким образом, вблизи завода рационы бурозубок отличаются меньшим разнообразием и большим сходством, чем в фоновой зоне.

Ожидали, что в условиях жесткого лимита кормовых ресурсов у ММ, населяющих импактные территории, смена рационов отразится на объемах и/или энергетической ценности потребляемой пищи. Поскольку мелкие насекомоядные по сравнению с грызунами отличаются более интенсивным метаболизмом, то для обеспечения нормальной жизнедеятельности им требуется больше корма. По нашим оценкам относительная (в пересчете на единицу массы тела) масса корма, съеденного бурозубками за сутки, в 2-3 раза превышает аналогичные показатели для полевок. Однако, в пределах одной

трофической группы потребление корма животными с контрастных территорий не различалось.

Поскольку спектр кормовых объектов у особей разных трофических групп сильно отличается, то и калорийность рационов должна быть неодинаковой. Традиционно наименее калорийной среди ММ считается пища типичных зеленоядов. В рационе грызунов со смешанным рационом доля высококалорийных компонентов в отдельные периоды достигает 30-50%. Энергетическая ценность пищи насекомоядных сильно варьирует в зависимости от содержания протеинов липидов и жидкости. Заметим, что калорийность протеина, составляющего значительную часть рациона бурозубок, сопоставима с углеводами, преобладающими в рационе фитофагов. Например, энергетическая ценность единицы корма (ккал/г массы тела) у зеленоядных серых полевок (*p. Microtus*) варьировала в диапазоне от 0,53 до 0,58 (Кулюкина, 1975; Drożdż, 1968), у лесных полевок (*p. Clethrionomys*) со смешанным типом питания – от 0,53 до 0,70 (Кулюкина, 1975; Hansson, 1985; Peacock, Speakman, 2001), у плотоядных бурозубок (*p. Sorex*) – от 0,94 до 1,49 ккал/г массы тела (Gębczyński, 1965; Grodzinski, 1971; Hanski, 1984; Poppitt et al., 1993; Wolk, 1969). Согласно нашим расчетам калорийность рациона модельных видов оказалась сопоставимой несмотря на особенности питания (табл. 1), а значения укладывались в диапазоны, приводимые другими авторами.

Таким образом, наши предположения об изменении калорийности рационов и объема потребления пищи модельными видами в условиях лимита кормовой базы на загрязненных территориях подтвердились частично. Энергетическая ценность единицы корма у насекомоядных и грызунов была сопоставимой и не зависела от уровня загрязнения. В то же время потребление корма (в расчете на 1 особь) при увеличении нагрузки и уменьшении массы тела особей закономерно снижалось в ряду *C. glareolus* > *S. araneus* > *S. caecutiens*.

ПРИМЕЧАНИЯ

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

Ивантер Э. В., Макаров А. М. Территориальная экология землероек-бурозубок (*Insectivora, Sorex*). Петрозаводск: ПетрГУ, 2001. 272 с.

Кузнецов Г. В., Михайлин А. И. Особенности питания и динамика численности рыжей полевки в условиях широколиственного леса // Млекопитающие в наземных экосистемах. М.: Наука, 1985. С. 134–142.

Кулюкина Н.М. Потребление кормов мышами и полевками. Автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1975. 14 с.

Мухачева С. В. Многолетняя динамика сообществ мелких млекопитающих в период снижения выбросов медеплавильного завода. 1. Состав, обилие и разнообразие // Экология. 2021. № 1. С. 66–76.

Мухачева С. В. Многолетняя динамика концентрации тяжелых металлов в организме землероек р. *Sorex* в период снижения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2022. № 5. С. 370–384.

Мухачева С. В., Безель В. С. Участие мелких млекопитающих в биогенном транзите микроэлементов при химическом загрязнении среды // Геохимия. 2023. Т. 68. № 10. С. 1059–1072.

Нуриманова Е. Р., Жигарев И. А., Алпатов В. В. Некоторые механизмы трофических адаптаций рыжей полевки в рекреационных лесах Подмосковья // Вест. РУДН. Серия «Экология и безопасность жизнедеятельности». 2009. № 3. С. 10–20.

Drożdż A. Digestibility and assimilation of natural foods in small rodents // Acta Theriol. 1968. Vol. 13. № 21. P. 367–389.

Gębczyński M. Seasonal and age changes in the metabolism and activity of *Sorex araneus* // Acta Theriol. 1965. Vol. 10. № 22. P. 303–331.

Grodziński W. Energy flow through populations of small mammals in the Alaskan taiga forest // Acta Theriol. 1971. Vol. 16. № 17. P. 231–275.

Hanski I. Food consumption, assimilation and metabolic rate in six species of shrew (*Sorex* and *Neomys*) // Ann. Zool. Fenn. 1984. Vol. 21. P. 157–165.

Hansson L. *Clethrionomys* food: generic, specific and regional differences // Ann. Zool. Fennici. 1985. Vol. 22. P. 315–318.

Peacock W. L., Speakman J. R. Effect of high-fat diet on body mass and energy balance in the bank vole // Physiol. & Behav. 2001. Vol. 74. № 1. P. 65–70.

Poppitt S. D., Speakman J. R., Racey P. A. The energetics of reproduction in the common shrew (*Sorex araneus*) comparison of indirect calorimetry and the doubly labeled water method // Physiol. Zool. 1993. Vol. 66. P. 964–982.

Rychlik L., Jancewicz E. Prey size, prey nutrition, and food handling by shrews of different body sizes // Behav. Ecol. 2002. Vol. 13. № 2. P. 216–223.

Wolk E. Body weight and daily food intake in captive shrews // Acta Theriol. 1969. Vol. 14. № 4. P. 35–47.

УДК 574:3

Мухачева С. В.

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

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА СИМПАТРИЧЕСКИХ ВИДОВ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК В ОКРЕСТНОСТЯХ МЕДЕПЛАВИЛЬНОГО ЗАВОДА В ПЕРИОД СНИЖЕНИЯ ВЫБРОСОВ

Выявлены различия в стратегии освоения пространства близкими по экологическим требованиям видами лесных полевок: при увеличении техногенной

нагрузки рыжая полевка (*C. glareolus*) монотонно снижала обилие (общее, частное) и заселенность участков; для красной полевки (*C. rutilus*) регистрировали нелинейные изменения с максимумом в зоне умеренного загрязнения.

Ключевые слова: рыжая полевка, красная полевка, пространственная структура, обилие, заселенность, агрегированность.

Mukhacheva S. V.

Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS

Ekaterinburg, Russia

SPATIAL STRUCTURE OF SYMPATRIC SPECIES OF BY VOLES G. CLETHRIONOMYS IN THE VICINITY OF A COPPER SMELTER DURING EMISSIONS REDUCTION PERIOD

Differences were revealed in the strategies of space development by rodent species similar in ecological requirements: with distance from the plant, the bank vole (*C. glareolus*) monotonically increased both the abundance (total, specific) and the occupancy of areas; while for the red-backed vole (*C. rutilus*), the changes were nonlinear with a maximum in the buffer zone.

Key words: bank vole, northern red-backed vole, spatial structure, total abundance, occupancy, aggregation.

Длительное техногенное воздействие на природные экосистемы приводит к частичному/полному разрушению исходных местообитаний (МО), снижению их экологической емкости. Размещение животных на таких территориях является результатом селективного выбора пригодных для обитания участков. В условиях лимитирования ресурсов популяции даже экологически близких видов могут функционировать неодинаково. В пессимальных условиях трансформация МО может иметь эффект триггера, когда у животных появляются особенности приспособительного характера – меняются рационы, миграционная активность, поведение.

Большинство исследований территориального распределения мелких млекопитающих (ММ) было выполнено в 1970-90х гг., причем в них рассматривались популяции отдельных видов, обитающих в оптимальных и субоптимальных условиях (Кутенков, 1980; Флинт, 1977; Хляп, 1983). Работы, посвященные особенностям пространственной структуры (ПС) ММ в антропогенно трансформированных МО, до сих пор единичны (Лукьянова, Лукьянов, 1998; Мухачева, 2007; Paradis, Croset, 1995). Данные о ПС населения ММ в условиях естественной реабилитации территорий после снижения техногенной нагрузки вообще отсутствуют.

Цель работы – охарактеризовать ПС населения модельных видов ММ в градиенте загрязнения среды в период сокращения промышленных выбросов крупного предприятия цветной металлургии. Тестировали две гипотезы: 1) восстановление МО в окрестностях завода, начавшееся после многократного

снижения выбросов, приведет к сдвигам в обилии и ПС грызунов; 2) у экологически близких симпатрических видов характер и амплитуда изменений сходны, что в условиях лимитирования ресурсов приведет к усилению конкуренции.

Материал и методы

В работе использованы материалы отловов ММ (2014-2018 гг.) в градиенте техногенно измененных МО в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ). Выбор модельных объектов определялся их ролью в сообществах ММ: рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*) доминировала на фоновых и умеренно загрязненных территориях, красная полевка (*Clethrionomys rutilus*) – вблизи завода.

Исследования выполнены на 7 ключевых участках, расположенных на разном удалении к западу от СУМЗ: 3 участка в зоне сильного загрязнения (импактная зона, 1-2 км от завода), по 2 – на умеренно загрязненной (буферная зона, 4-6 км) и условно чистой (фоновая зона, 20-30 км) территориях. Подробная характеристика района исследований и методики работ опубликованы (Мухачева, 2021). Отлов животных проводили ежегодно (май, июль, сентябрь) с использованием ловушек-плашек, установленных на стационарных линиях (25 шт. на линию через 5-7 м, экспозиция – 4 суток с ежедневной однократной проверкой). Отлов вели на всех участках одновременно, располагая в каждой зоне от 4 до 9 линий. Каждая ловушка в линии имела номер, что позволило регистрировать места поимки ММ. У добытых зверьков определяли вид, пол, возраст, репродуктивный статус. За время исследований отработано 26 тыс. лов.-сут. (на загрязненных территориях – 18,5 тыс., на фоновых – 7,5 тыс.), отловлено 833 особи *C. glareolus* и 252 особи *C. rutilus* (табл. 1).

Таблица 1

Объем материала и характеристика населения рыжей (*C. glareolus*) и красной (*C. rutilus*) полевок в разных зонах загрязнения

| Показатель | Зона загрязнения | | | Значимость различий (ANOVA) | |
|-----------------------------|----------------------|----------|-----------|-----------------------------|--------|
| | фоновая | буферная | импактная | F | p |
| Удаление от завода, км | 20–30 | 4–6 | 1–2 | – | – |
| Отработано лов.-сут. | 7500 | 5600 | 12800 | – | – |
| <i>C. glareolus</i> | | | | | |
| Отловлено особей | 588 | 187 | 45 | – | – |
| Общее обилие ¹ | 7,9±0,3 ² | 3,3±0,2 | 0,3±0,05 | 87,8 | <0,001 |
| Частное обилие ¹ | 32,5±0,1 | 28,5±0,2 | 17,3±0,3 | 63,8 | <0,001 |
| Заселенность территории, % | 21,3±2,7 | 10,2±2,0 | 1,3±0,3 | 72,9 | <0,001 |
| Агрегированность, отн. ед. | 1,8±0,2 | 2,8±0,6 | 13,1±7,5 | 43,5 | <0,001 |
| <i>C. rutilus</i> | | | | | |
| Отловлено особей | 50 | 71 | 131 | – | – |
| Общее обилие ¹ | 0,7±0,1 | 1,3±0,2 | 1,2±0,1 | 2,8 | 0,076 |
| Частное обилие ¹ | 27,2±0,4 | 26,9±0,4 | 27,3±0,2 | 1,0 | 0,365 |
| Заселенность территории, % | 2,5±0,4 | 4,7±0,6 | 3,8±0,3 | 3,6 | 0,041 |
| Агрегированность, отн. ед. | 11,1±1,6 | 5,7±0,7 | 7,3±0,7 | 1,0 | 0,372 |

Примечание: приведено: 1 – ос./100 лов.-сут.; 2 – среднее арифметическое ± ошибка.

Для характеристики общей численности вида в пределах ключевого участка (во всех типах микроМО) использовали *индекс общего обилия* (I):

$$I = \left(\frac{N}{at}\right) 100$$

где N – число отловленных животных,

a – число ловушек,

t – число суток отлова.

Для оценки численности животных на реально заселенных ими территориях использовали *индекс частного обилия* (A):

$$A = \left(\frac{N}{bt}\right) 100$$

где b – число ловушек, попавшее на заселенный животными участок.

Емкость МО для особей каждого вида оценивали по величине *индекса заселенности* (F), который показывал, какая часть территории (в %) от обследованной занята животными:

$$F = \left(\frac{b}{a}\right) 100$$

Значение индекса варьирует от 0 (территория абсолютно непригодна для обитания) до 100 (полностью освоена животными).

Для оценки неравномерности распределения животных использовали *индекс агрегированности* населения (Ag):

$$Ag = \frac{A}{F}$$

При равномерном размещении особей значения индекса Ag минимальны.

Для перевода данных по относительной численности ММ в показатели плотности применяли методику А. Д. Бернштейн и др. (1995). В статистических анализах использовали логарифмированные значения показателей обилия и ПС. Для выявления различий изученных показателей в градиенте загрязнения использовали ANOVA. В качестве учетной единицы рассматривали ключевой участок, за каждый год данные по турам объединяли. В статистических тестах значимыми считали различия при $p < 0,05$. Расчеты выполнены в программе JMP v.11.

Результаты и обсуждение

Рыжая полевка (*C. glareolus*) – фоновый вид лесов умеренного климата; в таежной зоне предпочитает ельники и граничащие с ними вырубки. Избегает густых лесов, занимая осветленные участки, редколесья, опушки с обильным подлеском, хорошим травостоем и обилием естественных укрытий. Красная полевка (*C. rutilus*) – экологически ограниченный синантроп; населяет разнообразные леса, предпочитая зеленомошные и захламленные участки. Избегает открытых пространств, занимает кромки лугов и моховых болот, колки, вырубки, гари, а также территории заброшенных поселений, старые карьеры, хозяйственные постройки. По характеру питания оба вида типичные полифаги с доминированием растительных кормов и отчетливой сезонной

сменой рациона: весной и летом в питании преобладают зеленые корма, во второй половине лета и осенью – семена, ягоды, грибы. Таким образом, рассмотренные виды характеризуются близкими экологическими требованиями. Поэтому в условиях ограниченного количества подходящих для обитания участков конкуренция особей за ресурсы неизбежна.

Специальные исследования по картированию микросреды показали, что ключевые участки представляли серию техногенно измененных МО, степень деградации которых снижалась при удалении от завода (Мухачева, 2007). Повторное картирование (2018-2020 гг.) показало, что на всех участках градиента улучшились защитные свойства МО (за счет увеличения площади укрытий), в буферной зоне многократное снижение выбросов привело также к позитивным сдвигам в кормовой базе полевок. На импактных участках ситуация, напротив, ухудшилась из-за сокращения площадей, занятых подростом и травяно-кустарничковым ярусом.

Общее обилие (*I*) характеризует относительную численность животных на территории в целом (на заселенных видом и непригодных для обитания участках). По мере приближения к заводу суммарное обилие лесных полевок монотонно снижалось: с 8,9 (в 30 км) до 0,6 (в 1 км) ос./100 лов.-сут. Однако траектории изменения численности отдельных видов различались (рис. 1, табл. 1).

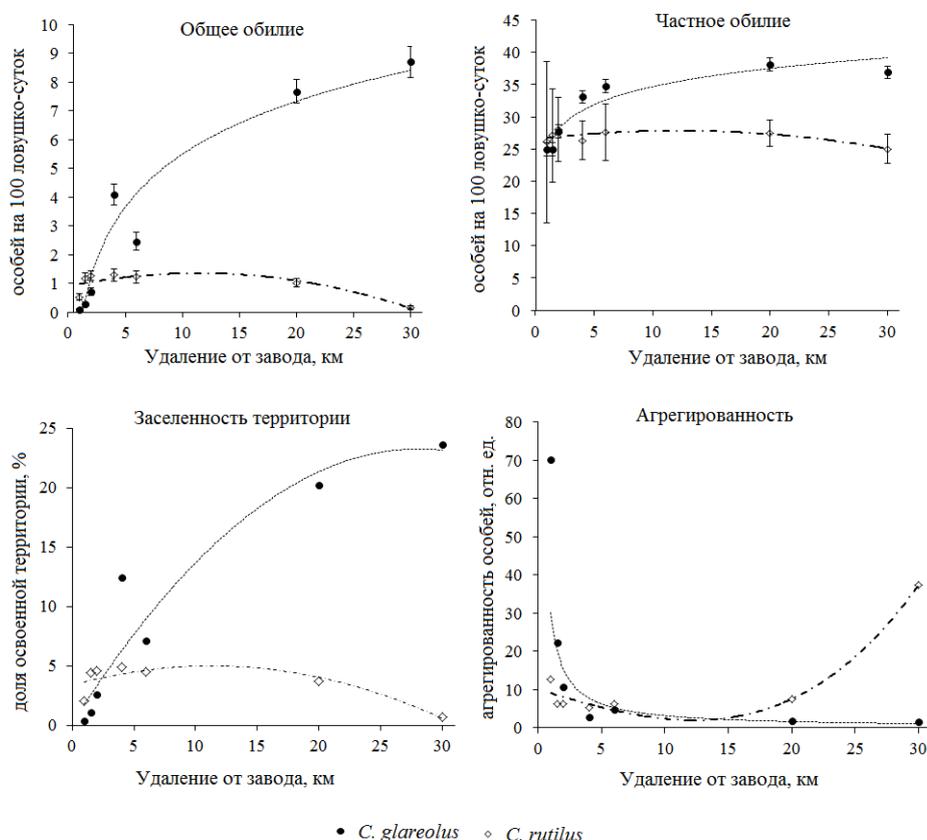


Рисунок. Динамика показателей обилия и пространственного размещения лесных полевок при удалении от завода. Точки – средние значения, линии – тренды, планки погрешностей – ошибка среднего

Общее обилие *C. glareolus* значимо увеличивалось при удалении от СУМЗ – с 0,1 до 8,0 экз./100 лов.-сут., в буферных и фоновых МО величина индекса *I* (в среднем на зону) превышала импактные значения в 11-26 раз. Общее обилие *C. rutilus* при удалении от завода менялось нелинейно, с максимумом в буферной зоне. На загрязненных участках значения индекса *I* были близкими, в фоновой зоне – в 2 раза ниже максимальных значений.

Считается, что общее обилие отражает емкость среды обитания для данного вида. Так, на начальном этапе сокращения выбросов (1998-2005 гг.) общее обилие *C. glareolus* в фоновой зоне двукратно превышало буферные значения, импактные – в 3,5 раза (Мухачева, 2007). Резкое снижение численности вида, отмеченное в окрестностях завода 10 лет спустя, обусловлено, в первую очередь, возросшей конкуренцией за ресурсы с особями *C. rutilus*. Анализ многолетней динамики численности полевых показывает, что на протяжении 30 лет непрерывных наблюдений в импактной зоне суммарное обилие этих видов поддерживалось на одном уровне: 2,0 и 1,8 ос./100 лов.-сут (соответственно) в периоды высоких (1990-1998 гг.) и существенно сократившихся (2010-2018 гг.) выбросов СУМЗ (Мухачева, 2021). За это время численность *C. glareolus* снизилась в 4 раза, а *C. rutilus* – пропорционально увеличилась. На буферных и фоновых территориях, *C. glareolus* бесспорно доминировала, обилие вида по сравнению с исходными значениями даже увеличилось (на 20-60%).

Численность видов на реально заселенных ими участках, оценивали с помощью индекса частного обилия (*A*). В градиенте загрязнения его значения изменялись не так резко, как индекса *I*. Если у *C. rutilus* на всех участках градиента значения варьировали в диапазоне от 25 до 28 ос./100 лов.-сут., то у *C. glareolus* регистрировали значимое снижение индекса *A* по мере приближения к заводу – с 38,0 до 25,0 ос./100 лов.-сут. (рис. 1).

Интересно, что в импактной зоне частное обилие конкурирующих видов практически не различалось. Близкие значения индекса *A* у обоих видов с загрязненных и фоновых участков обусловлены сопоставимой экологической емкостью фрагментов пихто-ельников, сохранившихся в импактной зоне, с буферными и фоновыми МО. Ранее (Мухачева, 2007) было установлено, что в благоприятных условиях локальная плотность *C. glareolus* в окрестностях завода приближалась к фоновым значениям. Полученные нами данные хорошо согласуются с этими результатами: максимальные значения частного обилия *C. glareolus* в импактной зоне (28 ос./100 лов.-сут.) приближаются к средним фоновым, в буферной зоне – сопоставимы с максимальными фоновыми значениями (38 и 40 ос./100 лов.-сут.). Близкие оценки частного обилия *C. glareolus* на импактных и заповедных территориях таежных лесов Среднего Урала – 27 и 42 ос./100 лов.-сут. приводятся в литературе (Лукьянова, Лукьянов, 1998).

Анализ распределения животных на ключевых участках показал, что в фоновой и буферной зонах лесные полевки заселяют около 25% территории, вблизи завода доля «освоенных» участков снижается до 5% (табл. 1). При этом площадь, занятая *C. glareolus*, при удалении от завода увеличивается

постепенно с 0,4 до 24% с выходом на плато в фоновой зоне (рис. 1). По данным цитированных выше авторов на заповедных участках *C. glareolus* заселяла 60% общей площади, вблизи завода – 3%. Напротив, *C. rutilus* более интенсивно (5%) осваивала буферные МО, вблизи завода от 2 до 4%, в фоновой зоне – 0,7-3%. В благоприятные годы *C. rutilus* и *C. glareolus* занимали (соответственно): 26 и 67% фоновых участков, 18 и 44% – буферных, 16 и 10% – импактных.

Показатель агрегированности населения характеризует неоднородность распределения животных на определенной территории и находится в обратной зависимости от общего обилия ($r = -0,45-0,57$). Для *C. glareolus* минимальные значения индекса *Ag* отмечены в фоновой зоне, с ростом фрагментации МО на буферных и импактных участках зарегистрировано его экспоненциальное увеличение в 1,6-7 раз (рис. 1). Агрегированность населения *C. rutilus* на большей части градиента (от 1,5 до 20 км) менялась незначительно (от 5,3 до 7,4), тогда как в крайних его точках (1 и 30 км) сильно увеличивалась. Причина повышенной агрегированности в первом случае – сокращение числа подходящих для обитания микроучастков, во втором – жесткая конкуренция за МО с *C. glareolus*, доля которой в сообществах ММ фоновой зоны достигает 75% и более (Мухачева, 2021).

Таким образом, обе тестируемые гипотезы подтвердились. В период многократного сокращения выбросов сохраняются тренды, наметившиеся ранее. В окрестностях завода население ММ характеризуется более низким уровнем общего обилия и меньшей заселенностью территорий по сравнению с фоновой зоной. В большей степени это связано с общим сокращением площади пригодных МО, а не снижением емкости сохранившихся микроучастков, которая сопоставима на разных участках градиента. Последнее отражается на показателях частного обилия животных обоих видов, которое в градиенте загрязнения варьирует в меньшем диапазоне, чем общее обилие. Процессы естественной реабилитации территорий, начавшиеся после снижения техногенной нагрузки, привели к улучшению кормовой базы полевок в зоне умеренного загрязнения, но не вблизи завода, где емкость МО продолжала снижаться. Результатом подобных изменений было усиление межвидовой конкуренции, которое привело к смене доминанта в импактной зоне: *C. glareolus* уступила лидирующие позиции *C. rutilus*.

ПРИМЕЧАНИЯ

Бернштейн А. Д. Эффективность метода ловушко-линий для оценки численности и структуры популяции рыжей полевки / А. Д. Бернштейн, Т. В. Михайлова, Н. С. Апекина // Зоол. журн. 1995. Т. 74. № 7. С. 119–127.

Кутенков А. П. Особенности распределения рыжих полевок внутри биотопа на примере смешанного леса Карелии / А. П. Кутенков // Экология. 1980. № 6. С. 83–87.

Лукьянова Л. Е. Реакция сообществ и популяций мелких млекопитающих на техногенные воздействия / Л. Е. Лукьянова, О. А. Лукьянов // Успехи современной биологии. 1998. Т. 118. № 6. С. 694–707.

Мухачева С. В. Особенности пространственно-временного размещения населения рыжей полевки в градиенте техногенного загрязнения среды обитания / С. В. Мухачева // Экология. 2007. № 3. С. 178–184.

Мухачева С. В. Многолетняя динамика сообществ мелких млекопитающих в период снижения выбросов медеплавильного завода. 1. Состав, обилие и разнообразие / С. В. Мухачева // Экология. 2021. № 1. С. 66–76.

Флинт В. Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих / В. Е. Флинт. М.: Наука, 1977. 235 с.

Хляп Л. А. Особенности использования и структура участков обитания бурозубок и лесных полевок / Л. А. Хляп // Фауна и экология грызунов. 1983. № 15. С. 162–203.

Paradis E. Assessment of habitat quality in the mediterranean pine vole (*Microtus duodecimcostatus*) by the study of survival rates / E. Paradis, H. Croset // Canadian Journal of Zoology. 1995. V. 73. № 8. P. 1511–1518.

УДК 581.5

Нигяр Мурсал, Мехтиева Н. П., Абдуллаева А. У.
Институт Ботаники Министерства Науки и Образования Азербайджанской
Республики
г. Баку, Азербайджан

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ ВИДОВ ФЛОРЫ АЗЕРБАЙДЖАНА

Представлены результаты исследований ценопопуляций (ЦП) редких видов *Epipactis latifolia* и *Neottia nidus-avis* в лесах северо-восточной части Большого Кавказа (в пределах Азербайджана). Дана онтогенетическая и демографическая структура (ЦП), проведена оценка гемеробии сообществ.

Ключевые слова: *Epipactis latifolia* (L.) All., *Neottia nidus-avis*, ценопопуляции, фитоценотическая приуроченность, онтогенетическая и демографическая структура, гемеробность сообществ.

Nigar Mursal, Mehdiyeva N. P., Abdullayeva A. U.
Institute of Botany of the Ministry of Science and Education of the Republic of
Azerbaijan
Baku, Azerbaijan

CURRENT STATE OF NATURAL POPULATIONS OF SOME RARE SPECIES OF AZERBAIJAN FLORA

The results of studies of coenopopulations (CP) of rare species *Epipactis latifolia* and *Neottia nidus-avis* in the forests of the northeastern part of the Greater Caucasus

(Azerbaijan) are presented. The ontogenetic and demographic structure (CP) is given, and the hemerobia of communities is assessed.

Key words: *Epipactis latifolia*, *Neottia nidus-avis*, cenopopulations, phytocenotic location, ontogenetic and demographic structure, hemerobia of communities.

Семейство *Orchidaceae* Juss. является одним из крупных и наиболее уязвимых семейств среди покрытосеменных растений, включающее около 28000 видов (Christenhusz, Byng, 2016). Многие из них представлены малыми изолированными популяциями и относятся к категории редких и находящихся в угрожаемом состоянии растений. Основными причинами этого являются специфические особенности биологии и экологии видов этого семейства, природно-климатические условия мест их обитания, а также отрицательное воздействие антропогенных факторов (Вахрамеева и др., 2014). В условиях высокого уровня индустриализации и повсеместной стремительной деградации растительного покрова вопросы сохранения редких и исчезающих видов приобретает особую актуальность.

Согласно имеющимся данным на Кавказе произрастает 70 видов орхидных, принадлежащих 21 роду (Конспект Флоры Кавказа, 2006), в том числе в Азербайджане – 57 таксонов (из них 47 видов, 9 подвидов, 1 вариация) из 19 родов (Salimov et al., 2020). Среди них 25 видов из 17 родов являются редкими и исчезающими (Красная Книга ..., 2023).

Исследование ценопопуляций редких видов орхидных проводилось и проводится в настоящее время многими учеными (Перебора, 2007; Игошина, 2008; Важов и др., 2018; Невзоров и др., 2018; Фардеева и др., 2020; Mursal et al., 2020; Безрученко и др., 2021 и др.).

Цель настоящего исследования – оценка состояния природных популяций и выявление лимитирующих факторов на некоторые редкие и исчезающие виды сем. *Orchidaceae* флоры Азербайджана.

Объектами исследования являются *Epipactis latifolia* (L.) All. (дремлик широколистный) и *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. (гнездовка настоящая), которые помимо всего являются лекарственными растениями.

Материалы и методы исследования

Полевые исследования проводились в летний период 2020-2023 гг. в лесных массивах 4-х районов (Губинский, Гусарский, Шамахинский и Исмаиллинский), расположенных в северо-восточной части Большого Кавказа (в пределах Азербайджана) (рис. 1).

На модельных участках (100 м²) закладывали 30 трансект (10 м²), на которых подсчитывали общее количество особей и количество особей различных возрастных состояний. Изучение онтогенетической и демографической структуры ценопопуляций (ЦП) исследуемых видов проводили по общепринятым в популяционных исследованиях методам (Работнов, 1950; Уранов, 1975; Жукова, 1995 и др.). С целью изучения структуры и оценки состояния ЦП были рассчитаны демографические показатели: индексы возрастности (Уранов, 1975), восстановления и замещения (Жукова, 1995),

старения (Глотов, 1998) и эффективности (Животовский, 20014). Тип ценопуляции определяли по классификации нормальных популяций «Δ-ω» Л. А. Животовского (Животовский, 2001).

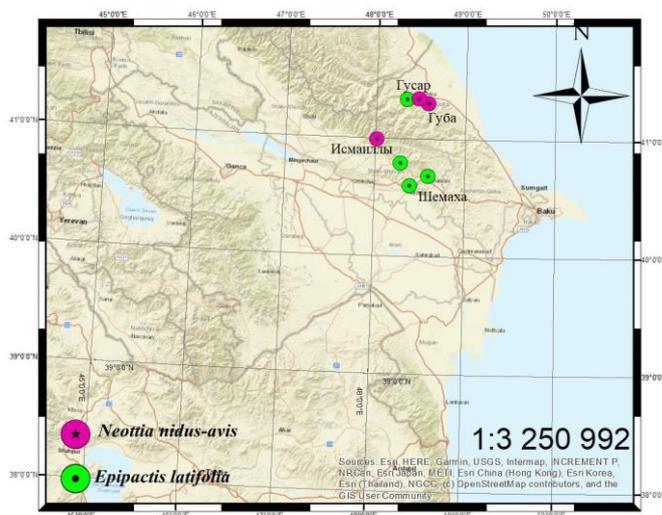


Рис. 1. Распространение *Eripractis latifolia* (L.) All. и *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. в районах северо-восточной части Большого Кавказа (в пределах Азербайджана)

Оценка гемеробии растений, входящих в состав ценозов с участием исследуемых редких видов, проводилась по системе Яласа (Frank & Klotz, 1990), с использованием рекомендаций М. М. Ишмуратовой с соавторами (Ишмуратова и др., 2003).

Результаты и их обсуждение

Ценопуляции *Eripractis latifolia* исследованы в 4-х районах. Так, ЦП 1 изучена в лесном массиве окр. с. Арчиман Шамаixinского района на высоте 1342 м над ур. м. Почва влажная, горно-черноземная. В качестве доминантов древесного яруса отмечены *Taxus baccata* L., *Fagus orientalis* Lipsky и *Carpinus betulus* L., со доминантов – *Quercus iberica* M. Bieb., *Fraxinus excelsior* L. и *Acer campestre* L. Проективное покрытие травостоя 80%. В составе ценоза вместе с *E. latifolia* зарегистрированы *Scilla siberica* Andrews, *Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb., *Orchis simia* Lam., *Primula veris* subsp. *macrocalyx* (Bunge) Lüdi, *Viola sieheana* W. Becker, *Ajuga genevensis* L., *Astragalus glycyphylloides* DC. и *Chelidonium majus* L.

ЦП 2 исследована в лесном массиве, расположенном на 24 км трассы Шамахи-Исмаиллы, на высоте 830 м над ур. м. Почва горно-черноземная, влажная. Древесно-кустарниковый ярус представляют *Acer cappadocicum* Gled., *Quercus robur* subsp. *pedunculiflora* (K. Koch) Menitsky, *Cornus mas* L., *Crataegus pentagyna* Waldst. & Kit ex Willd. и др. Проективное покрытие травостоя 80-90%. В травяном ярусе отмечены *Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich., *Ajuga genevensis* L., *Asparagus verticillatus* L., *Dactylorhiza romana* subsp. *georgica* (Klinge) Soó ex Renz & Taubenheim, *Iris reticulata* M. Bieb., *Origanum vulgare* L., *Ornithogalum*

pyrenaicum L., *Papaver macrostomum* Boiss. & A. Huet, *Silybum marianum* (L.) Gaertn. и др.

ЦП 3 изучена в лесу, расположенном в окр. с. Хурай Гусарского района, на высоте 1049 м над ур. м. Почва коричневая горно-лесная, влажная. Доминантами древесного яруса являются *Carpinus betulus* и *Quercus robur* subsp. *pedunculiflora*, также отмечены *Alnus incana* (L.) Moench, *Acer campestre* L. и *Prunus cerasifera* Ehrh. Среди кустарников наиболее представлены *Mespilus germanica* L., *Crataegus pentagyna*, *Cornus mas* и *Rosa spinosissima* L. Проективное покрытие травостоя 70-80%. В составе травяного яруса зарегистрированы *Mentha longifolia* (L.) Huds., *Cynoglossum pictum* (Soland.), *Prunella vulgaris* L., *Verbena officinalis* L., *Stachys byzantina* K. Koch, *Sambucus ebulus* L., *Urtica dioica* L., *Campanula* sp., *Trifolium pratense* L., *T. campestre* Schreb., *Coronilla coronata* L., *C. varia* L., *Pimpinella affinis* Ledeb., *Anthriscus nemorosa* Spreng., *Prunella vulgaris* и др.

ЦП 4 исследована в лесном массиве Ахсуинского перевала (Шамахынский район), на высоте 846 м над ур. м. Почва горно-серо-коричневая, влажная. В древесном ярусе отмечены *Quercus iberica*, *Carpinus betulus*, *Acer velutinum* Boiss., *Fraxinus excelsior*, *Salix phlomoides* M.Bieb. и *Sorbus torminalis* (L.) Crantz., в кустарниковом – *Ligustrum vulgare* L., *Pyracantha coccinea* M. Roem., *Rubus ibericus* Juz., *Smilax excelsa* L. и *Hedera pastuchovii* Woronow. Проективное покрытие травостоя 90%. В травяном ярусе отмечены такие редкие виды как *Dactylorhiza romana* subsp. *georgica*, *Listera ovata* (L.) Hartm., *Platanthera chlorantha* (Custer) Rchb., а также *Geum urbanum* L., *Arum orientale* subsp. *orientale*, *Hypericum androsaemum* L., *Lapsana communis* L., *Geranium albanum* M.Bieb., *Sanicula europaea* L. и др.

Результаты изучения онтогенетической структуры *Epipactis latifolia* позволили установить, что все исследуемые ЦП являются нормальными, среди них только ЦП3 является полночленной, остальные - неполночленные из-за отсутствия субсенильных (ЦП 1 и ЦП 2) и сенильных особей (рис. 2).

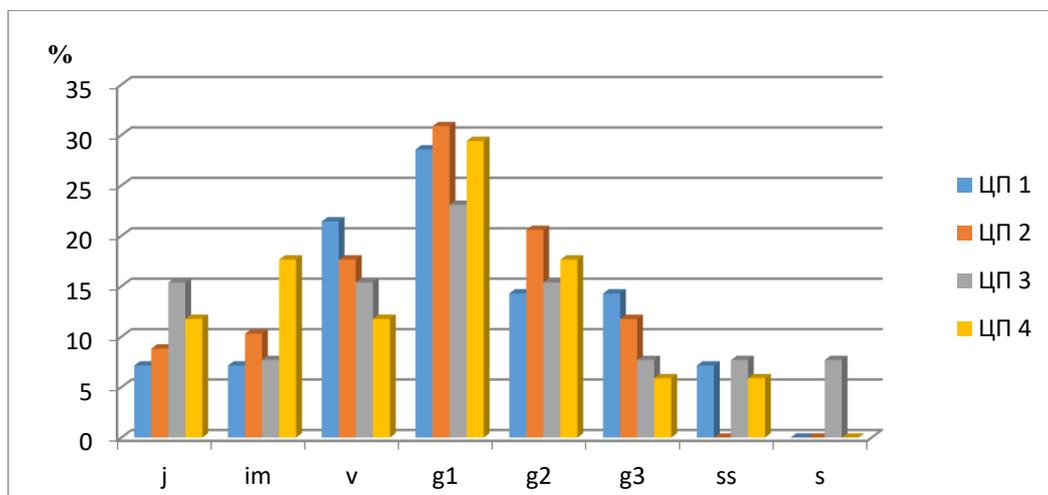


Рис. 2. Онтогенетический спектр *Epipactis latifolia* (L.) All.
По оси абсцисс – онтогенетические состояния, по оси ординат – доля особей в %

Как видно из рисунка 2 наибольшее содержание прегенеративных особей наблюдалось в ЦП4 (41,17%), наименьшее – в ЦП1 (35,71%), тогда как генеративные особи преобладали в ЦП2 (63,23%), а в ЦП3 отмечены с меньшим содержанием (46,15%). Постгенеративные особи были зарегистрированы во всех ЦП, кроме ЦП2.

Во всех 4-х ЦП значительная доля присутствия ювенильных, имматурных и виргинильных особей свидетельствует о высокой интенсивности семенного возобновления.

Согласно классификации «дельта-омега» ЦП1 и ЦП3 охарактеризованы как переходные, ЦП2 – как зреющая, а ЦП 4 – как молодая (таблица).

Ценопопуляции *Neottia nidus-avis* обнаружены и изучены нами в 2-х районах. ЦП1 исследована нами в буково-дубовом лесу, расположенном в окр. сел. Нугади Губинского района, на высоте 588 м над ур. м. Почва коричневая горнолесная, влажная. Крутизна склона 30°. В данной местности из деревьев и кустарников зарегистрированы *Fagus orientalis*, *Carpinus betulus*, *Acer cappadocicum*, *Corylus colurna* L., *Crataegus pentagyna*, *Rubus caesius* L., *Rosa pulverulenta* M. Bieb., *Lonicera xylosteum* L. и др. Проективное покрытие травостоя составляет 75-80%. Травяной ярус образуют *Viola sieheana* W. Becker, *Galanthus alpinus* var. *alpinus*, *Corydalis cava* subsp. *marschalliana*, *Geranium versicolor* L., *Leontodon hispidus* L., *Arum elongatum*, *Orchis purpurea* Huds., *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch, L., *Anemonoides caucasica* (Rupr.) Holub и др.

ЦП 2 изучена также в Губинском районе в грабово-дубовом лесу в окр. сел. Испиг, на высоте 861 м над ур. м. Почва коричневая горнолесная, влажная. Крутизна склона 35°. Древесно-кустарниковый ярус представлен в основном следующими видами: *Carpinus betulus*, *Quercus robur* subsp. *pedunculiflora*, *Fagus orientalis*, *Acer campestre*, *Crataegus kyrtostyla* Fingerh. ex Schldl., *Rubus caesius* и др. Проективное покрытие травостоя составляет 80-85%, в составе которого вместе с *Neottia nidus-avis* отмечены *Galanthus alpinus* var. *alpinus*, *Primula woronowii*, *Corydalis angustifolia* (M. Bieb.) DC. *Arum elongatum*, *Leontodon hispidus*, *Onobrychis bobrovii* Grossh., *Orchis purpurea*, *Ophrys apifera* Huds., *Limodorum abortivum* (L.) Sw., *Platanthera chlorantha*, *Scilla siberica* и др.

ЦП 3 исследована в буково-дубовом лесу, находящемся на территории Шахдагского Национального парка (Исмаиллинский филиал), на высоте 830 м над ур. м. Крутизна склона 20°. Почва коричневая горнолесная черная, влажная. Из деревьев и кустарников в данной местности отмечены *Fagus orientalis*, *Quercus iberica*, *Acer campestre*, *A. platanoides* L., *Carpinus betulus*, *Cornus mas*, *Crataegus kyrtostyla*, *Mespilus germanica*, *Lonicera caprifolium* L., *Rosa iberica* Steven и др. Проективное покрытие травостоя 70-75%. Травяной ярус образуют *Corydalis cava* subsp. *marschalliana* (Willd.) Hayek, *Primula veris* subsp. *macrocalyx*, *Cephalanthera rubra* (L.) Rich., *Thalictrum minus* L., *Alliaria petiolata* (M. Bieb.) Cavara & Grande, *Echium rubrum* Jacq., *Vicia narbonensis* L. и др.

Демографические показатели ценопопуляций *Eriactis latifolia* (L.) All. и *Neottia nidus-avis* (L.) Rich.

| № | n | X _{общ.} | X _{пре} | X _{ген} | X _{пост} | I _{восст.} | I _{старен.} | I _{замещ.} | Δ | ω | Тип ЦП |
|---------------------------|----|-------------------|------------------|------------------|-------------------|---------------------|----------------------|---------------------|-------|-------|------------|
| <i>Eriactis latifolia</i> | | | | | | | | | | | |
| ЦП1 | 14 | 0,93 | 2,38 | 3,81 | 0,48 | 0,625 | 0,071 | 0,555 | 0,371 | 0,618 | переходная |
| ЦП2 | 68 | 7,55 | 2,78 | 4,78 | 0 | 0,582 | 0 | 0,582 | 0,327 | 0,641 | зреющая |
| ЦП3 | 13 | 0,86 | 2,56 | 3,07 | 1,02 | 0,833 | 0,153 | 0,625 | 0,426 | 0,537 | переходная |
| ЦП4 | 17 | 1,13 | 2,74 | 3,53 | 0,39 | 0,777 | 0,059 | 0,711 | 0,323 | 0,568 | молодая |
| <i>Neottia nidus-avis</i> | | | | | | | | | | | |
| ЦП1 | 8 | 0,53 | 50 | 50 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0,323 | 0,513 | молодая |
| ЦП2 | 12 | 0,8 | 41,67 | 50 | 8,13 | 0,083 | 0,083 | 0,714 | 0,394 | 0,578 | переходная |
| ЦП3 | 7 | 0,46 | 42,86 | 57,14 | 0 | 0,75 | 0 | 0,75 | 0,323 | 0,576 | молодая |

Примечания: n – общее число особей; X_{общ.} – общая плотность особей (особь / m²); X_{пре} – общая плотность прегенеративных особей (особь / m²); X_{ген} – общая плотность генеративных особей (особь / m²); X_{пост} – общая плотность постгенеративных особей (особь / m²); I_{восст.} – индекс восстановления; I_{старен.} – индекс старения; I_{замещ.} – индекс замещения; Δ – индекс возрастности; ω – индекс эффективности.

Изучение онтогенетической структуры *Neottia nidus-avis* показало, что все 3 исследуемые ЦП являются нормальными, но из-за отсутствия субсенильных (ЦП1 и ЦП3) и сенильных особей (ЦП 1-3) – неполночленные (рис. 3).

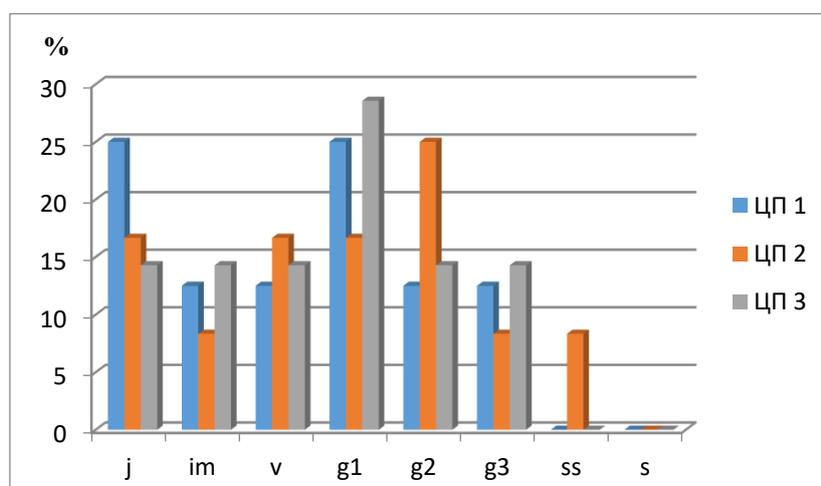


Рис. 3. Онтогенетический спектр *Neottia nidus-avis* (L.) Rich.

Данные рисунка 3 указывают на то, что прегенеративные особи преобладали в ЦП1 (50%), в ЦП2 отмечено их наименьшее содержание (41,66%). Генеративные особи наиболее представлены в ЦП3 (57,14%), а постгенеративные особи отмечены только в ЦП2 (8,33%).

Согласно классификации «дельта-омега» ЦП1 и ЦП3 охарактеризованы как молодые, а ЦП2 – как переходная (табл.).

В исследуемых районах проведена также оценка гемеробии растительных сообществ с участием исследуемых редких видов. Результаты этой работы, проведенной в отношении видов, входящих в состав ценозов 3-х ЦП *Neottia nidus-avis*, представлены в виде диаграммы (рис. 4).

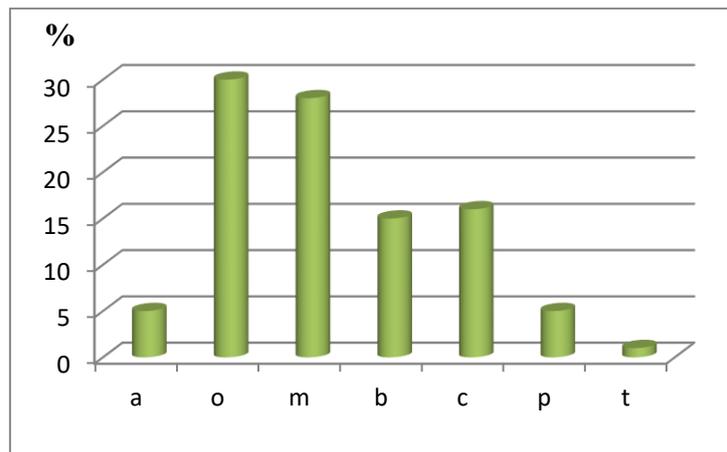


Рис. 4. Спектр гемеробии сообществ с *Neottia nidus-avis* (по оси абсцисс – степень гемеробии a-o-m-b-c-p-t ; по оси ординат – доля гемеробии)

Как видно из рисунка 4, в исследуемых сообществах с участием *Neottia nidus-avis*, доля группы растений с достаточно высокой степенью чувствительности к воздействию антропогенных факторов **o** (олигогемеробные) составляет 29%, а доля устойчивых к спорадическому влиянию антропогенных факторов растений группы **m** (мезогемеробные) – 28%. В то же время доля наиболее чувствительных к воздействию антропогенных факторов растений, относящихся к группе **a** (агемеробия), составляют всего 4%. Доля же растений с исключительной терпимостью к воздействию антропогенных факторов и, относящихся к группе **t** (метагемеробия), составляет всего 1%.

Количественное превосходство a-o-m сегмента в общем спектре гемеробии свидетельствует о том, что представленные в сообществах с участием *Neottia nidus-avis* растения – это виды, находящиеся в пределах от крайне чувствительных до терпимых к воздействию спорадических антропогенных факторов. Такие виды обычно – типичные лесные растения.

Второй b-c-p-t сегмент спектра представлен видами, далекими от естественных групп и более выносливыми к интенсивному воздействию антропогенных факторов.

В растительных группах с участием *Neottia nidus-avis* антропотолерантные растения встречаются там, где окружающая среда подвергается интенсивному воздействию антропогенных факторов (вырубка деревьев, пожары, рекреационные работы и т. п.). В подобных условиях на этих территориях начинают появляться такие виды, как *Arum elongatum*, *Geranium versicolor*, *Leontodan hispidus* и др. Наибольшее количество таких антропотолерантных растений было отмечено в окр. сел. Ньюгеди Губинского района, и эта местность, в виду наличия многочисленных туристических объектов, наиболее подвержена воздействию антропогенных факторов. В целом же, в исследуемых группах доля антропотолерантных растений достигала 39%.

Ценопопуляции *Epipactis latifolia* выявлены в Шамахинском, Исмаиллинском и Гусарском районах где проведена оценка гемеробии растений, входящих в состав ценозов с участием этого вида. Результаты оценки представлены в виде соответствующей диаграммы (рис. 5).

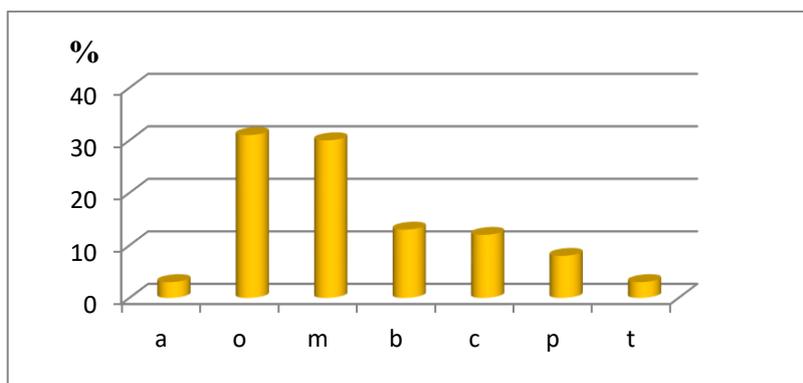


Рис. 5. Спектр гемеробии растительных сообществ с *Epipactis latifolia* (по оси абсцисс – степень гемеробии а-о-м-б-с-р-т ; по оси ординат – доля гемеробии)

Как видно из рисунка 5, в исследуемых сообществах, с участием *Epipactis latifolia*, доля группы растений с достаточно высокой степенью чувствительности к воздействию антропогенных факторов **о** (олигогемеробные) составляет 30%, а доля устойчивых к спорадическому влиянию антропогенных факторов растений группы **м** (мезогемеробные) – 29%. В то же время, доля наиболее чувствительных к воздействию антропогенных факторов растений, относящихся к группе **а** (агемеробия), составляют, как и в предыдущем случае, всего 4%. Доля же растений с исключительной терпимостью к воздействию антропогенных факторов и, относящихся к группе **т** (метагемеробия), составляет уже 3%.

Количественное превосходство а-о-м сегмента в общем спектре гемеробии свидетельствует о том, что представленные в сообществах с участием *Epipactis latifolia* растения – это виды, находящиеся в пределах от крайне чувствительных до терпимых к незначительному воздействию спорадических антропогенных факторов. Это обычно типичные лесные растения – *Taxus baccata*, *Fagus orientalis*, *Carpinus betulus*, *Quercus robur* subsp. *pedunculiflora*, *Acer campestre*, *Cornus mas*, *Alnus incana* и др.

Второй б-с-р-т сегмент спектра представлен видами далекими от естественных групп и более выносливыми к интенсивному воздействию антропогенных факторов, такими как *Geum urbanum*, *Sambucus ebulus*, *Urtica dioica*, *Plantago major*, *Trifolium pratense* и *T. campestre*.

Наибольшее количество антропоотолерантных растений было отмечено в ЦП2 в лесном массиве Исмаиллинского района, и эта местность (окр. зоны отдыха Сейрангах) одна из наиболее подверженных воздействию антропогенных факторов. В целом же, в исследуемых группах доля антропоотолерантных растений достигала 36%.

Таким образом, сравнительный анализ оценки гемеробии растительных сообществ с участием редких видов, показывает, что доля таких растений, даже в сообществах где преобладают виды с достаточно высокой степенью чувствительности к воздействию антропогенных факторов, совсем незначительна (в нашем случае всего 1-3%), и их судьба практически полностью зависит от внешней среды.

Увеличение нагрузки на растительный покров, которое наблюдается повсеместно, приводит к дальнейшему повышению степени гемеробии и сокращению ареалов видов особенно чувствительных к воздействию антропогенных факторов, что в свою очередь повышает угрозу исчезновения редких видов. Для замедления таких негативных процессов необходимо организовать просветительскую работу с населением, особенно в предпринимательской среде, занимающейся освоением территорий с богатым растительным покровом.

ПРИМЕЧАНИЯ

Безрученко Т. С., Семенищенков Ю. А. Результаты мониторинга состояния ценопопуляций редких видов растений семейства Орхидных и перспективы их охраны в Фокинском участковом лесничестве (Брянская область) // Ученые записки Брянского государственного университета. 2021. № 2. С. 14–24.

Важов В.М., Русанов Г.Г., Важов С.В., Бахтин Р.Ф., Важова Т.И. //Ценопопуляции *Cypripedium macranthon* SW. (Orchidaceae) в верховье бассейна реки Ангуреп (Алтайский край) // Научное обозрение. Биологические науки. 2018. № 1. С. 5–11.

Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 437 с.

Глотов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. 1998. Ч. 1. С. 146–149.

Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективность и классификация популяций растений // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.

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

Игошева Н. И. Мониторинг популяций Орхидных в окрестностях Екатеринбурга // Материалы Международной научной конференции «Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения», посвященной 135-летию со дня рождения И. И. Спрыгина. Пенза, 2008. Часть I. С. 113–115.

Ишмуратова М. М. Ишибирдин А. Р., Суюндуков И. В. и др. Использование показателей гемеробии для оценки уязвимости некоторых видов орхидей южного Урала и устойчивости растительных сообществ // Биологический вестник. 2003. № 7 (7). С. 33–36.

Конспект Флоры Кавказа: [в 3 т] Т. 2. Рос. Акад. Наук, Ботан. Ин-т им. В. Л. Комарова. СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2006. 465 с.

Лебедева Н. В., Дроздов Н. Н., Криволицкий Д. А. Биологическое разнообразие. М: Гуманит. изд. центр ВЛАДОС, 2004. 432 с.

Невзоров А. В., Смирнова Е. Б., Сергеева И. В., Пономарева А. Л., Шевченко Е. Н. Онтогенетическая структура ценопопуляций *Orchis militalis* L. и *Dactylorhiza incarnate* (L.) Soo Романовского района Саратовской области // Поволжский экологический журнал. 2018. № 4. С. 519–528.

Перебора Е. А. Динамика численности и возрастной структуры популяции *Orchis purpurea* Huds в условиях северо-западного Кавказа // Вестник РУДН. Сер. Экология и безопасность жизнедеятельности. 2007. № 3. С. 49–52.

Полевая геоботаника: в 4 томах / Ред. А. А. Корчагин и др. М.: Наука, 1960. Т. 2. 499 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. III. Геоботаника. 1950. № 6. С. 23–26.

Уранов А. А. Возрастной спектр фитопопуляций как функция времени энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.

Фардеева М. Б., Лукьянова Ю. А., Шафигуллина Н. Р. Особенности местообитаний и состояние популяций орхидных (Orchidaceae) Национального парка «Нижняя Кама» и сопредельных территорий на севере Татарстана (Европейская Россия) // Экосистемы. 2020. № 23. С. 166–182.

Флора Азербайджана. (в 8 томах) / Ответственный редактор Сосновский Д. И., Карягин И. И. Баку: Изд-во АН Азерб. ССР, 1950-1961.

Frank D., Klotz S. Biologisch-ökologisch Daten zur Flora der DDR. Halle (Saale)/ 1990. 167 p.

Mursal N., Mehdiyeva N. P., Ibrahimova A. G. Population status and ecology of *Platanthera chlorantha* (Orchidaceae) in the Greater Caucasus (Azerbaijan) // Nature Conservation Research, 2020. Suppl. 1. P. 114–124.

Salimov R. A., Karimov V. N., Garakhani P. Kh., Aliyeva Z. S. Vascular Plants of Azerbaijan: a nomenclatural checklist of monocotyledons. Baku: CBS Polygraphic Production. 2020. 175 p.

УДК 57.022, 59.009

Новиков Е. А.

*Институт Систематики и экологии животных СО РАН
Новосибирский государственный аграрный университет*

г. Новосибирск, Россия

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЭТОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ГРЫЗУНОВ В АНТРОПОГЕННЫХ ГРАДИЕНТАХ

Урбанизация в настоящее время становится одним из основных движущих факторов эволюции. Для изучения локальных эффектов антропогенной нагрузки рассматривали особенности поведенческой и эндокринно-метаболической реакции на стресс у полевых мышей (*Apodemus agrarius*) и красных полевок (*Clethrionomys rutilus*), отловленных в местообитаниях с разным уровнем антропогенной нагрузки. В условиях локально высокой плотности, достигаемой в городских парках при наличии дополнительных

источников пищи, у красной полевки снижается эндокринная и метаболическая реакция на холодовой стресс. У полевой мыши обитание в антропогенно-трансформированных ландшафтах, богатых ресурсами, приводит и к изменениям в поведении: в зоне интенсивной одноэтажной застройки животные, помимо снижения метаболической реакции на стресс, отличаются высокой двигательной активностью и агрессивностью. Таким образом, урбанизация оказывает на мелких млекопитающих неоднозначное влияние, которое зависит как от экологической специализации вида, так и от характера трансформации ландшафта, определяющей доступность пищи и убежищ, а также – от временного масштаба нарушения естественных экосистем.

Ключевые слова: мышевидные грызуны, антропогенная трансформация, адаптации, стресс, терморегуляция, поведение, энергообмен.

Novikov E.A.

*Institute of systematics and ecology of animals SB RAS
Novosibirsk State Agrarian University
Novosibirsk, Russia*

VARIABILITY OF BEHAVIORAL AND PHYSIOLOGICAL TRAITS OF RODENTS IN ANTROPOGENIC GRADIENTS

Urbanization is currently becoming one of the main driving factors of evolution. To study the local effects of anthropogenic stress, the features of the behavioral and endocrine-metabolic response to stress in field mice (*Apodemus agrarius*) and northern red-backed voles (*Clethrionomys rutilus*) captured in habitats with different levels of anthropogenic pressure were considered. In conditions of locally high density, achieved in urban parks with the presence of supplementary food sources, the endocrine and metabolic response to cold stress decreases in the red vole. In a field mouse, living in anthropogenically transformed landscapes rich in resources also leads to shifts in behavior: in an area of intensive cottage development, animals, in addition to reducing the metabolic response to stress, are characterized by high locomotor activity and aggressiveness. Thus, urbanization exert an ambiguous effect on small mammals, which depends both on the ecological specialization of the species and on the nature of the transformation of the landscape, which determines the availability of food and shelters, as well as on the temporary scale of disruption of natural ecosystems.

Key words: mouse-like rodents, anthropogenic transformation, adaptations, stress, thermoregulation, behavior, energy exchange.

Антропогенная трансформация ландшафтов становится в настоящее время одним из наиболее значимых факторов эволюции (Johnson, Munshi-South, 2017). Общей закономерностью формирования урбанизированных экосистем является снижение видового разнообразия и увеличение численности отдельных синантропных видов (Клаусницер, 1990). Помимо этого, мозаичность распределения, низкая численность и изменчивость условий обитания

(диверсификация векторов отбора) внутривидовых группировок усиливают эффекты генетического дрейфа и увеличивают гетерогенность популяций, ускоряя, тем самым процесс эволюции (Карманова и др., 2021).

Однако эволюционные предпосылки, обуславливающие способность животных обитать рядом с человеком, и общие закономерности формирования адаптаций к действию антропогенных факторов до сих пор не ясны. Неоднозначность путей формирования городской фауны – за счет адвентивных видов, убикистов и видов, доминирующих в естественных сообществах, выражается, в том числе, и в их реакции на антропогенную трансформацию ландшафтов. Целью нашей работы стало выявление особенностей поведения и физиологии, обуславливающих экологическую пластичность видов и их адаптивный потенциал, а основной задачей – сравнение поведенческих и физиологических показателей, отражающих способность животных адаптироваться к действию неблагоприятных факторов среды, у двух симпатричных видов мышевидных грызунов – полевой мыши (*Apodemus agrarius*) и красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) из местообитаний с разной степенью антропогенной трансформации.

Оба вида входят в число доминирующих по численности грызунов лесостепной зоны юга западной Сибири и встречаются в самых различных местообитаниях, как естественных, так и антропогенно-трансформированных (Равкин и др., 1995). Материал собирали в летний сезон 2017-2023 гг. Животных обоих видов отлавливали на территории Новосибирского Научного Центра (южная окраина г. Новосибирска), в Дендропарке, граничащим с большим окультуренным лесным массивом на северной окраине г. Новосибирска, в южной лесостепи (Карасукский район Новосибирской области) и горной тайге (Турочакский р-н республики Алтай, долина Телецкого Озера). Полевых мышей отлавливали, кроме того, в зоне малоэтажной застройки на восточной периферии Новосибирского Научного центра.

Для количественной оценки ответа животных на действие стрессоров физической природы рассматривали величину эндокринно-метаболической и терморегуляторной реакции на острое охлаждение (Поликарпов и др., 2016; Novikov et al., 2015). В качестве модели эмоциогенного стресса использовали стандартные поведенческие тесты – открытое поле, черно-белую камеру и парное ссаживание (Задубровский и др., 2021).

Дисперсионный анализ, проведенный с учетом влияния пола, репродуктивного статуса особи и месяца отлова, показал, что место отлова у красных полевок оказывает достоверное влияние на величины основного ($F_{3,276} = 5,3; p < 0,01$) и максимального ($F_{3,263} = 23,9; p < 0,001$) обмена, величину метаболического индекса ($F_{3,263} = 5,5; p < 0,01$), концентрации глюкокортикоидов в крови после стрессирующего воздействия ($F_{3,152} = 3,0; p < 0,05$), и глюкокортикоидного индекса ($F_{3,152} = 4,8; p < 0,01$). Минимальные величины основного, максимального обмена и метаболического индекса имели животные, отловленные на территории Дендропарка, максимальные – на территории Новосибирского Академгородка (рис. 1).

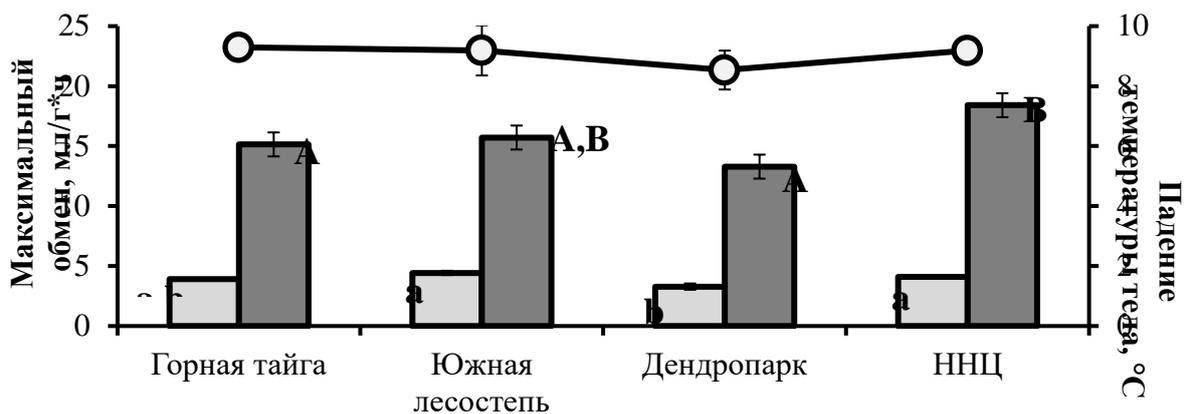


Рис. 1. Значения основного (светлые столбики), максимального (темные столбики) обмена и разности температуры тела до- и после острого охлаждения в гелиево-кислородной смеси (линия) у красных полевок из разных местообитаний. Здесь и далее значения каждого показателя, достоверно (Критерий Тьюки, $p < 0,05$) различающиеся между собой, помечены разными буквами

Разность температуры тела, измеренной до- и после острого охлаждения, у животных из разных популяций достоверно не различалась. Наиболее высокие концентрации кортикостерона после холодного стресса отмечены у зверьков, отловленных в лесопарковой зоне Академгородка, наиболее высокие значения глюкокортикоидного индекса – у отловленных в горной тайге. Животные из южной лесостепи и Дендропарка характеризовались относительно высоким фоновым уровнем кортикостерона в крови, который достоверно не изменялся после стрессового воздействия (рис. 2).

У полевых мышей место отлова оказывало достоверное влияние на величины основного ($F_{4,78} = 4,6; p < 0,01$) и максимального обмена ($F_{4,69} = 12,6; p < 0,001$). По остальным показателям достоверных межпопуляционных различий не обнаружено. Минимальные значения основного и максимального обмена имели мыши из зоны коттеджной застройки, максимальные – из окрестностей ННЦ (рис. 3).

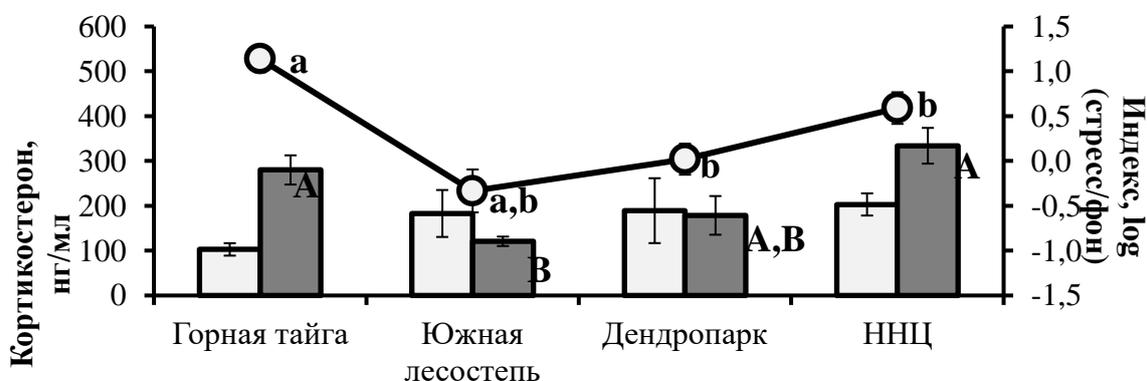


Рис. 2. Концентрации кортикостерона в плазме, измеренные до (светлые столбики), после (темные столбики) острого охлаждения в гелиево-кислородной смеси и глюкокортикоидный индекс (линия) у красных полевок из разных местообитаний

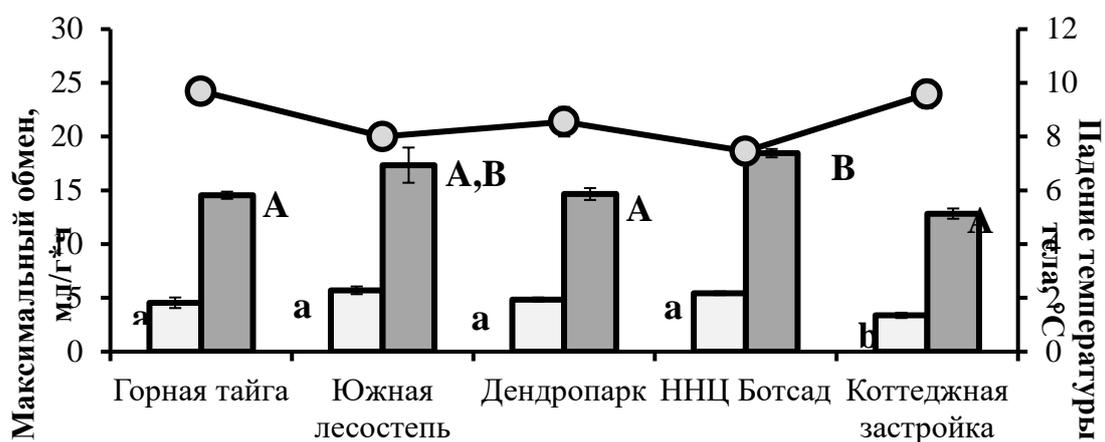


Рис. 3. Значения основного (светлые столбики), максимального (темные столбики) обмена и разности температуры тела до- и после острого охлаждения в гелиево-кислородной смеси (линия) у полевых мышей из разных местообитаний

Анализ изменчивости поведенческих характеристик, отражающих характер социальных взаимоотношений, двигательную активность и эмоциональность животных в тестах открытого поля и черно-белой камеры, с учетом пола, возраста и даты поимки животного показал, что у красной полевки место отлова не влияло на двигательную активность и социальное поведение животных, но оказывало достоверное ($F_{4,84} = 3,2; p < 0,05$) влияние на индекс эмоциональности в тесте открытого поля (рис. 4).

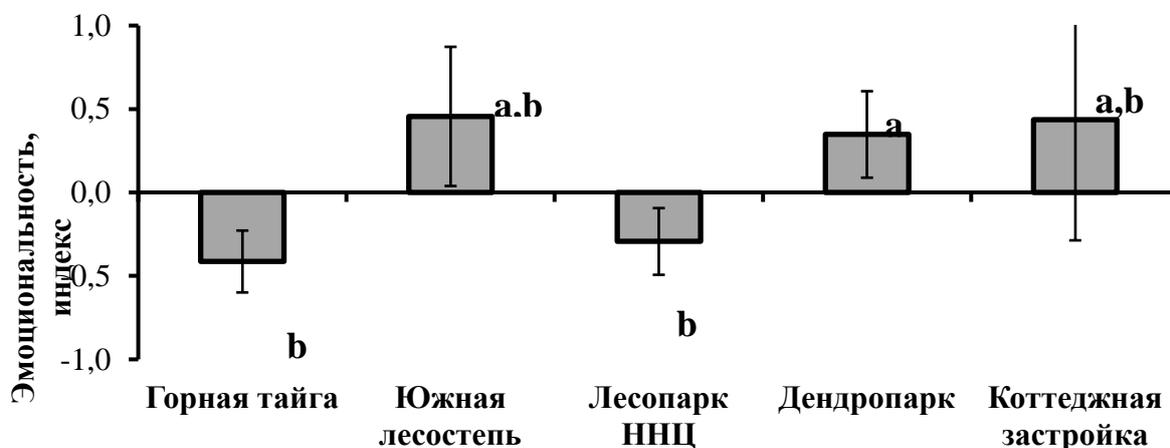


Рис. 4. Значения второй главной компоненты в пространстве поведенческих признаков, интерпретируемой как эмоциональность в тесте открытого поля у красных полевок из разных местообитаний

У полевой мыши достоверных межпопуляционных различий по показателям эмоциональности в тестах открытого поля и черно-белой камеры не обнаружено. В тестах попарного ссаживания место отлова оказывало достоверное влияние на двигательную активность ($F_{4,55} = 3,0; p < 0,05$), агрессивность ($F_{4,117} = 4,6; p < 0,01$) и аффилиативное поведение ($F_{4,117} = 3,0; p < 0,05$) животных, причем наиболее подвижными и наиболее агрессивными были мыши, отловленные в зоне коттеджной застройки. Самая низкая подвижность и

самое большое число affiliативных контактов отмечены у зверьков из дендропарка, самая низкая агрессивность – у мышей из лесостепи (рис. 5-6).

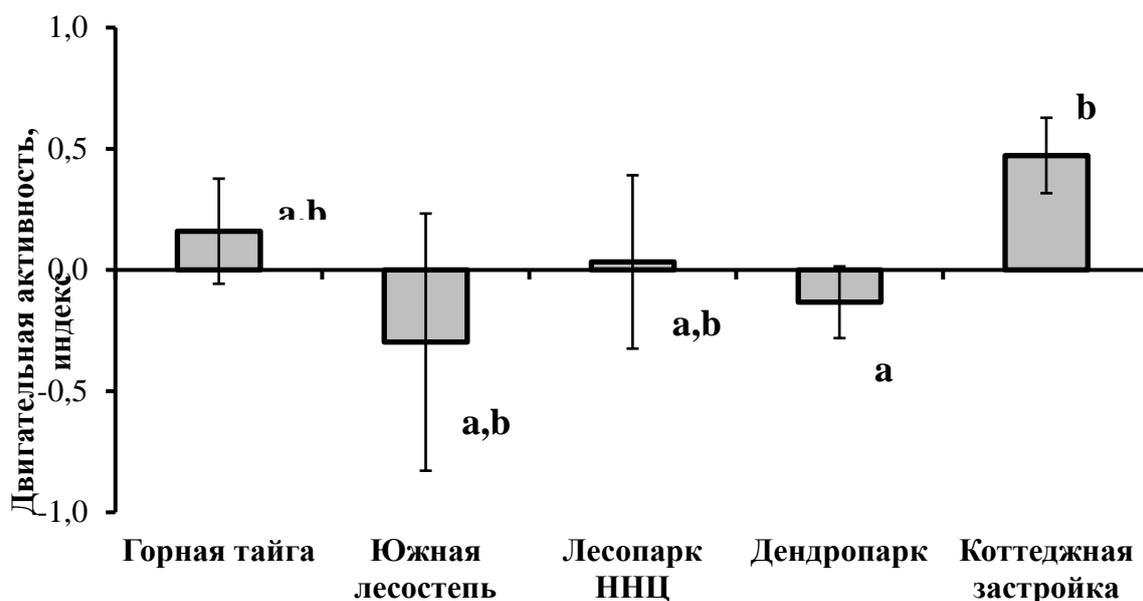


Рис. 5. Значения первой главной компонент в пространстве поведенческих признаков, интерпретируемой как двигательная активность, в тесте открытого поля у полевых мышей из разных местообитаний

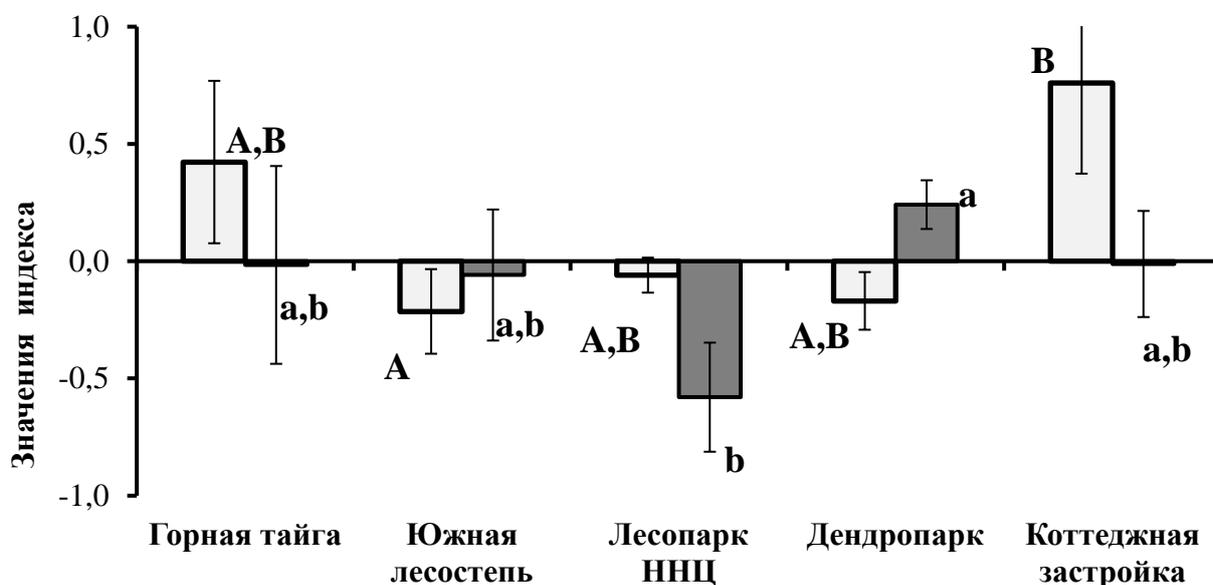


Рис. 6. Значения первой (светлые столбики) и второй (темные столбики) главной компонент в пространстве поведенческих признаков, интерпретируемых, соответственно, как агрессивные и affiliативные контакты, в тесте парного ссаживания на нейтральной территории у полевых мышей из разных местообитаний

Полученные данные показывают, что красные полевки из разных местообитаний существенно различались по своим эндокринно-метаболическим показателям, однако эти различия нельзя однозначно связать ни с численностью популяции, ни с уровнем антропогенной трансформации

территории. Более того, наиболее сильно различаются между собой две территориально сопряженные (северная и южная окраины Новосибирска) и биотопически сходные (обитающие в Приобском сосновом бору) популяции.

Эти различия касаются не только этолого-физиологических характеристик животных, но и относительной численности, которая в дендропарке была значительно выше, чем в лесопарке ННЦ.

Межпопуляционные различия по физиологическим показателям у полевой мыши, как у экологически пластичного вида, выражены в меньшей степени, чем у красной полевки. Но как красные полевки, так и полевые мыши из территориально близких местообитаний существенно различались между собой по интенсивности энергообмена.

Степень антропогенной трансформации местообитания не оказывала значимого влияния на поведенческие характеристики красных полевок. У полевой мыши наблюдались однонаправленные различия между популяциями по частотам поведенческих актов, отражающих двигательную активность и агрессивность животных. Наиболее высокие значения этих показателей были характерны для особей, отловленных в зоне коттеджной застройки.

Таким образом, у обоих рассмотренных нами видов грызунов особи из городских, пригородных и естественных местообитаний демонстрировали достоверные различия по различным количественным характеристикам поведенческой и эндокринно-метаболической реакции на стрессы. Однако у обоих видов зависимость между значениями показателей и степенью трансформации местообитания была не однозначной и не укладывалась в экологические градиенты «оптимум – пессимум». На примере грызунов, обитающих в дендропарке на окраине Новосибирска, мы увидели, что в городской черте могут поддерживаться локальные очаги высокой численности грызунов, существование которых обусловлено тем, что трансформация аборигенных экосистем происходит в «выгодном» для животных направлении, приводя к обогащению среды пищей и убежищами, созданию наиболее благоприятных климатических условий и т.д. Даже при отсутствии естественной подстилки подснежная температура на газонах городских парков зимой поддерживается на более высоком уровне, чем в естественных местообитаниях. Густой растительный покров при достаточно большой площади снижает уровень шумовых и других физических и химических загрязнений, а рекреационная активность прямо или косвенно обогащает среду лимитированными ресурсами – пищей и убежищами. В этих условиях наиболее эффективным направлением адаптации является снижение амплитуды поведенческих и физиологических реакций на стрессовые воздействия внешней среды, что позволяет животным успешно существовать в условиях достаточно высокой плотности.

Иная картина складывается в тех местообитаниях, где антропогенная трансформация связана с кардинальной перестройкой экосистем, особенно на начальных ее этапах. Так при малоэтажной застройке территории вырубка деревьев, прокладка дорог, строительный мусор, шум от транспорта и других

механизмов создают большинству животных невыносимые условия, что приводит к снижению видового богатства фауны. На следующих этапах трансформации стрессующими факторами становятся обработка почвы, изменение состава растительности, появление домашних животных и т.д. Виды, толерантные к подобным воздействиям, способны достигать на таких территориях высокой численности, «расплачиваясь» за это изменениями физиологии, поведения и социальной структуры популяций. Очевидно, именно лабильность поведения и основных физиологических систем, отвечающих за поддержание организменного гомеостаза, обуславливает способность животных существовать рядом с человеком.

Таким образом, урбанизация оказывает на мелких млекопитающих неоднозначное влияние, которое зависит как от экологической специализации вида, так и от характера трансформации ландшафта, определяющей доступность пищи и убежищ, а также – от временного масштаба нарушения естественных экосистем.

Автор благодарит П. А. Задубровского, Е. Ю. Кондратюк и И. А. Поликарпова за помощь в сборе и обработке материала. Работа выполнена в рамках Федеральной программы фундаментальных научных исследований на 2021-2025 гг. FWGS -2021-0003 при частичной финансовой поддержке РФФИ (гранты 16-04-00888; 19-04-00929).

ПРИМЕЧАНИЯ

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. 263–270.

Карманова Т. Н., Феоктистова Н. Ю., Фетисова Е. А., Мосалов, А. А., Суров, А. В. Экология города: ретроспектива и перспективы изучения // Журнал общей биологии. 2021. Т. 82. № 3. С. 163–174.

Клауснитцер Б. Экология городской фауны. М. : Мир, 1990. 246 с.

Поликарпов И. А., Кондратюк Е. Ю., Петровский Д. В., Новиков Е. А. Межпопуляционная изменчивость эндокринно-метаболической реакции на холодовой стресс у красной полевки (*Myodes rutilus*) // Журнал общей биологии. 2016. Т. 77. № 4. С. 284–292.

Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Ердаков Л. Н., Панов В. В., Буйдалина Ф. Р., Добротворский А. К., ... Тертицкий Г. М. Особенности распределения мелких млекопитающих Западно-Сибирской равнины // Сибирский экологический журнал. 1996. Т. 3. № 3-4. С. 307–317.

Johnson M. T., Munshi-South J. Evolution of life in urban environments // Science. 2017. № 358 (6363).

Novikov E., Kondratuk E., Petrovski D., Krivopalov A., Moshkin M. Effects of parasites and antigenic challenge on metabolic rates and thermoregulation in northern red-backed voles (*Myodes rutilus*) // Parasitology research. 2015. Vol. 114. № 12. P. 4479–4486.

*Ноговицына С. Н., Попов А. А.
Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
г. Якутск, Россия*

МУРАВЬИ В ГЕРПЕТОБИОНТНЫХ СООБЩЕСТВАХ АНТРОПОГЕННО-ТРАНСФОРМИРОВАННЫХ ЛАНДШАФТОВ ЮЖНОЙ ЯКУТИИ И СЕВЕРА АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ

Работа посвящена изучению влияния антропогенных факторов, в частности воздействия нефтеперекачивающих станций на почвенное население беспозвоночных животных на примере муравьев. Данные по герпетобию получены методом почвенных ловушек Барбера. Полученные данные указывают на сходство герпетобионтных артроподоценозов с таковыми естественных лесных комплексов.

Ключевые слова: антропогенный фактор, нефтеперекачивающая станция, герпетобионты, муравьи, доминанты.

*Nogovitsyna S. N., Popov A. A.
Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS
Yakutsk, Russia*

ANTS IN HERPETOBIONT COMMUNITIES IN ANTHROPOGENICALLY TRANSFORMED LANDSCAPES OF SOUTHERN YAKUTIA AND THE NORTH OF THE AMUR REGION

The work is devoted to studying the influence of anthropogenic factors, in particular the impact of oil pumping stations on the ground population of invertebrate animals using the example of ants. Data on herpetobium were obtained using the Barber soil trap method. The data obtained indicate the similarity of herpetobiont arthropodocenoses with those of natural forest complexes.

Key words: anthropogenic factor, oil pumping station, herpetobionts, ants, dominants.

В рамках изучения влияния антропогенных факторов на артроподоценозы, в 2023 году были проведены исследования герпетобионтных сообществ в зоне влияния нефтеперекачивающих станций в Южной Якутии, и, на прилегающей к ней территории Севера Амурской области.

Исследованиями были охвачены 34 биотопа в окрестностях восьми нефтеперекачивающих станций (НПС, ЦРС и ПСП), на которых устанавливались почвенные ловушки Барбера (Бызова и др., 1987). Всего отработано 1290 ловушко-суток, собрано 13671 экземпляров герпетобионтных беспозвоночных, в том числе 4976 экз. муравьев. Отловлены представители

Araneae, Collembola, Orthoptera, Homoptera, Thysanoptera, Heteroptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hymenoptera и Diptera, единично попадались Mollusca, Oligochaeta и Myriapoda.

Исследованные биотопы:

(А) – обозначены антропогенные станции, к данной категории относятся все антропогенно-трансформированные участки, зарастающие в различной степени растительностью (просеки ЛЭП и трубы; территории, прилегающие к дорогам и карьерам);

(К) – биотопы контроля, к этой категории отнесли все лесные и травянистые участки, не подвергнутые антропогенному воздействию.

Территория Южной Якутии: ЦРС «Олекминск»: ЛБ1-ЦРС (А) – заросли разнотравья с подростом ивы, березы и сосны на просеке линии электропередачи (ЛЭП) и нефтяной трубы (в 430 м от станции); ЛБ2-ЦРС (К) – смешанный лес березово-лиственнично-кустарничковый травянисто-мертвопокровно-моховый (1550 м); ЛБ3-ЦРС (А) – увлажненный осоковый кочкарник с порослью березы на старице (200 м); *НПС-14 «Олекминск»:* ЛБ1-14 (А) – зарастающая разнотравьем просека ЛЭП с подростом ивы, березы (670 м); ЛБ2-14 (А) – зарастающий разнотравьем с подростом ивы, березы и малины, участок вдоль нефтетрубы (360 м); ЛБ3-14 (К) – елово-березово-лиственничный лес с кедром, ольхой, шиповником осоково-хвощево-бруснично-моховый (1340 м); *НПС-16 «Куранах»:* ЛБ1-16 (А) – зарастающий злаками, иван-чаем с порослью березы и ивы, участок вдоль нефтетрубы (130 м); ЛБ2-16 (А) – зарастающая иван-чаем просека ЛЭП (500 м); ЛБ3-16 (К) – смешанный лиственнично-березовый травянисто-голубичный лес (1500 м); *НПС-17 «Алдан»:* ЛБ1-17 (А) – зарастающий разнотравьем с порослью ивы, сосны, тополя, участок вдоль нефтепроводной трубы (300 м); ЛБ2-17 (А) – каменистая просека ЛЭП, зарастающая ольхой, осинкой, ивой и разнотравьем (170 м); ЛБ3-17 (К) – сосновый лес березково-кустарничково-кедровостланиковый лишайниково-зеленомошный (1300 м); ЛБ4-17 (А) – разнотравье осоково-хвощево-моховое с ивой на берегу ручья (970 м); *НПС-18 «Нимныр»:* ЛБ1-18 (А) – ерник осоково-моховый у дороги, берег ручья (1130 м); ЛБ2-18 (К) – лиственничный лес кустарничково-кустарничковый с елью и кедровым стлаником (1500 м); ЛБ3-18 (А) – разнотравно-осоково-хвощево-моховая просека ЛЭП и нефтепроводной трубы с порослью ивы, кедрового стланика, лиственницы (400 м).

Территория севера Амурской области: НПС-20 «Тында»: ЛБ1-20 (А) – осоково-злаково-полынно-иван-чаевая каменистая ассоциация с порослью ольхи, ивы, березы, лиственницы, тополя на нефтепроводной трубе (200 м); ЛБ2-20 (А) – полынно-иван-чаево-мятликово-щербнистая просека ЛЭП, зарастающая березой, ольхой, лиственницей (511 м); ЛБ3-20 (А) – травянисто-ольховниковая каменистая ассоциация около вертолетной площадки (340 м); ЛБ4-20 (А) – лиственничный лес с березой багульниково-брусничный (470 м); ЛБ5-20 (К) – лиственничный лес кустарничковый зеленомошный (2000 м); ЛБ6-20 (К) – сабельниково-осоково-сфагновое сообщество на высохшем русле ручья

(1995 м); *НПС-21 «Сковородино»*: ЛБ1-21 (К) – кустарниково-разнотравно-осоковый кочкарник на мари (1760 м); ЛБ2-21 (А) – осоково-разнотравно-вейниково-иван-чаевая ассоциация по линии нефтепровода и ЛЭП (1230 м); ЛБ3-21 (К) – сосново-лиственничный лес с осиной рододендроновый травянисто-осоково-кустарничковый на подножье склона (1215 м); ЛБ4-21 (А) – разнотравная просека с порослью из ивы, березы, ольхи между ЛЭП и нефтепроводом (83 м); ЛБ5-21 (А) – смешанный сосново-лиственничный травянисто-кустарничковый лес около станции (172 м); ЛБ6-21 (А) – каменистая ассоциация с фрагментами разнотравья и порослью ольхи между забором НПС и водоотводной трубой (10 м); *ПСП «Джалинда»*: ЛБ1-ПСП (А) – хвощево-злаково-разнотравная ассоциация вдоль сточной трубы с подростом из ивы, сосны, лиственницы, осины (40 м); ЛБ2-ПСП (А) – злаково-разнотравная ассоциация с подростом из ели, лиственницы, березы около вертолетной площадки (30 м); ЛБ3-ПСП (А) – смешанный лес лиственнично-тополево-березовый осоково-разнотравно-брусничный (120 м); ЛБ4-ПСП (А) – ивово-тополево-березовая опушка у вертолетной площадки (100 м); ЛБ5-ПСП (К) – разнотравный луг (2270 м); ЛБ6-ПСП (К) – смешанный лес лиственнично-сосново-березовый разнотравный (2290 м).

Территория Якутии

Наши исследования на пяти выделах показали значительное преобладание муравьев из отряда перепончатокрылых (*Hymenoptera*) среди герпетобионтного населения, составляя при этом от 16,4 до 85,8% от общей суммы отловленных беспозвоночных (рис. 1).

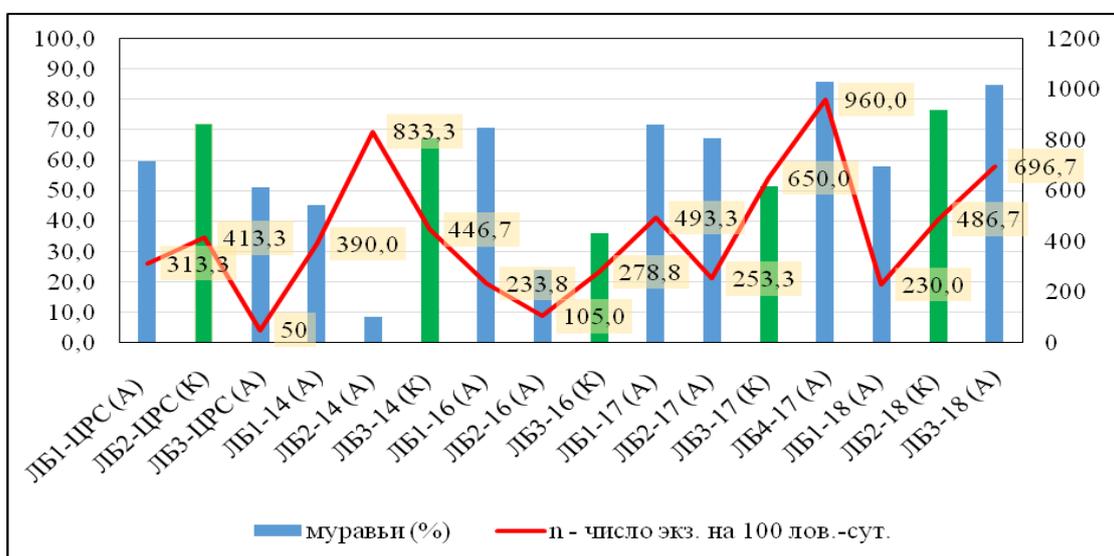


Рис. 1. Муравьи как основной компонент герпетобионтов исследованных участков на территории Южной Якутии (в % от суммы экз./100 лов.-сут. всех беспозвоночных)

Примечание: зеленым цветом выделены участки контроля.

Такие показатели сходны с таковыми естественных лесных комплексов Южной Якутии – отмечается сверхдоминирование муравьев (52,3-89%) среди почвенных беспозвоночных (Результаты экологических исследований...,

2010; Чевычелов и др., 2010). На примере муравьев видно, что их плотность не зависит от степени нарушенности и удаленности биотопов от станций.

Всего отловлено 12 видов муравьев, среди которых независимо от типа биотопа в основном преобладают 3 вида: *Formica fusca* L. – показатели доминирования варьируют от 15,7 до 78,9%; *Camponotus saxatilis* Ruzs. – от 19,0 до 70,5%; *Myrmica* sp. – от 17,5 до 40,0% (рис. 2).

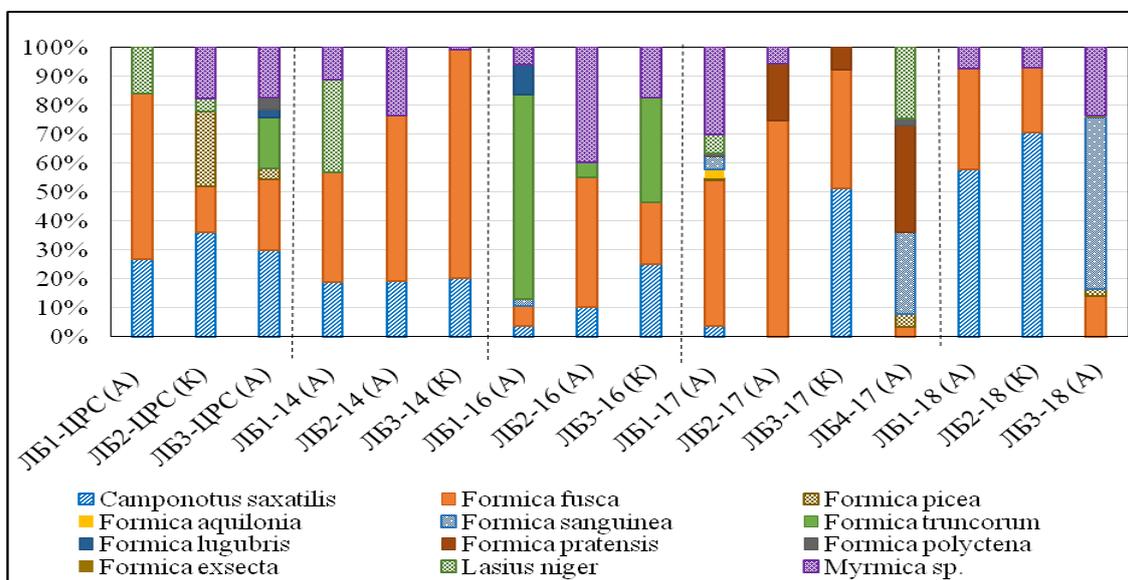


Рис. 2. Соотношение видов муравьев на исследованных участках на территории Южной Якутии (в % от общей численности муравьев)

На зарастающей злаками и иван-чаем участке (ЛБ1-16 (А)) и в смешанном лиственнично-березовом травянисто-голубичном лесу (ЛБ3-16 (К)) высокий процент участия среди муравьев проявляет *Formica truncorum* F. – 70,5 и 36,3%, соответственно. Четыре вида муравьев – *Formica aquilonia* Yar., *F. lugubris* Ztt., *F. polycтена* Först. и *F. exsecta* Nyl. встречались единично в небольших количествах.

Территория Амурской области

Исследования на всех трех выделах (НПС «Тында», «Сковородино» и ПСП «Джалинда») показали значительное преобладание муравьев из отряда перепончатокрылых (Hymenoptera) среди герпетобионтного населения, составляя при этом от 18,6 до 90,5% от общей суммы отловленных беспозвоночных (рис. 3). Только на одном участке из 18 обследованных, они составили лишь 2,9% от общей численности всех беспозвоночных, уступая по численности паукам и жукам (ЛБ6-20). На примере муравьев видно, что их плотность не зависит от степени нарушенности и удаленности биотопов от станций (рис. 3).

Всего отловлено 9 видов муравьев, среди которых независимо от типа биотопа в основном преобладают 2 вида: *Camponotus saxatilis* и *Myrmica* sp. (рис. 4). В контрольных лесных станциях – ЛБ5-20 (К), ЛБ6-20 (К), ЛБ3-21 (К) и ЛБ6-ПСП (К) доминируют *Myrmica* sp., *Camponotus saxatilis* и *Lasius niger* (L.). На контрольном кочкарнике на мари (ЛБ1-21 (К)) содоминируют два вида –

Formica picea Nyl. (51,3%) и *Formica manchu* Wheel. (43,1%). Выюкую долю участия в мирмекоценозе проявляет *Formica sanguinea* Latr. – на четырех станциях составляет от 16,8 до 64,6% от всех отловленных муравьев.

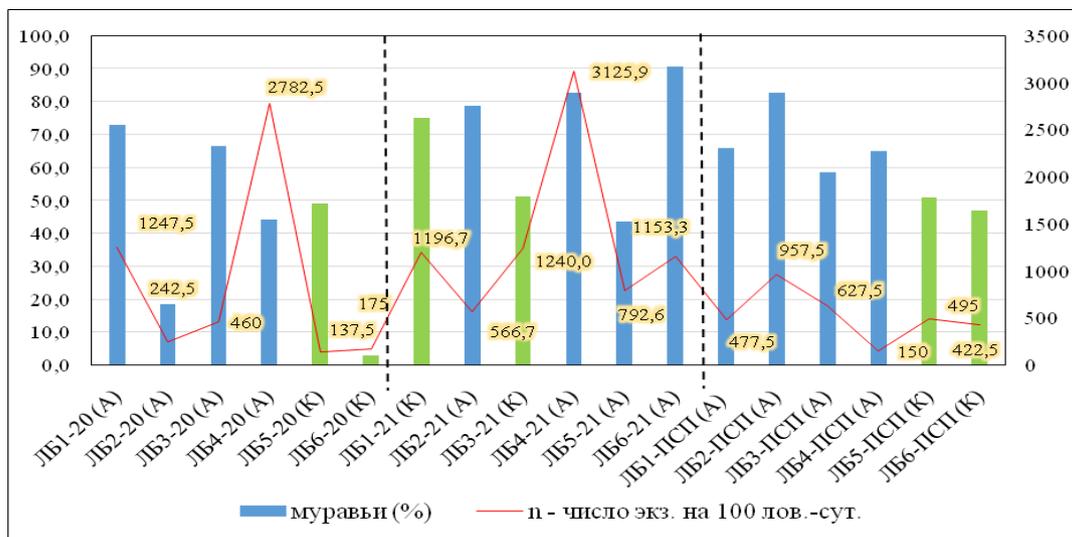


Рис. 3. Муравьи как основной компонент герпетобионтов исследованных участков на территории Амурской области (в % от суммы экз./100 лов.-сут. всех беспозвоночных)
Примечание: зеленым цветом выделены участки контроля.

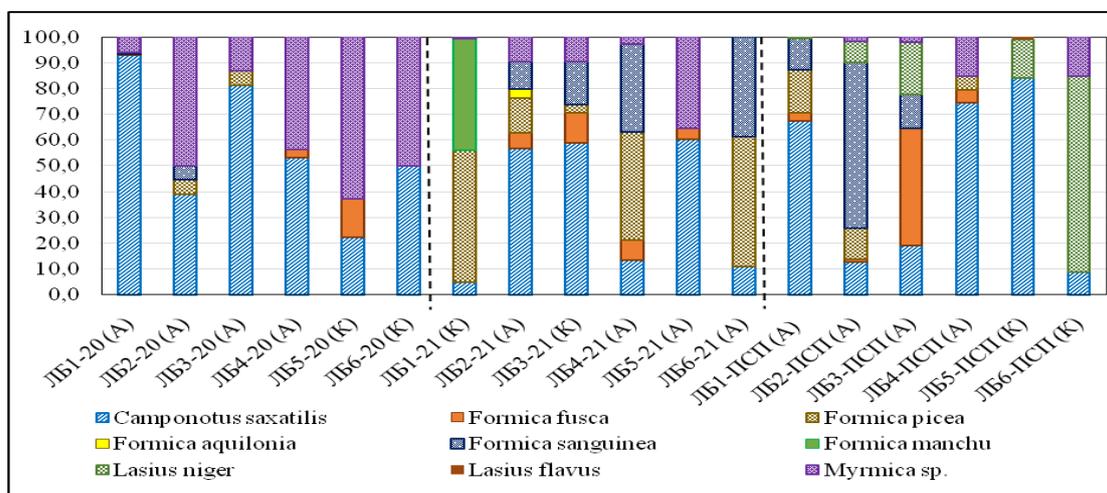


Рис. 4. Соотношение видов муравьев на исследованных участках на территории Амурской области (в % от общего числа муравьев)

При рассмотрении герпетоценозов в зависимости от удаленности от станции видно, что на некоторых ближних антропогенных участках численность выше, чем на удаленных контрольных площадках, что можно объяснить пионерным освоением открытого пространства, в основном активными хищными формами беспозвоночных мезофауны – муравьями, жуками-жужелицами и паукообразными (Захарова и др., 2010). Некоторые различия в показателях численности вытекают из разнотипности данных биотопов.

На примере сверхдоминирующей группы насекомых – муравьев, видно, что их плотность и видовой состав не зависит от степени нарушенности и

удаленности биотопов от станций, что указывает на сходство герпетобионтных артроподоценозов с таковыми естественных лесных комплексов Южной Якутии.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации 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» (тема № 0297-2021-0044, ЕГИСУ НИОКТР №121020500194-9).

ПРИМЕЧАНИЯ

Бызова О. В., Гиляров М. С., Дунгер В. и др. Количественный метод в почвенной зоологии. М.: Наука, 1987. 288 с.

Захарова В. И., Потапова Н. К., Карпов Н. С. и др. Влияние горнодобывающей промышленности на экосистемы Северо-Востока Якутии. Новосибирск: Наука, 2010. 208 с.

Результаты экологических исследований для разработки перечня мероприятий по охране окружающей среды для строительства и эксплуатации Канкунской гидроэлектростанции / Отчет о выполнении НИР ИБПК СО РАН / Отв. исполнитель Десяткин Р.В. Якутск, 2010.

Чевычелов А. П., Кузнецова Л. В., Исаев Ал. П. и др. Биоразнообразие ландшафтов Токинской котловины и хребта Токинский Становик. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2010. 284 с.

УДК 57.04

Орлова В. Н.¹, Антосюк О. Н.¹, Костенко В. В.², Болотник Е. В.³

¹Уральский федеральный университет имени первого Президента России

Б. Н. Ельцина

Екатеринбург, Россия

²Казанский федеральный университет

Казань, Россия

³Ботанический сад УрО РАН

Екатеринбург, Россия

ИЗМЕНЕНИЕ ЧАСТОТЫ ЭМБРИОНАЛЬНОЙ ЛЕТАЛЬНОСТИ И ЭКСПРЕССИИ ГЕНА МОРФОГЕНЕЗА *SPAGHETTI SQUASH (SQH)* ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ ЭКСТРАКТА *BETONICA OFFICINALIS* L. НА *DROSOPHILA MELANOGASTER*

Тестирование биологически активных свойств лекарственных растений является важной частью биомедицинских исследований в области

фармакогнозии. В работе определяли влияние этанольного экстракта *Betonica officinalis* L. на показатели эмбрионального развития потомства F₁ *Drosophila melanogaster*, интенсивность повреждения ДНК в яичниках, а также изменение экспрессии гена *spaghetti squash*. Обнаружили снижение экспрессии и увеличение однонитевых повреждений ДНК в овариолах яичников. Определили, что данные изменения влияют на увеличение гибели потомства в период эмбриогенеза F₁.

Ключевые слова: дрозофила, экстракт, летальность, морфогенез, яичники, ДНК-кометы, экспрессия, эмбриогенез.

Orlova V. N.¹, Antosyuk O. N.¹, Kostenko V. V.², Bolotnik E. V.³

¹*Ural Federal University named after the first President of Russia
B. N. Yeltsin*

Ekaterinburg, Russia

²*Kazan Federal University*

Kazan, Russia

³*Botanical Garden UB RAS*

Ekaterinburg, Russia

CHANGES IN THE FREQUENCY OF EMBRYONIC MORTALITY AND EXPRESSION OF THE MORPHOGENESIS GENE *SPAGHETTI SQUASH* (*SQH*) BY *BETONICA OFFICINALIS* L. EXTRACT ON *DROSOPHILA MELANOGASTER*

Testing of biologically active properties of medicinal plants is an important part of biomedical research in the field of pharmacognosy. The effect of *Betonica officinalis* L. ethanol extract was determined in the work. the indicators of embryonic mortality of F₁ *Drosophila melanogaster* offspring, the intensity of DNA damage in the ovaries, as well as a change in the expression of the *spaghetti squash* gene. Decreased expression and intensification of DNA damage in ovarian ovarioles were found. It was determined that similar changes affect an increase in embryonic mortality of F₁ *Drosophila melanogaster* offspring.

Key words: drosophila, extract, lethality, morphogenesis, ovaries, DNA comet assay, expression, embryogenesis.

Betonica officinalis L. малоизученный в отношении биологически активных свойств представитель семейства Lamiaceae. Согласно компонентному составу эфирного масла *B. officinalis* в фазе массового цветения в подзоне тайги европейского Северо-Востока одними из наиболее представленных являются гермакрен D (массовая доля 14,35%), бета-кариофиллен (45,5%), альфа-пинен (7,49%) (Новаковская и др., 2010). Сравнительный анализ представителей семейства Lamiaceae Ботанического сада г. Новосибирск обозначил лидерство *B. officinalis* по катехинам (15,6 мг·г⁻¹) (Карпова et al., 2020). Зарегистрирована активность водного экстракта *B. officinalis* в отношении *Candida albicans*, но она

является избирательной, т.к. бактерицидного и фунгицидного лизиса не наблюдается к следующим патогенам: *Staphylococcus aureus*, *Salmonella typhimurium*, *Echerichia coli* и пр. (Лобанова и др., 2017).

Целью данного исследования является определение воздействия этанольного экстракта *B. officinalis* на эмбриональную летальность и изменение экспрессии гена *spaghetti squash (sqh)* на *Drosophila melanogaster*.

В работе использовали следующие линии *D. melanogaster*: Oregon-R (изогенная лабораторная линия дикого типа), *Gal4-daughterless (Gal-Da)*, EYFP – Mito – *spaghetti squash (sqh)*.

Траву *B. officinalis* собирали в Мечетлинском районе Республики Башкортостан вблизи деревни Кургатово, 1,2 км к северу, гора «Гнездо Беркута» (56°09'22.0"N 58°32'19,6"E), высушивали, измельчали. Этанольный экстракт готовили в соотношении 1:10 сухого ЛРС и экстрагента (70% этанол).

Эмбриональную летальность определяли у потомства особей, выращенных на питательной среде с внесением 2% (40 мг/мл) и 5% (100 мг/мл) экстракта или экстрагента относительно общего объема среды. Для оценки изменения экспрессии мух экспериментальных групп наркотизировали и фотографировали с помощью камеры и микроскопа Leica DM500В. Фотографии анализировали в программе Image J. Оценку повреждения ДНК в яичниках дрозофилы производили, предварительно проведя диссекцию яичников, затем следуя протоколу для щелочной модификации метода ДНК-комет (4). Статистический анализ осуществляли в программе Statistica 13.0, применяя дисперсионный анализ и критерий Краскела-Уоллиса.

В ходе работы определили, что добавление экстракта в питательную среду в тестируемых концентрациях приводит к увеличению летальности потомства F_1 на эмбриональной стадии в первые 6 часов развития. Среднее значение ранней эмбриональной летальности в контрольной группе составило 5,35%, тогда как в группе, выращенной на питательной среде с внесением 2% экстракта *B. officinalis* зафиксировали статистически значимый более высокий показатель – 17,51%, как и в группе, выращенной на среде с внесением 5% экстракта – 17,01%.

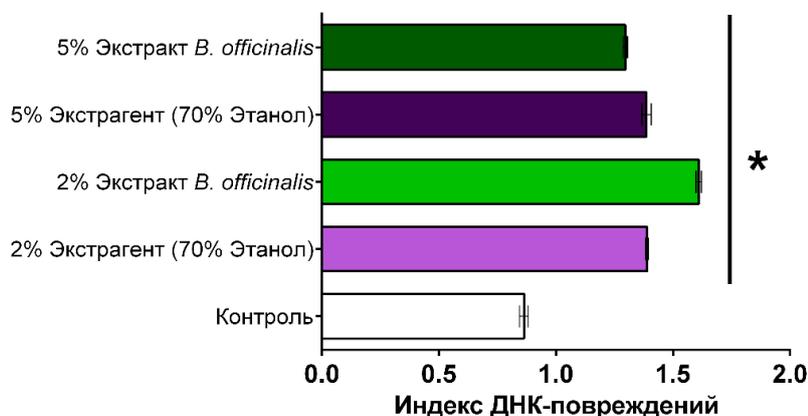


Рис. 1. Индекс ДНК-повреждений в разных экспериментальных группах *Drosophila melanogaster* (* – при $p \leq 0,05$)

При этом максимальный показатель летальности превысил 40% по сравнению с контрольным значением – 16,97%. Высокие значения показателя эмбриональной летальности могут быть связаны с интенсификацией повреждения ДНК в овариолах яичников самок, выращиваемых на питательной среде с внесением экстракта *B. officinalis*, в связи с чем провели оценку повреждения ДНК и встречаемости разных типов повреждения в яичниках самок экспериментальных групп. Обнаружили, что индекс ДНК-комет (ИДК) во всех экспериментальных группах, как с внесением экстракта, так и экстрагента (70% этанол) увеличивается (рис. 1).

Распределение типов повреждения ДНК изменяется во всех экспериментальных группах: появляются повреждения 4 типа, уменьшается количество неповрежденной ДНК (рис. 2).

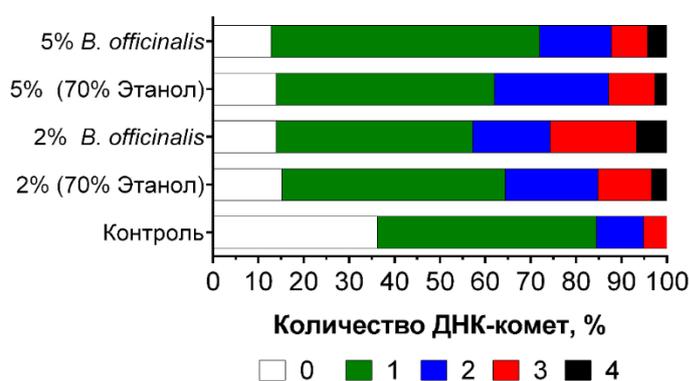


Рис. 2. Распределение типов ДНК-повреждений в разных экспериментальных группах *Drosophila melanogaster*

При оценке изменения экспрессии гена *sqh* у имаго обнаружили, что как самки, так и самцы характеризуются гипоэкспрессией, если культивировались на среде с внесением экстракта (рис. 3).

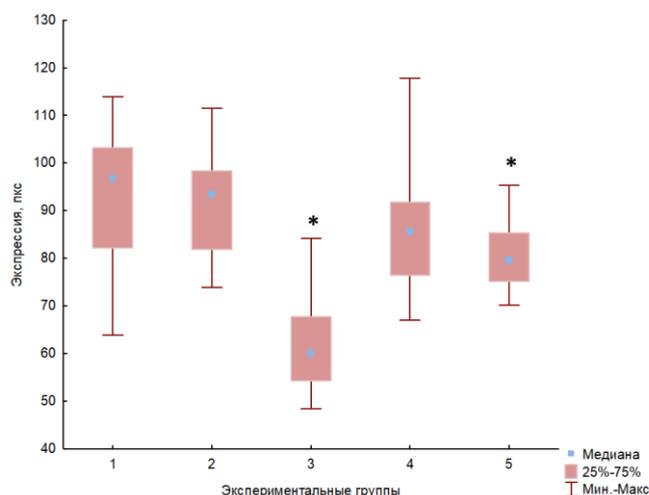


Рис. 3. Изменение экспрессии гена *spaghetti squash (sqh)* у гетерозиготных гибридных самок *Drosophila melanogaster* (1 – контроль, 2 – 2% экстрагент, 3 – 2% экстракт, 4 – 5% экстрагент, 5 – 5% экстракт), (* – при $p \leq 0,05$).

Ген *sqh* принимает активное участие в морфогенезе и пролиферации, особенно на эмбриональной стадии развития, в связи с чем его низкая активность и может в том числе приводить к увеличению эмбриональной летальности.

Таким образом, экстракт *B. officinalis* обладает супрессивным действием на ген *spaghetti squash* у имаго, генетической активностью, повреждая ДНК в яйчниках, что в свою очередь проявляется в увеличении эмбриональной летальности на ранних этапах развития у потомства F₁.

ПРИМЕЧАНИЯ

Лобанова И. Е., Андреева И. С., Высочина Г. И., Соловьянова Н. А. Скрининг дикорастущих и культивируемых растений Новосибирской области на наличие антибиотической активности // Растительный мир Азиатской России. 2017. № 2 (26). С. 85–91.

Новаковская Т. В., Пунегов В. В. Биоморфология и компонентный состав экстрактивных веществ *Betonica officinalis* L. в условиях интродукции (подзона средней тайги) // Аграрный вестник Урала. 2010. № 11-1 (77). С. 27–29.

Karpova E. A., Kukushkina T. A., Shaldaeva T. M., Pshenichkina Yu. A. Biological active compounds and antioxidant activity of plants from the collection of Central Siberian Botanical Garden. II. Lamiaceae // BIO web Conferences: International Conferences «Plant Diversity: Status, Trends, Conservation Concept», 2020. 24. 00033.

Magombe N., Kostenko V. V., Antosyuk O. N., Bolotnik E. V. Testing the antigenotoxicity and anticytotoxicity properties of *Prunella Grandiflora* L. extract using the example of *Drosophila Melanogaster* // Chimica Techno Acta. 2022. 9(2S): 202292S14.

УДК 574.3:599.426(470.5)

Первушина Е. М.

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

ПОНИМАНИЕ ПОПУЛЯЦИИ У РУКОКРЫЛЫХ (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE)

В работе обсуждаются теоретические вопросы границ и структуры популяций оседлых видов рукокрылых Урала. Рассмотрены конкретные данные о сезонных различиях в группировках северного кожанка на Среднем Урале (Свердловская обл.). Предложена гипотетическая структура оседлой популяции этого вида.

Ключевые слова: Урал, северный кожанок, границы популяции, структура популяции, оседлые виды.

UNDERSTANDING THE POPULATION OF BATS

Theoretical issues of the population structure of nonmigratory bats in the Urals are discussed. Specific data on seasonal variations in groups *Eptesicus nilssonii* in the Middle Urals (Sverdlovsk region) are considered. A hypothetical structure of the population of this species is suggested.

Key words: Ural, *Eptesicus nilssonii*, structure of population, population boundaries, nonmigratory bats

Рукокрылые являются относительно мобильными животными, которые на протяжении разных сезонов года могут перемещаться на значительные расстояния (от нескольких десятков до тысячи км). Для видов, обитающих в умеренном климате, обычно возникает разобщение постоянных мест зимовки, где у животных чаще происходит спаривание, и мест выведения потомства в теплое время года, когда рукокрылые питаются и формируют выводковые колонии. Благодаря способности к хомингу, эти места большинство особей использует постоянно из года в год (Кузякин, 1950; Курсков, 1978). Тем самым в умеренных широтах репродуктивный ареал и трофический ареал популяций рукокрылых имеют определенные границы, но обычно не совпадают и могут располагаться в разных ландшафтах на большом расстоянии друг от друга. В этом случае определить границы конкретной популяции достаточно сложно.

В рамках данного сообщения обсуждаются критерии популяции применительно к оседлым рукокрылым, обитающим на Урале. Главным образом рассматриваются теоретические аспекты понятия и структуры популяции. Уточню, что из многочисленных определений для обсуждения было выбрано классическое понятие, предложенное в монографии Н. В. Тимофеева-Ресовского, А. В. Яблокова и Н. В. Глотова (1973): «Под популяцией понимается совокупность особей определенного вида, в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенное пространство, внутри которого практически осуществляется та или иная степень панмиксии и нет заметных изоляционных барьеров, которая отделена от соседних таких же совокупностей особей данного вида той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции».

Особенностью обитания летучих мышей на Урале является большое количество естественных зимних убежищ в многочисленных пещерах (Большаков и др., 2005). Наличие укрытий может привлекать сюда животных с западных и восточных равнинных территорий, где пещеры малочисленны или отсутствуют. Популяции некоторых видов (прудовая *Myotis dasycneme*, водяная *M. daubentonii* и усатая *M. mystacinus* ночницы, ночницы Брандта *M. brandtii* и Наттерера *M. nattereri*, северный кожанок *Eptesicus nilssonii* и бурый ушан

Plecotus auritus) являются оседлыми т.е. они встречаются зимой в пещерах, а на период активности в теплое время года расселяются по территории Урала. Предполагается, что спаривание и связанный с этим обмен генетической информацией у большинства из них происходит в местах зимовки в период с осени до весны. По данным В. П. Снитко (2007) на зимовке встречаются животные обоих полов примерно в равном соотношении. А в период активности часть из них, главным образом половозрелые самки покидают районы зимовки и разлетаются на значительное расстояние в места с обильной кормовой базой, формируя выводковые колонии для рождения детенышей. В дальнейшем именно молодые животные, чаще самцы могут осваивать новые территории. А в районе зимовки летом остается большая часть взрослых самцов (Снитко, 2007). В период активности по соотношению полов в отдельных группировках, примерно, можно установить границы зоны зимовки (репродуктивный ареал) и зоны выведения потомства (трофический ареал). Чем дальше от мест зимовки, тем меньше взрослых самцов встречается в группировках. Можно предположить, что Уральские горы и их предгорья являются относительными границами территории обитания оседлых популяций перечисленных видов. Благодаря концентрации животных на зимовке в уральских пещерах, возникает некоторая степень их постоянной изоляции от других группировок вида. Вполне возможно, что некоторая часть зимующих на Урале животных летом откочевывает дальше на территорию Западно-Сибирской и Восточно-Европейской равнин. К тому же, вероятно, определенным барьером для особей из разных популяций могут быть температурные и зонально-ландшафтные различия в пределах Южного, Среднего и Северного Урала.

На примере конкретных данных рассмотрим гипотетическую структуру оседлой популяции северного кожанка на Среднем Урале. Как и у большинства рукокрылых для этого обычного бореального вида характерен преимущественно групповой или мозаичный тип распределения особей (Стрелков, 1958; Большаков и др., 2005; Снитко, Снитко, 2015; 2017; Наумкин, Сивкова, 2019; Первушина, Большаков, 2023 и др.). Биологически это связано с выраженной социальной структурой рукокрылых, действующей на основе активного сближения особей (Шилов, 2003; Первушина и др., 2012).

В теплое время года в период активности на Среднем Урале (Свердловская обл.) северный кожанок формирует небольшие выводковые колонии до 5-10 особей, в составе которых отмечаются участвующие в размножении самки с детенышами, яловые самки и в некоторых случаях самцы. Встречаются и одиночные животные. Соотношение полов среди взрослых на северо-востоке области близко 1:1, на юго-востоке значимо преобладают самки 1:1,8, у вида чаще рождается по одному детенышу. Во второй половине августа на юго-востоке в местах летнего обитания формируются гонные колонии самцов и самок. Это позволяет предполагать, что данная территория входит в репродуктивный ареал среднеуральской популяции вида, причем ближайшие пещеры расположены на расстоянии в 105 км на р. Серга (Первушина, Большаков, 2023). В сравнении, на Южном Урале выводковые колонии этого

вида имеют относительно большую численность (от 30 до 100 особей), присутствие самцов в них не отмечено, роды проходят в более ранние сроки и чаще рождаются двойни, спаривание возможно в местах зимовок (Снитко, Снитко, 2015). Эти различия косвенно свидетельствуют о возможном существовании отдельно южноуральской и среднеуральской популяций вида.

Что касается районов зимовки, то северный кожанок успешно зимует на всей территории Урала, но нигде не образует крупных скоплений – в многочисленных пещерах и других укрытиях на Северном, Среднем и Южном Урале встречаются лишь отдельные особи, редко небольшие группы до 40-47 экз. (Стрелков, 1958; Большаков и др., 2005; Снитко, Снитко, 2015; 2017; Наумкин, Сивкова, 2019; Первушина, Большаков, 2023). Известно, что в зимовочных укрытиях встречаются самцы и самки (Стрелков, 1958; Снитко, Снитко, 2015; 2017), но из-за сильного рассредоточения особей по многочисленным пещерам в целом для вида на зимовке уменьшается вероятность обмена генетической информацией. Вероятность встречи животных разного пола возрастает при условии концентрации пещер в одном месте. В этом случае летучие мыши из разных группировок взаимодействуют в период осенних, весенних миграций и перекочевок во время оттепелей. Например, на территории Среднего Урала (Свердловская обл.) такая концентрация пещер известна в районе р. Серга (Нижнесергинский р-н), плотность пещер и гротов составляет около 0,2 на км², а численность особей по данным учетов 1997-1999 гг. для всех пещер около 200 особей (Большаков и др., 2005). Этот пещерный комплекс вполне может попадать в репродуктивный ареал среднеуральской популяции вида. Следует отметить, что ситуация с распределением животных в Пермском крае изучена слабо.

Для сравнения, примером отдельной популяции северного кожанка могут быть группировки вида, обитающие на юге Среднего и Нижнего Поволжья, где отсутствуют в массе естественные укрытия рукокрылых в пещерах. Ввиду отсутствия пещер животные слетаются на зимовку с относительно большой территории, концентрируясь в укрытиях комплекса искусственных подземелий Самарской Луки (окрестности с. Ширяево, Ставропольский р-н Самарской обл.). Они формируют массовые скопления до несколько сотен особей в одном подземелье, проявляя также одиночный характер размещения внутри микроукрытий (Смирнов и др., 2007; 2020). Согласно генетическим исследованиям, в местах зимовки данной популяции отмечено высокое генетическое разнообразие особей, но в отдельных зимовочных подземельях кроме генетически разнородных объединений выявлены близкородственные группировки вида (Смирнов и др., 2020). Вероятно, данный комплекс подземелий на Самарской Луке входит в репродуктивный ареал популяции, именно здесь осуществляется та или иная степень панмиксии особей. В этом случае обмен генетическим материалом между особями может происходить как на зимовке в отдельном подземелье, так и при перемещении из летних местообитаний к местам зимовок или во время перекочевок из одного укрытия в другое.

Таким образом, гипотетически ядром популяций изучаемого вида, может быть место размещения постоянного зимовочного укрытия животных или комплекс укрытий, расположенных на небольшом расстоянии друг от друга (1-2 км), именно здесь ежегодно происходит спаривание животных, а, следовательно, эта территория является частью репродуктивного ареала популяции. Репродуктивный ареал может иметь разную форму и объединять постоянные зимовочные укрытия, расположенные друг от друга на значительном расстоянии (более 10 км), и тогда разрываться на несколько частей. В случае большого рассредоточения зимовочных укрытий взаимодействие животных разного пола может происходить в местах летнего обитания, в этом случае трофический ареал популяции пересекается с репродуктивным. Возможно, что у других оседлых видов структура популяций имеет свои особенности, например, у ночниц, которые формируют относительно крупные зимовочные колонии.

Работа выполнена в рамках Государственного задания ИЭРиЖ УрО РАН, № 122021000085-1.

ПРИМЕЧАНИЯ

Большаков В. Н., Орлов О. Л., Снитько В. П., Летучие мыши Урала. Екатеринбург: Академкнига, 2005. 176 с.

Кузякин А. П. Летучие мыши. М.: Советская наука, 1950. 443 с.

Курсков А. Н. Рукокрылые охотники. М.: Лесная промышленность, 1978. 136 с.

Наумкин Д. В., Сивкова Т. Н. Новые данные о летучих мышах (Chiroptera: Vespertilionidae) Уральского региона // Известия Самарского научного центра РАН. 2019. Т. 21. № 2 (2). С. 210–214.

*Первушина Е. М., Большаков В. Н. Особенности биологии северного кожанка (*Eptesicus nilssonii*, Chiroptera, Vespertilionidae) на Среднем Урале (Свердловская область) // Зоологически журнал. 2023. Т. 102. №4. С. 466–474.*

*Первушина Е. М., Первушин А. А., Бердюгин К. И. Социальное поведение водяных ночниц (*Myotis daubentonii*, Chiroptera) в вольере // Зоологический журнал. 2012. Т. 91. № 5. С. 592–604.*

Смирнов Д. Г., Вехник В. П., Курмаева Н. М., Шепелев А. А., Ильин В. Ю. Видовая структура и динамика сообществ рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae), зимующих в искусственных подземельях Самарской Луки // Известия РАН. Серия биологическая. 2007. № 5. С. 608–618.

*Смирнов Д. Г., Баишев Ф. З., Безруков В. А., Вехник В. П., Курмаева Н. М. Пространственно-генетическая структура населения *Eptesicus nilssonii* (Chiroptera, Vespertilionidae) на южной границе ареала в пределах Европейской части России // Известия РАН. Серия биологическая. 2020. № 4. С. 434–448.*

Снитько В. П. Сезонная пространственная дифференциация половых групп в популяциях оседлых видов рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) Южного Урала // Экология. 2007. №5. С. 262–368.

Снитъко В. П., Снитъко Л. В. К экологии северного кожанка (*Eptesicus nilssonii*, Chiroptera, Vespertilionidae) на Южном Урале (Ильменский заповедник, Челябинская область) // Зоологический журнал. 2015. Т. 94. № 11. С. 1330–1337.

Снитъко В. П., Снитъко Л. В. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) Южного Урала (Челябинская область) // Зоологический журнал. 2017. Т. 96. № 3. С. 320–349.

Стрелков П. П. Материалы по зимовкам летучих мышей в Европейской части СССР // Труды ЗИН. АН СССР. 1958. Т. 25: Морфология и биология позвоночных животных. С. 255-303.

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

Шилов И. А. Экология. М.: Высшая школа, 2003. 512 с.

УДК 591.555/556:595.713:634.0.43(571.56-191.2)(043.2)

Пестрякова С. М., Попов А. А., Зыков Е. Н.
Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
г. Якутск, Россия

**СООБЩЕСТВО НОГОХВОСТОК (COLLEMBOLA)
ПОСТПИРОГЕННЫХ ЛЕСНЫХ УЧАСТКОВ ЛЕНО-ВИЛЮЙСКОГО
МЕЖДУРЕЧЬЯ (ЦЕНТРАЛЬНАЯ ЯКУТИЯ)**

В данной работе отражены исследования сообществ ногохвосток (Collembola) постпирогенных лесных участков Лено-Вилюйского междуречья (Центральная Якутия).

Ключевые слова: Центральная Якутия, постпирогенные леса, сообщества коллембол, Collembola.

Pestryakova S. M., Popov A. A., Zikov E. N.
Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS
Yakutsk, Russia

**THE COMMUNITY OF COLLEMBOLA OF POST-PYROGENIC FOREST
AREAS OF THE LENA-VILYUI INTERFLUVE (CENTRAL YAKUTIA)**

This paper reflects the study of the communities of Collembola of post-pyrogenic forest areas of the Lena-Vilyui interfluve (Central Yakutia).

Key words: Central Yakutia, postpyrogenic forests, collembola communities, Collembola.

Введение

Ногохвостки – мелкие беспозвоночные, обитающие практически в любом типе почвы по всему миру (Hopkin, 1997). Они составляют значительную часть биоразнообразия почвенных микроартропод и вносят свой вклад в процессы разложения и минерализации почвы. Кроме того, они чутко реагируют на любые изменения окружающей среды и могут служить индикатором антропогенных воздействий на природные сообщества (Кузнецова, 2005). Учитывая, что лесные пожары являются одним из наиболее важных нарушений в бореальных лесах, они остаются неизученными с точки зрения восстановления почвенной фауны (Gongalsky, 2017). Согласно исследованиям якутских лесоведов, леса в Центральной Якутии горят с периодичностью 15-17 лет (Gabysheva, Isaev, 2015). Процессы восстановления артроподоценозов после воздействия огня не всегда ясны.

Целью данной работы является дать характеристику фауны коллембол постпирогенных участков окрестности села Асыма Горного улуса Центральной Якутии.

Материал и методы

Почвенные пробы были собраны с 2022-2023 гг. в окрестности села Асыма Горного улуса. На этом участке в 2021 г. произошел один из крупнейших по федеральным масштабам лесных пожаров, где по отчетам Лесного фонда сгорело около 36% территории от общей площади Горного района.

Мониторинговый участок 1. На перекрестке просеки и заброшенной дороги к озеру 62°24'1.2" N, 126°47'35.2" E. Лиственничная гарь со средним количеством валежа и выгоревшей подстилкой. Микрорельеф нарушен, много вывалов, небольшое количество проплешин. Древестой из *Larix cajanderi* имеет невысокую сомкнутость – от 25 до 30%, средняя высота 7 м. Подлесок представлен *Betula platyphylla* высотой 80-90 см с примесью *Salix bebbiana* высотой 80-100 см. Сомкнутость подлеска 10%.

Лишайниково-моховый покров с покрытием 60%, из них *Marchantia polymorpha* – 40%, *Ceratodon purpureus* – 15%, *Cladonia stellaris* – 5%.

Мониторинговый участок 2. В 50 м от проселочной дороги, 62°23'56.0" N, 126°48'18.4" E. Лиственничник багульниково-брусничный с участием березы (контрольный). Микрорельеф волнистый, неровный. Древестой из *Larix cajanderi* (сомкнутость крон 0,6), средняя высота 10-12 м. Подлесок *Salix bebbiana* единично высота 35 см. *Betula platyphylla* 0,2 высота 3-5 м. В подросте единично отмечена *Pinus sylvestris*, высота до 70 см.

Лишайниково-моховый покров с покрытием 80%, из них *Dicranum undulatum* – 50%, *Cladonia stellaris* – 15%, *Polytrichum commune* – 10%, *Cetraria laevigata* – 5%.

Мониторинговый участок 3. В 300 м на восток от проселочной дороги, 62°25'53.4" N, 126°54'1.9" E. Гарь на месте сосняка, некоторые сосны опаленные, но живые. Микрорельеф ровный, но много вывалов и проплешин, песок в проплешинах имеет темно-охристый оттенок. Состав соснового

древостоя чистый, 10 С (*Pinus sylvestris*). Сомкнутость крон 0,3. Средняя высота 7-10 м.

Мониторинговый участок 4. В 50 м на восток от проселочной дороги, 62°24'2.1" N, 126°52'6.0" E. Сосняк бруснично-толокнянково-лишайниковый. Микрорельеф ровный. Древостой из *Pinus sylvestris* чистый, состав 10 С. Сомкнутость крон 0,6. Средняя высота 10-15 м.

Мохово-лишайниковый покров с покрытием 50% из них 40% из *Cladonia arbuscula*, *Cladonia cornuta*, 10% из *Polytrichum commune*.

Для сбора ногохвосток использовали метод выгонки ногохвосток из почвенных образцов с помощью эклектора Туллгрена (Бызова и др., 1987). Для сбора почвенных образцов использовали стандартный металлический цилиндр диаметром 5 см, высотой 5 см. Почвенные образцы помещали в бумажный пакет, этикетировали и доставляли в лабораторию, где их устанавливали в эклектор. Разовый учет включал 5 проб, взятых с 8-12 участков. Всего обработано 240 почвенных образцов, в первый год – 887, на второй год – 1673 экз. коллембол.

Статистическая обработка материалов и визуализация полученных результатов осуществлялась с помощью программы PAST 3.12 (Hammer et al., 2006). Разнообразие сообществ оценивалось при помощи индексов Шеннона (H') и Бергера-Паркера. Дендрограммы сходства сообществ ногохвосток построены с использованием коэффициента Дайса и евклидовых расстояний (Мэгарран, 1992; Давыдова, Варшав, 2012).

Работа выполнена в рамках госзадания Минобрнауки России по проекту «Причинно-следственные основы динамики почвенного покрова и наземных экосистем криолитозоны на территории распространения легких пород в Центральной Якутии для разработки фундаментальных основ охраны квазиравновесных криоксерогенных территорий» (номер гос. регистрации: АААА-А21-121012190036-6).

Результаты и обсуждение

Всего за период исследования было выявлено 58 видов ногохвосток из 29 родов и 12 семейств.

Максимальным уровнем видового разнообразия отличались семейства Isotomidae и Entomobryidae (рис. 1). К средним по числу видов относятся Onychiuridae, Neanuridae и Hypogastruridae.

К фоновым можно отнести виды *Protaphorura subarctica*, *Appendisotoma stebayevae*, *Folsomia manolachei*, *Folsomia palaeartica*. В первый год исследования одним из многочисленных являлся *Multivesicula dolomitica*, во второй год его численность резко снизилась, напротив, повысилась численность *Parisotoma notabilis* (табл. 1, 2). Из таблицы исключены эпизодически встречающиеся виды с низкой численностью.

Наибольшее видовое богатство и обилие коллембол отмечены на листовничном контроле в 2023 г. при доминировании *Folsomia palaeartica*. В первый год после пожара на листовничной гари преобладали *Folsomia palaeartica* и *Folsomia manolachei*, при участии *Protaphorura subarctica*, *Appendisotoma stebayevae* и *Desoria tshernovi*. Во второй год исследований

изменилась структура сообщества за счет увеличения видового разнообразия и снижения доли доминирующих видов (табл. 1).

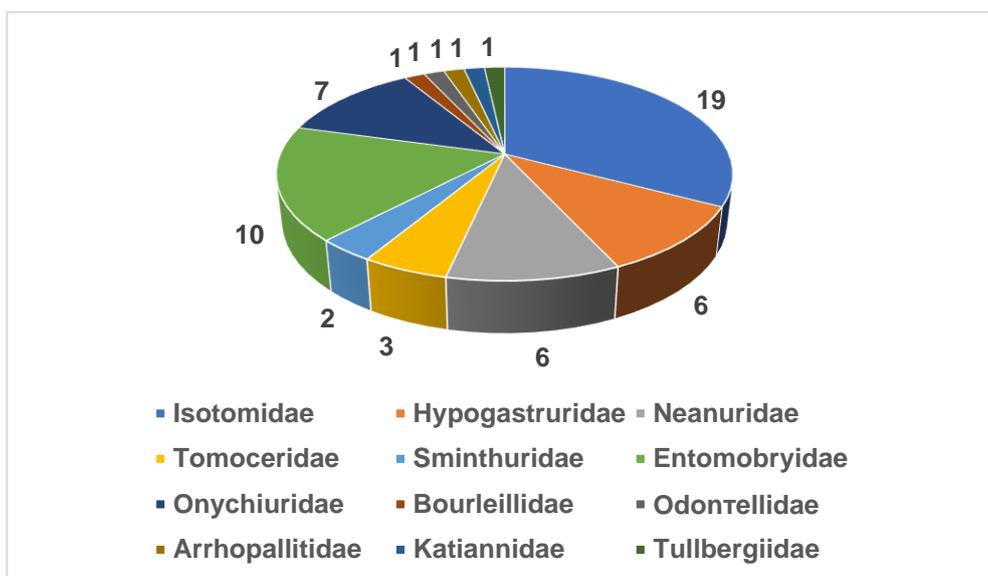


Рис. 1. Таксономическое разнообразие коллембол на уровне семейств

Таблица 1

Население коллембол лиственничного леса,
средняя численность ± стандартное отклонение (экз./м²)

| Вид | Лиственничник | | | |
|---|---------------|------------|-----------|-----------|
| | 2022 | | 2023 | |
| | Гарь | Контроль | Гарь | Контроль |
| <i>Multivesicula dolomitica</i> Rusek, 1982 | 233±404 | 5900±10219 | 38±74 | — |
| <i>Oligaphorura neglecta</i> Babenko et al., 2024 | — | — | 338±761 | — |
| <i>Allonychiurus elikonius</i> Babenko et al., 2011 | 67±115 | — | 113±242 | 13±35 |
| <i>Protaphorura subarctica</i> Martynova, 1976 | 1967±2001 | 1100±1015 | 325±430 | 550±623 |
| <i>Oligaphorura sp.aff. groenlandica</i> Tullberg, 1877 | 267±231 | 200±346 | — | — |
| <i>Willemia anophthalma</i> Börner, 1901 | 267±462 | 1233±2136 | — | — |
| <i>Xenylla martynovae</i> Dunger, 1983 | — | — | 38±74 | — |
| <i>Friesea mirabilis</i> Tullberg, 1871 | — | — | 463±532 | 125±243 |
| <i>Friesea sp.juv. (claviseta ?)</i> | 500±866 | 133±115 | — | — |
| <i>Micranurida pygmaea</i> C. Börner, 1901 | 167±289 | 33±58 | — | — |
| <i>Anurophorus palearcticus</i> Potapov, 1997 | — | — | 38±74 | 675±597 |
| <i>Appendisotoma stebayevae</i> Grinbergs, 1962 | 1767±2888 | 1100±1652 | 516±429 | 1175±2533 |
| <i>Desoria atkasukiensis</i> Fjellberg, 1978 | 133±231 | — | — | — |
| <i>Desoria alaskensis</i> Fjellberg, 1978 | 133±231 | — | 113±210 | 25±46 |
| <i>Desoria pjasini</i> Martynova, 1974 | — | — | 25±46 | — |
| <i>Desoria tshernovi</i> Martynova, 1974 | 1967±1235 | 200±346 | — | 163±460 |
| <i>Folsomia manolachei</i> Bagnall, 1939 | 2467±3848 | 133±231 | 1100±1220 | 438±1039 |
| <i>Folsomia palaeartica</i> Potapov et Babenko, 2000 | 3400±3736 | 1900±2629 | 238±374 | 2300±2711 |
| <i>Isotoma gorodkovi</i> Martynova, 1970 | — | — | 325±841 | 488±949 |

| | | | | |
|--|---------|---------|---------|-----------|
| <i>Isotoma</i> sp.undet. | – | – | 363±374 | 1238±524 |
| <i>Isotoma</i> sp.1 | 133±158 | 433±577 | – | – |
| <i>Parisotoma notabilis</i> Schaeffer, 1896 | 100±173 | 33±58 | 450±568 | 1350±2206 |
| <i>Entomobrya bermani</i> Tshelnokov, 1977 | – | – | 188±242 | 627±795 |
| <i>Entomobrya nivalis</i> Linnaeus, 1758 | – | – | 63±74 | 75±149 |
| <i>Lepidocyrtus</i> sp.gr. <i>violaceus</i> Fourcroy, 1785 | – | – | 50±93 | 125±149 |
| Taxa_S | 19 | 21 | 27 | 32 |
| Shannon_H | 2,13 | 1,92 | 2,68 | 2,52 |
| Berger-Parker | 0,25 | 0,44 | 0,22 | 0,23 |

Таблица 2

Население коллембол соснового леса,
средняя численность ± стандартное отклонение (экз./м²)

| Вид | Сосняк | | | |
|--|--------------|----------|----------|-----------|
| | 2022 | | 2023 | |
| | Гарь | Контроль | Гарь | Контроль |
| <i>Multivesicula dolomitica</i> Rusek, 1982 | – | – | 13±35 | 13±35 |
| <i>Oligaphorura neglecta</i> Babenko et al., 2024 | – | – | – | 50±76 |
| <i>Allonychiurus elikonius</i> Babenko et al., 2011 | – | – | – | – |
| <i>Protaphorura subarctica</i> Martynova, 1976 | 633±196 7 | 267±462 | 13±35 | 343±489 |
| <i>Oligaphorura</i> sp.aff. <i>groenlandica</i> Tullberg, 1877 | – | 33±58 | – | – |
| <i>Willemia anophthalma</i> Börner, 1901 | – | – | – | – |
| <i>Xenylla martynovae</i> Dunger, 1983 | – | – | 13±35 | 88±125 |
| <i>Friesea mirabilis</i> Tullberg, 1871 | – | – | – | – |
| <i>Friesea</i> sp.juv. (claviseta ?) | – | – | – | – |
| <i>Micranurida pygmaea</i> C. Börner, 1901 | – | 33±58 | – | – |
| <i>Anurophorus palearcticus</i> Potapov, 1997 | – | – | 13±35 | 50±53 |
| <i>Appendisotoma stebayevae</i> Grinbergs, 1962 | – | 133±231 | 163±213 | 38±52 |
| <i>Desoria atkasukiensis</i> Fjellberg, 1978 | – | – | – | – |
| <i>Desoria alaskensis</i> Fjellberg, 1978 | 67±115 | – | – | – |
| <i>Desoria pjasini</i> Martynova, 1974 | – | 67±115 | 63±141 | 963±823 |
| <i>Desoria tshernovi</i> Martynova, 1974 | 100±173 | – | – | – |
| <i>Folsomia manolachei</i> Bagnall, 1939 | 133±231 | 967±1674 | 788±1277 | 1950±4799 |
| <i>Folsomia palaeartica</i> Potapov et Babenko, 2000 | 33±58 | – | 125±175 | 100±107 |
| <i>Isotoma gorodkovi</i> Martynova, 1970 | – | – | 13±35 | 25±46 |
| <i>Isotoma</i> sp.undet. | – | – | 75±71 | 150±321 |
| <i>Isotoma</i> sp.1 | 67±115 | – | – | – |
| <i>Parisotoma notabilis</i> Schaeffer, 1896 | – | – | 25±46 | 38±52 |
| <i>Entomobrya bermani</i> Tshelnokov, 1977 | – | – | 75±149 | 113±173 |
| <i>Entomobrya nivalis</i> Linnaeus, 1758 | – | – | 13±35 | 13±35 |
| <i>Lepidocyrtus</i> sp.gr. <i>violaceus</i> Fourcroy, 1785 | – | – | 13±35 | – |
| Taxa_S | 6 | 6 | 21 | 20 |
| Shannon_H | 1,30 | 1,11 | 2,0 | 1,82 |
| Berger-Parker | 0,60 | 0,65 | 0,50 | 0,47 |

Что касается сосновых участков, максимальная численность отмечена на контрольном участке в 2023 г. при практически равном видовом богатстве с горелым участком. В течении всего периода исследований на контрольных и горелых участках сосняка преобладал *Folsomia manolachei* за исключением 2022 г., когда на сосновой гари доминировал *Protaphorura subarctica*.

В отличие от лиственных лесов в сосновых наблюдается более низкое общее разнообразие в независимости от уровня видового богатства, что объясняется высокой долей вида-доминанта в структуре сообщества (табл. 2).

При анализе сходства качественного состава сообществ коллембол горелых и контрольных участков лиственного и соснового лесов (рис. 2а) прослеживается агрегированность сообществ по годам. В первый год наиболее схожими между собой оказались лиственные участки В и А, где в обеих участках преобладает *Folsomia palaeartica*. На второй год схожи участки лиственной гари (Е) и контрольного сосняка (Н), где общим доминантом являлся *Folsomia manolachei*.

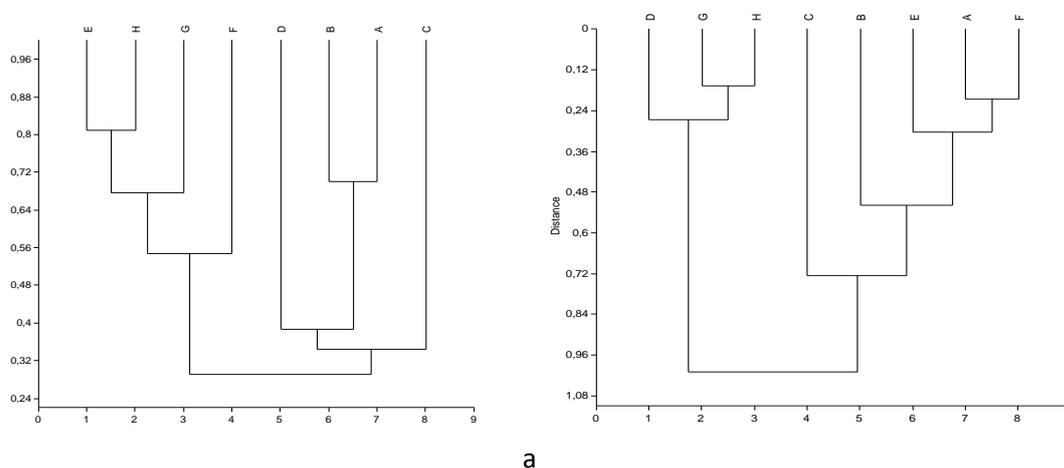


Рис. 2. Дендрограмма сходства сообществ коллембол: а – по Дайсу («paired group»); б – Евклидовы расстояния (метод Уорда)

Примечания: А – Лиственная гари 2022; В – Лиственный контроль 2022; С – Сосновая гари 2022; D – Сосновый контроль 2022; Е – Лиственная гари 2023; F – Лиственный контроль 2023; G – Сосновая гари 2023; H – Сосновый контроль 2023.

По количественным данным наблюдается совершенно иное распределение сообществ. В первый кластер объединяются сообщества D, G, H со сверхдоминированием эвритопаго *Folsomia manolachei* (47-65%). Во втором кластере компактную группу образуют лиственные сообщества (А, F, Е), объединяющиеся за счет более выравненной структуры с относительно невысокими значениями доли доминантов *Folsomia manolachei* (22%) и *Folsomia palaeartica* (23-25%). Наиболее оригинальными оказались сообщества сосновой гари (С) с доминированием *Protaphorura subarctica* и контрольного лиственничника (В) с *Multivesicula dolomitica*.

Заключение

Всего за 2 года исследований горелых и контрольных участков лиственных и сосновых лесов в окрестностях с. Асыма было выявлено 58 видов из 29 родов и

12 семейств. Основу разнообразия фауны ногохвосток составляет семейства Isotomidae и Entomobryidae.

Максимальная численность коллембол была отмечена на листовничном контроле в 2023 г. За двухлетний период исследований наибольшими показателями относительного обилия отличались *Folsomia manolachei* и *Folsomia palaeartica*.

В целом, сообщества ногохвосток постпирогенных участков в настоящее время находятся в процессе формирования, поэтому не прослеживается четкой дифференциации сообществ по типу лесов и степени пирогенного воздействия.

Восстановление сообществ микроартропод может длиться десятилетиями, в зависимости от возможности рассеивания вида и близости возможных источников иммиграции более адаптированных видов, а также отсутствие новых изменений в почве за это время (Таскаева, 2019).

Необходим дальнейший мониторинг на постпирогенных территориях для выявления более полной картины восстановления сообществ микроартропод.

ПРИМЕЧАНИЯ

Бызова Ю. Б., Гиляров М. С., Дунгер В. И. и др. Количественные методы в почвенной зоологии. М.: Наука, 1987. 287 с.

Давыдова Ю. Ю., Варшав Е. В. Использование метода Дайса при лабораторном изучении пространственного распределения коллембол (*Collembola*) // Экология, эволюция и систематика животных: материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Рязань, 2012. С. 69–70.

Кузнецова Н. А. Организация сообществ почвообитающих коллембол. М.: ГНО «Прометей» МПГУ, 2005. 244 с.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. / пер. с англ. Матвеева Н. В., под ред. Чернова Ю. И. М.: «Мир», 1992. 181 с.

Таскаева А. А., Мандрик Е. А., Конакова Т. Н., Кудрин А. А. Характеристика сообществ микроартропод постагрогенных и естественных тундровых почв европейского северо-востока России // Почвоведение. 2019. № 6. С. 711–721.

Gabyшева L. P., Isaev A. P. Forest Fires Impact on Microclimatic and Soil Conditions in the Forests of Cryolithic Zone (Yakutia, North-Eastern Russia) // Сибирский лесной журнал. 2015. № 6. С. 96–111.

Gongalsky K. B. Perifugia as a mechanism for the recovery of soil fauna after ecosystem disturbances // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2017. Vol. 2 (4).

Hammer H., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Paleontologica electronica. 2006. No 4 (1). P. 1–9.

Hopkin S. P. Biology of the springtails (Insecta: Collembola). Oxford: Oxford University Press, 1997. 340 p.

Полуэктова Д. В.

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

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА МАССЫ ПЕЧЕНИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ

Исследовано влияние режима популяционной динамики на изменчивость массы и индекса печени рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*), населяющей лесные экосистемы Среднего Урала. Установлено, что основной вклад в изменчивость этих показателей вносит репродуктивно-возрастное состояние особей. Режим популяционной динамики слабо влияет на показатели печени.

Ключевые слова: грызуны, печень, метод морфофизиологических индикаторов, динамика и структура популяций.

Poluektova D. V.

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

LONG-TERM DYNAMICS OF THE BANK VOLE LIVER MASS

The influence of the population dynamics regime on the variability of the mass and liver index of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) inhabiting the forest ecosystems of the Middle Urals was studied. It has been established that the main contribution to the variability of these indicators is made by the reproductive-age state of individuals. The population dynamics regime has little effect on liver parameters.

Key words: rodents, liver, morphophysiological indicators, population dynamics and structure.

Печень млекопитающих – центральный орган гомеостаза – участвует в метаболизме углеводов, белков, липидов и других веществ, экскретирует желчь, обезвреживает токсины, участвует в кроветворении (в эмбриональном периоде). Изменения различных биохимических, цито- и гистохимических показателей печени (например, содержание гликогена, активность печеночных трансаминаз, нарушение структуры гепатоцитов и др.) позволяют судить о напряженности обменных процессов в организме.

Масса печени – макроморфологический показатель – также может косвенно свидетельствовать об интенсивности метаболизма (Ивантер и др., 1985). В целом массы и индексы внутренних органов могут отражать «степень соответствия окружающих условий потребностям исследуемых животных» (Ивантер, 2023). Эта способность нашла применение в широко используемом экологами методе морфофизиологических индикаторов (ММФИ) (Шварц и др., 1968). ММФИ позволяет выявлять реакции животных на изменение параметров среды и

оценивать интенсивность воздействия внешних факторов на популяцию (Оленев и др., 1980; Ивантер и др., 1985; Оленев, Григоркина, 2019).

Изменчивость абсолютной и относительной массы печени изучали в зависимости от естественных (пол и возраст животных, сезон и численность популяции) и антропогенных (загрязнение среды) факторов (Оленев, 1964; Яскин, 1980; Европейская рыжая полевка, 1981; Демина и др., 2007; Нестеркова и др., 2012). Однако многолетняя изменчивость этих показателей изучена недостаточно.

Цель настоящего исследования – оценить влияние режима популяционной динамики на изменчивость массы и индекса печени у рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780)) с учетом репродуктивно-возрастного статуса.

Материал и методы

В работе использовали материалы многолетних учетов (1995–2023 гг.) мелких млекопитающих на территории Висимского государственного природного биосферного заповедника (южная темнохвойная тайга, Средний Урал), предоставленные Ю. А. Давыдовой и И. А. Кшнясевым. Животных отлавливали методом ловушко-линий (Карасева, Телицина, 1996) с помощью ловушек-плашек и деревянных трапиковых живоловок ежесезонно (в зимний период с 2004 г.). Межгодовые различия численности мелких млекопитающих позволили выделить годы с низкой, средней и высокой численностью, что соответствует фазам «депрессии», «роста» и «пика». С 2006/2007 гг. до 2017 г. наблюдали «нециклический» режим с более выраженными сезонными изменениями численности животных (Кшнясев, Давыдова, 2021).

У самцов доминирующего вида – рыжей полевки – определяли массу и размеры тела, а также массу печени, рассчитывали индекс печени (отношение массы органа к массе тела, ‰). По состоянию репродуктивной системы, наличию тимуса, возрастным изменениям зубов и дате отлова различали зимующих и перезимовавших особей, неполовозрелых и половозрелых сеголеток (табл. 1).

Таблица 1

Объем и структура выборки самцов *Cl. glareolus*

| Режим динамики / Фаза цикла | Репродуктивно-возрастная группа | | | | Всего |
|-----------------------------|---------------------------------|----------------------|--------------------------|------------------------|-------|
| | Зимующие особи | Перезимовавшие особи | Неполовозрелые сеголетки | Половозрелые сеголетки | |
| Циклический / Депрессия | 6 | 12 | 3 | 15 | 36 |
| Циклический / Рост | 10 | 25 | 125 | 50 | 210 |
| Циклический / Пик | 38 | 143 | 235 | 2 | 418 |
| Нециклический | 38 | 83 | 206 | 39 | 366 |
| Всего | 92 | 263 | 569 | 106 | 1030 |

Анализ данных выполняли в пакете Statistica (StatSoft, Inc., 2001). Зависимость логарифмов абсолютной и относительной (индекса) массы печени от факторов исследовали с помощью обобщенных линейных моделей GRM/GLM, которые позволяют оценить влияние каждого из факторов при учете остальных. В первой

модели в качестве зависимой переменной использовали логарифм массы печени, во второй – логарифм индекса органа. Предикторами служили режим/фаза популяционной динамики и репродуктивно-возрастная группа. Связь между массой органа и массой тела оценивали с помощью коэффициента линейной корреляции Пирсона (r).

Результаты

Средние значения массы и индекса печени у самцов рыжей полевки представлены в таблице 2.

Таблица 2
Морфофизиологические показатели печени ($M \pm m$) самцов *Cl. glareolus* в разных репродуктивно-возрастных группах

| Показатели | Репродуктивно-возрастная группа | | | |
|------------------------|---------------------------------|----------------------|--------------------------|------------------------|
| | Зимующие особи | Перезимовавшие особи | Неполовозрелые сеголетки | Половозрелые сеголетки |
| Абсолютная масса, мг | 1636,8 ± 36,40 | 1892,3 ± 26,07 | 1304,6 ± 14,61 | 1586,3 ± 43,99 |
| Относительная масса, ‰ | 76,1 ± 1,70 | 69,5 ± 0,93 | 70,8 ± 0,59 | 70,0 ± 1,36 |

Примечание. M – среднее арифметическое, m – ошибка среднего арифметического.

Масса печени у зимующих и перезимовавших особей на 10-13% больше, чем у неполовозрелых сеголеток. Влияние режима/фазы динамики на этот показатель оказалось слабым. Небольшое увеличение (6%) массы печени обнаружено у полевок в фазе популяционного роста (табл. 3).

Таблица 3
Зависимость логарифма массы печени от факторов ($F(9; 1014) = 3,93, p < 0,0001$)

| Фактор | b | $se(b)$ | $t(1027)$ | 95% ДИ | |
|------------------------|-------------|-------------|---------------|-------------|-------------|
| b_0 | 7,32 | 0,02 | 370,85 | 7,28 | 7,36 |
| Рост | 0,06 | 0,03 | 2,25 | 0,01 | 0,12 |
| Пик | 0,04 | 0,04 | 1,05 | -0,04 | 0,12 |
| Нециклический режим | 0,00 | 0,02 | -0,19 | -0,05 | 0,04 |
| Зимующие особи | 0,10 | 0,03 | 3,04 | 0,04 | 0,17 |
| Перезимовавшие особи | 0,13 | 0,03 | 5,09 | 0,08 | 0,19 |
| Половозрелые сеголетки | -0,02 | 0,04 | -0,46 | -0,10 | 0,06 |

Примечание: b_0 (референтная группа) – неполовозрелые сеголетки в фазе депрессии; полужирным шрифтом выделены значимые эффекты ($p < 0,05$).

Индекс печени у зимующих особей также выше по сравнению с другими группами. Влияние режима динамики на относительную массу органа оказалось несущественным (табл. 4). Половозрелые и неполовозрелые сеголетки не различались ни по массе, ни по индексу печени.

Таблица 4

Зависимость логарифма индекса печени от факторов ($F(9; 1003) = 3,26$,
 $p < 0,001$)

| Фактор | b | $se(b)$ | $t(1027)$ | 95% ДИ | |
|------------------------|--------------|--------------|---------------|--------------|--------------|
| b_0 | 4,26 | 0,021 | 285,31 | 4,23 | 4,29 |
| Рост | 0,01 | 0,02 | 0,42 | -0,03 | 0,05 |
| Пик | -0,04 | 0,03 | -1,35 | -0,10 | 0,02 |
| Нециклический режим | 0,01 | 0,02 | 0,65 | -0,02 | 0,05 |
| Зимующие особи | 0,11 | 0,02 | 4,46 | 0,06 | 0,16 |
| Перезимовавшие особи | -0,06 | 0,02 | -2,80 | -0,10 | -0,02 |
| Половозрелые сеголетки | -0,03 | 0,03 | -1,02 | -0,09 | 0,03 |

Примечание: b_0 – см. табл. 3.

Связь массы печени с репродуктивно-возрастным статусом животных была ожидаемой, поскольку этот показатель положительно коррелирует с массой тела – характеристикой, уже «вложенной» в физиологический статус особей. Наиболее сильная корреляция массы печени с массой тела, обусловленная интенсивным ростом молодых животных, характерна для неполовозрелых ($r = 0,75$, $p < 0,01$) и половозрелых сеголеток ($r = 0,71$, $p < 0,001$).

Высокие показатели абсолютной и относительной массы печени у зимующих полевок можно объяснить более высокими потребностями в питательных веществах в неблагоприятный период года. Считают, что резервы гликогена и жира позволяют лучше адаптироваться к низким температурам и недостатку пищи (Ивантер и др., 1985).

Влияние режима/фазы динамики на массу печени оказалось слабым, на индекс – несущественным. Таким образом, при анализе изменчивости массы печени в первую очередь необходимо учитывать репродуктивно-возрастной статус животных.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (проект № 122021000076-9).

ПРИМЕЧАНИЯ

Демина Л. Л., Боков Д. А. Морфофункциональные изменения в организме мелких млекопитающих в условиях техногенного воздействия (на примере Оренбургского газоперерабатывающего завода) // Вестник ОГУ. 2007. № 2. С. 30–34.

Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. 352 с.

Ивантер Э. В. Анализ морфофизиологических показателей и их динамики на протяжении жизненного цикла рыжей полевки *Myodes (Clethrionomys) glareolus* Schr. Сообщение I. Масса тела, индексы сердца и печени // Труды Карельского научного центра Российской Академии Наук. 2023. № 7. С. 5–21.

Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Туманов И. Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Л.: Наука, 1985. 318 с.

Карасева Е. В., Телицина А. Ю. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Наука, 1996. 227 с.

Кшнясев И. А., Давыдова Ю. А. Популяционные циклы и синдром Читти // Экология. 2021. № 1. С. 51–57.

Нестеркова Д. В., Давыдова Ю. А., Мухачева С. В. Морфофизиологические показатели трех видов мелких млекопитающих в окрестностях медеплавильного комбината // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования: материалы IV Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Ч. 2. Нижний Тагил: НТГСПА, 2012. С. 90–92.

Оленев В. Г. Сезонные изменения некоторых морфофизиологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяций: автореферат дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1964. 34 с.

Оленев Г. В., Григоркина Е. Б. Метод морфофизиологических индикаторов и функционально-онтогенетический подход при решении экологических задач (на примере спленомегалии у грызунов) // Экология. 2019. № 2. С. 112–124.

Оленев В. Г., Покровский А. В., Оленев Г. В. Анализ особенностей зимующих генераций мышевидных грызунов // Адаптация животных к зимним условиям. М.: Наука, 1980. С. 64–69.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных. Свердловск, 1968. 387 с.

Яскин В. А. Сезонные изменения морфологии головного мозга, основных морфофизиологических показателей и поведения рыжих полевок // Адаптация животных к зимним условиям. М.: Наука, 1980. С. 152–159.

УДК: 575.174.015.3+574.3

Полявина О. В. Косарева А. М.

*Нижнетагильский государственный социально-педагогический институт
(филиал) «Российского государственного профессионально-педагогического
университета»
г. Нижний Тагил, Россия*

ПОЛИМОРФИЗМ ОКРАСКИ ОПЕРЕНИЯ СИЗЫХ ГОЛУБЕЙ СЕЛЬСКИХ ТЕРРИТОРИЙ

В статье представлены результаты исследования проявления окрасочного полиморфизма синантропных сизых голубей в популяциях, обитающих в сельских территориях. Проведен сравнительный анализ соотношения морфотипов окраски оперения между городскими и сельскими популяциями.

Показано, что морфологическая структура пригородных популяций более однородна, по сравнению с городскими. Установлены высоко достоверные

различия по частоте встречаемости сизой и черно-чеканной морфы сизых голубей между сельскими и городскими популяциями. В сельской местности доля сизого морфотипа достоверно выше, а доля черно-чеканного морфотипа достоверно ниже, чем на городских территориях. По остальным морфам различия между городскими и пригородными популяциями не значимы.

Ключевые слова: синантропный сизый голубь, популяция, фенотипическая структура, полиморфизм, окраска оперения, морфотипы, сельские территории.

Polyavina O. V. Kosareva A. M.

Nizhny Tagil State Social Pedagogical Institute, branch of the «Russian State Vocational Pedagogical University»

Nizhny Tagil, Russia

PLUMAGE COLOUR POLYMORPHISM OF PIGEONS IN RURAL AREAS

The article presents the results of the study of the manifestation of color polymorphism of synanthropic blue pigeons in populations living in rural areas. A comparative analysis of the ratio of plumage color morphotypes between urban and rural populations is carried out.

It is shown that the morphological structure of suburban populations is more homogeneous compared to urban populations. Highly reliable differences in the frequency of occurrence of the blue and black-cheeked morphs of synanthropic blue pigeon between rural and urban populations were established. In rural areas, the proportion of the blue morphotype was significantly higher and the proportion of the black-cheeked morphotype was significantly lower than in urban areas. For the other morphs, the differences between urban and suburban populations are not significant.

Key words: synanthropic blue pigeon, population, phenotypic structure, polymorphism, plumage coloration, morphotypes, rural areas.

Сизый голубь (*Columba livia* L.) – вид птиц, относящийся к группе полных синантропов или полных урбанистов, поскольку часть популяций утратила способность к существованию вне антропогенных ландшафтов (Исаков, 1969; Божко, 1971; Константинов, 2004). В связи с этим у синантропных сизых голубей изменяется характер использования территории обитания, появляется полиморфизм по различным морфологическим признакам, особенностям трофического поведения и некоторым другим биологическим признакам, имеющим адаптивное значение к условиям урбанизации. Наиболее резко выраженным является полиморфизм окраски оперения (Домбровский, 1994). В «диких» природных популяциях окрасочный полиморфизм, характерный для синантропных популяций сизых голубей, не обнаружен (Ваничева и др., 1996).

Изучению проявления окрасочного полиморфизма в синантропных популяциях сизых голубей посвящено достаточно большое количество исследований (например, Креславский, Обухова, 1984; Ксенц и др., 1985; Ваничева и др., 1996; Недосекин, 1998; Обухова, 2011). На Урале исследование

различных аспектов проявления окрасочного полиморфизма в синантропных популяциях сизых голубей представлено в работах Р. М. Салимова (2007, 2008, 2009) и О. В. Полявиной, М.А. Лебедевой (2022).

Количество исследований проявления окрасочного полиморфизма сизых голубей, обитающих в «малых» населённых пунктах, сельских территориях крайне мало. Между тем, подобные популяции могут служить своеобразной моделью для исследования механизмов формирования уникального явления – полиморфизма окраски оперения у сизых голубей при освоении урбанизированных ландшафтов, а также популяционных аспектов проявления окрасочного полиморфизма в больших и малых популяциях.

Цель работы: изучить проявление полиморфизма окраски оперения сизых голубей, обитающих в сельских территориях.

Материал и методы исследования

Изучение полиморфизма окраски оперения синантропных сизых голубей проводили на территории Свердловской области: село Николо-Павловское (57°47'12" с. ш. 60°3'8" в. д.), село Лая (58°2'52" с. ш. 59°51'27" в. д.), село Покровское (57°59'11" с. ш. 60°14'9" в. д.). Села находятся вблизи крупного промышленного центра Свердловской области – города Нижний Тагил (60° в.д., 58° с. ш.). Исследование проводилось в 2016 г. и с января 2022 г. по февраль 2024 г. Общее количество проанализированных особей представлено в таблице.

Для большего скопления птиц использовалась приманка в виде корма (пшено, хлеб). Учет производился один раз в месяц с декабря по февраль и с июня по август в дневное время. Регистрация голубей происходила при помощи фотоаппарата. Всего за период наблюдений нами было рассмотрено 1122 особей сизых голубей.

Таблица

Общее количество проанализированных особей голубей в Нижнем Тагиле и пригороде

| Локалитет, год исследования | Количество голубей |
|-------------------------------------|--------------------|
| г. Нижний Тагил, 2016 г. | 326 |
| с. Николо-Павловское, 2016 г. | 82 |
| с. Николо-Павловское, 2022-2024 гг. | 308 |
| с. Покровское, 2022-2024 гг. | 212 |
| с. Лая, 2022-2024 гг. | 194 |

Для определения типов окраски оперения использована методика выделения окрасочных морф, изложенная в работе Л. К. Ваничевой с соавт. (1996). На основании этой методики выделены следующие морфотипы окраски оперения сизых голубей: сизый, черно-чеканной, меланистический, красный и пегий.

Дикая окраска или сизая поясная, характеризующаяся общей сизой окраской оперения и двумя черными полосками на крыльях, считается исходным морфотипом.

Черно-чеканный морфотип отличается от сизого, в первую очередь, темными пятнами на крыльях, которые могут быть абсолютно разных размеров. У одних особей пятен мало, т. е. основной сизый фон превосходит, у других черных пятен больше, и черный цвет начинает преобладать над сизым фоном крыла. Несмотря на различия в чеканности выделяют только один морфотип – черно-чеканный.

Красная морфа относится к особям с рыжекрасно-коричневой расцветкой перьев любого оттенка. Данные особи представлены краснопоясными и красно-чеканными расцветками, но принято их объединять в одну общую красную морфу.

Меланистическая морфа обладает полностью темным оперением без пятен.

Особи с пегой морфой имеют белые перья в оперении, но голуби у которых только поясница остается белой, не относятся к пегим, так как в этом случае окраска будет являться одной из диких (Ваничева и др., 1996).

Результаты и обсуждение

В селе Николо-Павловское в 2022-2024 гг. преобладали голуби, относящиеся к сизому морфотипу, наиболее приближенному к дикой окраске – 60%. Затем по частоте встречаемости стоят голуби черно-чеканной морфы – 32%. На долю пегой и меланистической морфы приходится по 3-4%. Также за все время встретилось две особи красной морфы (1%) (рисунок).

В селе Покровское, как и в селе Николо-Павловское преобладающей морфой стала сизая – 57%. На долю черно-чеканной морфы пришлось 30%, на третьем месте по частоте встречаемости идут голуби меланисты – 8%, что в два раза выше, чем в Николо-Павловском. Доля пегой морфы составила 3%, а доля красной морфы является самой высокой среди изученных сельских популяций и составляет 2%.

В селе Лая встречались голуби только четырех морф. Наиболее представительными оказались голуби сизой – 68% и черно-чеканной – 20% морфы, в то время как доля пегой и меланистической морфы составила по 6%.

В городе Нижний Тагил преобладают голуби, относящиеся к черно-чеканному морфотипу – 73%, доля меланистической морфы составила 3%, точно также, как и доля красной морфы.

Таким образом, морфологическая структура пригородных популяций более однородна. В большинстве локалитетах встречаются все фенотипы, но в селе Лая особи с красным фенотипом отсутствуют. Аналогичная тенденция обнаружена другими авторами, которые говорят о том, что в сельской местности разнообразие голубей в 1,5-2 раза меньше (Хабибулина, 2008; Салимов, 2009; Аринина, Рахимов, 2013). Сравнительный анализ частот окрасочных морфотипов в микропопуляциях сизого голубя из изученных локалитетов выявил высоко достоверные различия по частоте встречаемости сизой и черно-чеканной морфы ($H=30,14-33,27$, $p = 0,0001$). В сельской местности доля сизого морфотипа варьируется в пределах от 57 до 68%, тогда как в Нижнем Тагиле составляет всего 11%. Доля черно-чеканной морфы в сельской местности варьирует в пределах от 20 до 32%, а в Нижнем Тагиле она составила 73%.

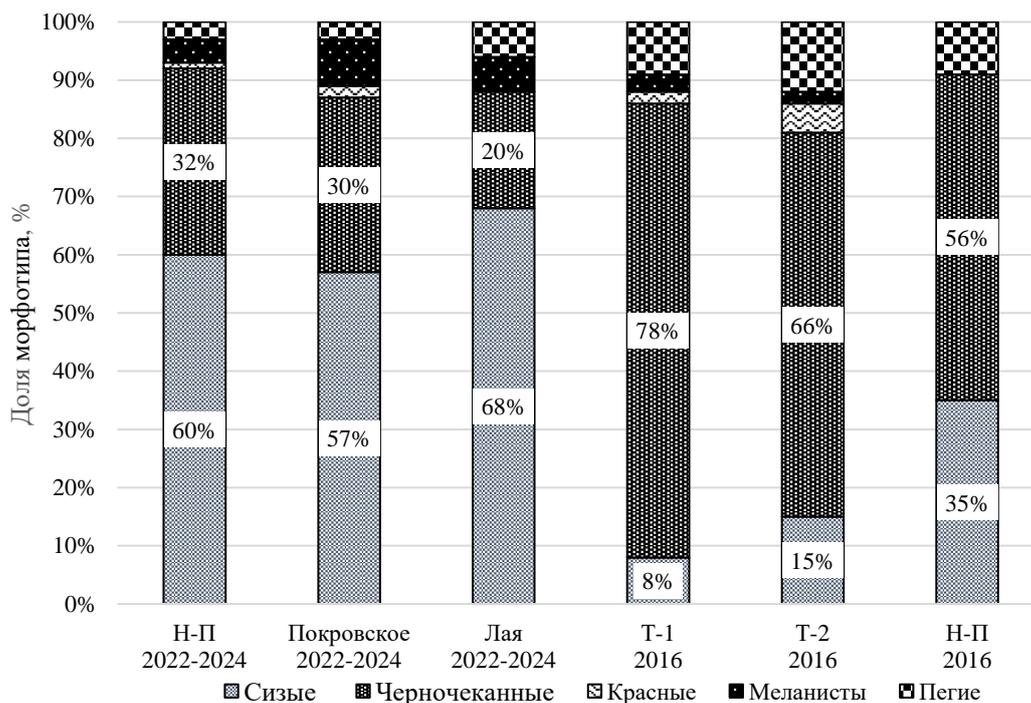


Рис. 1. Соотношение окрасочных морф синантропных сизых голубей в с. Лая, с. Николо-Павловское, с. Покровское, г. Нижний Тагил (Н-П – Николо-Павловское; Т-1 – г. Нижний Тагил, точка 1; Т-2 – г. Нижний Тагил, точка 2)

В исследованиях по изучению окрасочного полиморфизма голубей неоднократно подчеркивалось доминирование черно-чеканного морфотипа среди городских стай (Домбровский, Гричик, 1994; Ваничева и др., 1996; Обухова, 2001; Салимов, 2007). Черно-чеканные голуби обладают большей выживаемостью и эффективно размножаются в условиях городской среды, занимая в первую очередь пригодные для строительства гнезд места в домах и других подходящих укрытиях. Также особи данной морфы неприхотливы в выборе питания, а при большой плотности их численность начинает увеличиваться (Обухова, Креславский, 1984).

По остальным морфам различия между городскими и пригородными популяциями не значимы ($H = 12,87, p = 0,012$). Доля меланистов составила 4-8%. Доля пегой морфы в изученных локалитетах составляет 3-12%. Доля представителей красной морфы колеблется в пределах от 0 до 5%. Данные особи обладают меньшей конкурентоспособностью, что, вероятно, обусловлено рядом причин. Так, Н. Ю. Обухова (2001) обнаружила, что птицы с красным оперением особо подвержены инфекционным заболеваниям. Пегие и меланистические особи голубей часто образуют генетически разнородные группы, возникающие вследствие гибридизации. Возможно, что в ходе скрещивания происходит выщепление мутантных аллелей, которые снижают плодовитость и выживаемость птиц (Салимов и др., 2008). Кроме того, представители редких окрасочных морфотипов нередко испытывают трудности в конкурентной борьбе за пищу и вынуждены прибегать к альтернативным способам существования, такими как обитание на помойках (Ксенц и др., 1985).

Выявлена межгодовая динамика фенотипической структуры популяции сизого голубя с Николо-Павловское. В 2016 г. на данной территории встречались голуби трех морфотипов: черно-чеканные, сизые и пегие. Преобладали особи черно-чеканной окраски (56%). В период с 2022 по 2024 гг. фенотипическая структура данной популяции изменилась: увеличилось разнообразие фенотипов до 5 (встречаются голуби всех вышеуказанных вариантов окраски), стали преобладать голуби сизого морфотипа, доля которых в популяции увеличилась в 1,7 раза. Таким образом в результате возросшей конкуренции за ресурсы преимущество получили представители «дикого» сизого морфотипа. Ранее нами было показано, что доля голубей сизого морфотипа в популяции увеличивается в зимний период – период наиболее острых конкурентных отношений за пищевые ресурсы и в целом борьбы за существование (Полявина, Дукальская, 2020). Соотношение морфотипов может определяться микроклиматическими условиями, сложившимися в определенный период времени, влияющими на избирательную элиминацию особей определенного морфотипа.

В целом, преобладание сизого морфотипа в популяциях сельских территорий может определяться несколькими факторами. Возможно, в пригородных территориях имеется с одной стороны некоторое ландшафтное сходство с натурными условиями, к которым тяготеют голуби номинального сизого морфотипа. С другой стороны, при общей невысокой численности голубей в стайках конкурентное преимущество приобретают голуби исходного «дикого» морфотипа, обладающего более «древним» комплексом адаптационных механизмов к условиям среды по сравнению с другими морфотипами.

Таким образом сельские популяции синантропных сизых голубей могут быть своеобразной моделью «начального» пути становления синантропизации сизого голубя: переходу от исходной однородной морфологической структуры к полиморфной, изменения соотношения преобладающих морфотипов в пользу черно-чеканного как более адаптированного к условиям урбанизации.

ПРИМЕЧАНИЯ

Арина А. В., Рахимов И. И. Экология сизого голубя (*Columba livia* L.) в условиях урбанизированной среды города Казани : монография. Казань, 2013. 183 с.

Божко С. И. К характеристике процесса урбанизации птиц // Вестник ЛГУ. Сер. Биология. 1971. № 9. Вып. 2. С. 5–14.

Ваничева Л. К., Мошкин М. П., Ксенц А. С., Родимцев А. С. Экологические особенности синантропных популяций сизых голубей (*Columba livia* Gm.) в промышленных центрах Западной Сибири и их использование в целях мониторинга // Сибирский экологический журнал. 1996. Вып. 6. С. 585–596.

Домбровский В. Ч., Гричик В. В. Особенности полиморфизма городской популяции сизого голубя (*Columba livia*) в Минске // Вестник Белорусского гос. университета. 1994. Вып. 3. С. 29–32.

Исаков Ю. А. Процесс синантропизации животных, его следствие и перспективы // Синантропизация и domestикация животного населения: матер. к совещ., 19-20 ноября 1969 г. М., 1969. С. 3–6.

Константинов В. М. Наша соседка по городу – серая ворона // Охрана дикой природы. 2004. № 2 (28). С. 19–22.

Ксенц А. С., Москвитин С. С., Ксенц Г. Н. Различия в стратегии и тактике кормодобывания в синантропных популяциях сизого голубя (*Columba livia* Gm.) // Экология. 1985. Вып. 6. С. 64–65.

Недосекин В. Ю. Сравнительная экология голубей (на примере Центрального Черноземья): дис. ... канд. биол. Наук. МПГУ. М., 1998. 207 с.

Обухова Н. Ю. Географическая изменчивость окраски синантропных сизых голубей // Генетика. 2001. Т. 37. Вып. 6. С. 791–802.

Обухова Н. Ю. Динамика морф сбалансированного полиморфизма у сизых голубей (*Columba livia*) г. Москвы // Генетика. 2011. Т. 47. № 1. С. 95–102.

Обухова Н. Ю., Креславский А. Г. Изменчивость и наследование окраски у сизых голубей // Зоол. журн. 1984. Т. 63. Вып. 2. С. 233–244.

Полявина, О. В., Дукальская А. В. Внутрипопуляционная и межпопуляционная изменчивость проявления окрасочного полиморфизма синантропных сизых голубей // Самарский научный вестник. 2020. Т. 9. № 3. С. 107-112.

Полявина. О. В., Лебедева М. А. Разнообразие окраски оперения и особенности поведения синантропных сизых голубей урбанизированных территорий // Самарский научный вестник. 2022. Т. 11. № 3. С. 106 – 111.

Салимов Р. М., Емцев А. А., Гилев А. В. Особенности полиморфизма окраски птиц при заселении сизым голубем г. Лянтора // Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее. Екатеринбург: Гощицкий, 2008. С. 261–266.

Салимов Р. М. Окрасочный полиморфизм синантропных сизых голубей Урала и сопредельных территорий // Экология: от Арктики до Антарктики: мат. конф. молодых ученых, 16–20 апреля 2007 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург: Академкнига, 2007. С. 283–293.

Салимов Р. М. Окрасочный полиморфизм у городских сизых голубей Свердловской области // Эволюционная и популяционная экология (назад в будущее): мат. конф. молодых ученых, 30 марта – 3 апреля 2009 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург: Гощицкий, 2009. С. 205–209.

Салимов, Р. М. Особенности полиморфизма окраски сизого голубя в северных городах России [Текст] / Р. М. Салимов, А. В. Гилев, О. Б. Гилева // Научный вестник ЯНАО: соврем. сост. и динамика прир. сообществ Севера – Салехард, 2007. – Вып. 2 (46). – С. 87–91.

Салимов Р. М. Полиморфизм окраски синантропных сизых голубей во времени // XXII Любичевские чтения: соврем. пробл. эволюции: сб. докл. – Ульяновск, 2008. Т. 1. С. 147–155.

Хабибулина А. Р. Представленность цветовых морф в сельской популяции голубя сизого синантропного *Columba livia* (GM., 1789) : автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Омск, 2008. 18 с.

Рафиков С. Ш.¹, Семенова И. Н.^{2,3}, Рафикова Ю. С.³

*¹ФБУН «Уфимский научно-исследовательский институт медицины труда и экологии человека» Роспотребнадзора
г. Уфа, Россия*

²Сибайский институт (филиал) УУНУТ

*³ГБУЗ РБ Центральная городская больница города Сибай
г. Сибай, Республика Башкортостан, Россия*

ОЦЕНКА ЭКОЛОГИЧЕСКИХ РИСКОВ ДЛЯ ЗДОРОВЬЯ НАСЕЛЕНИЯ ГОРНОРУДНОГО РЕГИОНА НА ПРИМЕРЕ Г. СИБАЙ РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН

Предприятия горнорудного комплекса определяют интенсивность техногенного воздействия на окружающую среду Южного Урала в целом и Башкирского Зауралья в частности. Цель исследования: оценка экологического риска для здоровья населения г. Сибай от загрязнения атмосферного воздуха. Исследование было проведено на 5 репрезентативных участках, представляющих собой селитебные территории с достаточно однородной застройкой и промышленной нагрузкой. Содержание металлов в атмосферном воздухе в зимний период рассчитывали по результатам их определения в снежном покрове. Расчеты, оценка и интерпретация уровней канцерогенного и неканцерогенного риска для здоровья населения, обусловленного факторами среды обитания, проводились в соответствии с утвержденной методологией. Расчеты показали, что суммарный канцерогенный индивидуальный риск в течение всей жизни достигает низких значений на всех рассмотренных участках за счет потенциального воздействия хрома шестивалентного, а также никеля в окрестностях ТЭЦ. Популяционный канцерогенный риск от загрязнения атмосферного воздуха имеет минимальную и низкую степень, то есть является приемлемым. Оценка неканцерогенного риска здоровью показала, что вероятность развития вредных эффектов при ежедневном ингаляционном поступлении металлов характеризуется как допустимая.

Ключевые слова: горнорудный регион, Зауралье Республики Башкортостан, экологические риски.

Rafikov S. Sh.¹, Semenova I. N.^{2,3}, Rafikova Y. S.³

*¹Ufa Scientific Research Institute of Occupational
Medicine and Human Ecology
Ufa, Russia*

²Sibay Institute (branch) of Ufa University of Science and Technology

*³Central City Hospital of Sibay
Sibay, Republic of Bashkortostan, Russia*

ASSESSMENT OF ENVIRONMENTAL RISKS TO THE HEALTH OF THE POPULATION OF THE MINING REGION ON THE EXAMPLE OF SIBAY, REPUBLIC OF BASHKORTOSTAN

Mining enterprises determine the intensity of man-made environmental impact in the Southern Urals in general and the Bashkir Trans-Urals in particular. The purpose of the study is to assess the environmental risk to the health of the population of Sibay from atmospheric air pollution. The study was conducted on 5 representative plots representing residential areas with fairly homogeneous buildings and industrial load. The content of metals in the atmospheric air in winter was calculated based on the results of their determination in the snow cover. Calculations, assessment and interpretation of the levels of carcinogenic and non-carcinogenic risk to public health caused by environmental factors were carried out in accordance with the approved methodology. Calculations have shown that the total carcinogenic individual risk throughout life reaches low values in all the considered sites due to the potential effects of hexavalent chromium, as well as nickel in the vicinity of the thermal power plant. The population carcinogenic risk from atmospheric air pollution is minimal and low, that is, it is acceptable. Assessment of non-carcinogenic health risk has shown that the probability of developing harmful effects with daily inhalation of metals is characterized as acceptable.

Key words: mining region, Trans-Urals of the Republic of Bashkortostan, environmental risks.

Предприятия горнорудного комплекса определяют интенсивность техногенного воздействия на окружающую среду Южного Урала в целом и Башкирского Зауралья в частности. Добыча и обогащение медно-колчеданных руд, переработка золотосодержащих руд остаются ведущими факторами загрязнения окружающей среды, и в конечном счете представляют реальную опасность для здоровья населения (Фаухутдинов, 1999; Абакумов и др., 2016).

Определяющим фактором качества воздуха является поступление в атмосферу загрязняющих веществ в результате деятельности предприятий и организаций промышленного и аграрного комплекса, расположенных на территории Башкортостана и граничащих с ним областей, и республик, а также от автотранспортных средств. Порядка 4,0 тысяч объектов промышленных предприятий и организаций имеют источники выбросов загрязняющих веществ, а республиканский автопарк насчитывает более 1770 тыс. единиц автотранспортных средств (Государственный доклад..., 2022).

Количество предприятий, производящих выбросы загрязняющих веществ, в Башкирии в 2022 году составило 4,7 тыс., это на 19,1%, или на 754 компании, больше, чем в 2021 году. За 2022 год предприятия республики выбросили в атмосферу 432,5 тыс. тонн загрязняющих веществ — объем выбросов по сравнению с 2021 годом сократился на 3,7%, или на 16,7 тыс. тонн.

Основными загрязнителями атмосферы г. Сибай от стационарных источников являются Сибайский филиал АО «Учалинский ГОК», Зауральская

ТЭЦ ООО «Башкирская генерирующая компания», филиал ООО «Газпром газораспределение Уфа» в г. Сибай. Весомый вклад в загрязнение атмосферного воздуха вносят также ООО «Худолазское» (бывшее АО «Сибайский горно-обогатительный комбинат»), ООО «Газпромтрансгаз – Уфа». Общий объем валовых выбросов от стационарных источников загрязнения атмосферного воздуха в 2022 году составил 1,9 тыс. тонн.

После прекращения работ в Сибайском карьере в 2003 г. его борта начали осыпаться, что привело к обнажению отдельных включений руды с большим содержанием серы, и в ноябре 2018 г. – к ее самовозгоранию. Неблагоприятные метеорологические условия способствовали тому, что образующийся диоксид серы (SO₂) стал подниматься на поверхность со дна карьера. С целью ликвидации возгорания в 2019 г. было осуществлено его затопление.

Усредненные данные трёх лабораторий (ГБУ РБ СОМГЗ, ГБУ РБ УГАК и СФАО «УГОК»), представленные в средствах массовой информации, свидетельствуют о том, что среднесуточная концентрация диоксида серы в атмосферном воздухе г. Сибай в период эндогенного пожара в Сибайском карьере в период с января по март 2019 г. варьировала от 0 до 2,5 мг/м³ и достигала, таким образом, пятидесятикратного превышения ПДК. Оценка уровня загрязнения атмосферного воздуха диоксидом серы в разных микрорайонах г. Сибай, расположенных на различном удалении от территории эндогенного пожара, свидетельствует, что в течении трех месяцев 2019 года индекс загрязненности атмосферы (ИЗА) имел высокий и очень высокий уровень загрязнения (Валеев и др., 2020).

Оценка экологических рисков является одним из способов комплексной оценки экологической, санитарно-гигиенической ситуации и санитарно-эпидемиологического благополучия населения как в целом по субъектам Российской Федерации, так и по отдельным населенным пунктам.

Цель исследования: оценка экологического риска для здоровья населения г. Сибай от загрязнения атмосферного воздуха соединениями тяжелых металлов.

Исследование было проведено на 5 репрезентативных участках, представляющих собой селитебные территории с достаточно однородной застройкой и промышленной нагрузкой (рис. 1).

Содержание металлов в атмосферном воздухе в зимний период рассчитывали по результатам их определения в снежном покрове по формуле, предложенной В. М. Боевым с соавторами (2003).

Расчеты, оценка и интерпретация уровней канцерогенного и неканцерогенного риска для здоровья населения, обусловленного факторами среды обитания, проводились в соответствии с утвержденной методологией (Комплексная гигиеническая..., 1997).

Математическая обработка результатов исследования выполнена в программе IBM SPSS Statistics 17.0.



Рис. 1. Точки отбора проб воздуха: 1 – Индустриальное шоссе, 30 (50 м в восточном направлении от Зауральской ТЭЦ); 2 – Восточное шоссе, 1/5 (50 м в западном направлении от Завода буровых реагентов (ЗБР)); 3 – ул. Горная, 6 (100 м в юго-восточном направлении от Сибайского карьера), 4 – ул. Нуриманова, 9/2 (50 м в северном направлении от Сибайского карьера), 5 – ул. Старательская, 2/1 (250 м в западном направлении от Сибайского карьера)

Результаты

Для каждого из участков подсчитан индивидуальный и популяционный канцерогенный экологический риск от загрязнения атмосферного воздуха следующими элементами: кадмием, свинцом, никелем, хромом и мышьяком.

Суммарный канцерогенный индивидуальный риск (табл. 1) в течение всей жизни достигает низких значений на всех рассмотренных участках за счет потенциального воздействия хрома шестивалентного, а также никеля в окрестностях ТЭЦ.

Таблица 1

Суммарный канцерогенный индивидуальный риск (ICR) на территории г. Сибай

| Загрязнитель | ICR на исследуемых участках | | | | |
|-------------------|-----------------------------|----------|----------|----------|----------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| Cd | 4,07E-08 | 2,34E-07 | 4,68E-08 | 4,68E-08 | 4,68E-08 |
| Pb | 2,16E-06 | 1,44E-08 | 5,30E-09 | 1,03E-08 | 8,11E-09 |
| Ni | 1,34E-05 | 6,24E-08 | 6,24E-08 | 6,24E-08 | 6,24E-08 |
| Cr шестивалентный | 4,07E-06 | 3,12E-05 | 3,12E-05 | 3,12E-05 | 3,12E-05 |
| As | 2,04E-06 | 5,57E-06 | 5,57E-06 | 5,57E-06 | 5,57E-06 |
| Сумма | 2,17E-05 | 3,71E-05 | 3,69E-05 | 3,69E-05 | 3,69E-05 |
| Приоритетность | Низкая | Низкая | Низкая | Низкая | Низкая |

Следует организовать более жесткий динамический контроль за содержанием в воздухе хрома шестивалентного и никеля.

Таблица 2

Индексы опасности (НИ) неканцерогенных эффектов при хроническом воздействии тяжелых металлов и металлоидов на территории г. Сибай

| Загрязнитель | НИ на исследуемых участках | | | | |
|--------------|----------------------------|----------|----------|----------|----------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| Cu | 4,46E-01 | 1,66E+00 | 9,23E-01 | 7,64E-01 | 5,41E-01 |
| Zn | 1,90E-03 | 7,68E-03 | 8,25E-04 | 4,62E-03 | 1,24E-03 |
| Mn | 4,46E-02 | 4,16E-01 | 3,86E-02 | 1,32E-01 | 1,25E-01 |
| Cd | 3,71E-04 | 1,86E-03 | 3,71E-04 | 3,71E-04 | 3,71E-04 |
| Fe | 7,55E-06 | 8,67E-05 | 1,16E-05 | 1,86E-05 | 1,86E-05 |
| Pb | 9,84E-04 | 8,54E-04 | 3,16E-04 | 6,13E-04 | 4,83E-04 |
| Ni | 4,90E-02 | 1,49E-02 | 1,49E-02 | 1,49E-02 | 1,49E-02 |
| Cr | 1,86E-03 | 1,86E-03 | 1,86E-03 | 1,86E-03 | 1,86E-03 |
| As | 1,24E-02 | 1,24E-02 | 1,24E-02 | 1,24E-02 | 1,24E-02 |
| Hg | 6,00E-04 | 1,33E-04 | 5,00E-04 | 6,00E-04 | 2,67E-04 |
| Сумма | 0,56 | 2,11 | 0,99 | 0,93 | 0,70 |

Как показали результаты исследований, на территории г. Сибай популяционный канцерогенный риск от загрязнения атмосферного воздуха имеет минимальную и низкую степень, то есть является приемлемым.

Расчет риска неканцерогенных эффектов у жителей изучаемых районов от ингаляционного поступления тяжелых металлов из атмосферного воздуха представлен в таблице 2.

Оценка неканцерогенного риска здоровью показала, что вероятность развития вредных эффектов при ежедневном ингаляционном поступлении металлов характеризуется как допустимая. Наибольший вклад в суммарный экологический риск вносят соединения меди и марганца.

ПРИМЕЧАНИЯ

Абакумов Е. В., Суюндуков Я. Т., Пигарева Т. А. [и др.] Биологическая и санитарная оценка отвалов Сибайского карьера Республики Башкортостан / Гигиена и санитария. 2016. Т. 95. № 10. С. 929-934. DOI 10.18821/0016-9900-2016-95-10-929-934.

Боев В. М., Дунаев В. Н., Аверьянов В. Н. Гигиеническая оценка загрязнения воздушной среды по содержанию поллютантов в аккумулярующих средах // Теоретические основы и практические решения проблем санитарной охраны атмосферного воздуха. Сборн. докл. ГУ НИИ ЭЧ и ГОС им. А. Н.Сысина РАМН. М., 2003. С. 48–50.

Валеев Т. К., Сулейманов Р. А., Ахмадеев А. В. [и др.] Опыт оценки риска неблагоприятного воздействия от эндогенных рудничных пожаров / Устойчивое развитие территорий: теория и практика: Материалы Международной научно-практической конференции, Сибай, 19-21 ноября 2020 года. Сибай: Сибайский информационный центр – филиал Государственного унитарного предприятия Республики Башкортостан Издательский дом «Республика Башкортостан», 2020. С. 103–106.

Государственный доклад о состоянии природных ресурсов и окружающей среды Республики Башкортостан в 2022 году. Уфа, 2023 г. Изд. Самрау, 319 с.

Комплексная гигиеническая оценка степени напряженности медико-экологической ситуации различных территорий, обусловленной загрязнением токсикантами среды обитания населения. Метод. реком. утв. глав. сан. врачом России № 2510/5716-97-32 от 30.07.97.

Фаухутдинов А. А. Экологическая оценка влияния горнорудного комплекса на окружающую среду башкирского Зауралья: автореф. дисс. ... канд. геогр. наук. Екатеринбург; 1999. 24 с.

УДК 598.132.4:591.111.1

Романова Е. Б., Плотникова В. Д., Какнаева М. С.
Нижегородский государственный университет имени Н. И. Лобачевского
г. Нижний Новгород, Россия

ОЦЕНКА ПОПУЛЯЦИОННЫХ ИММУННЫХ И МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК АМФИБИЙ В БИОМОНИТОРИНГЕ УРБАНИЗИРОВАННОЙ ТЕРРИТОРИИ

Исследование направлено на мониторинг изменений врожденного и адаптивного иммунитета классических зооиндикаторов (*Pelophylax ridibundus*) в загрязненных условиях водной среды. Выявлено волнообразное изменение показателей лейкоцитарного профиля крови, свидетельствующее о превалирующей роли неспецифических факторов иммунной защиты и недостаточном ресурсе адаптационных механизмов; снижение функциональной активности гуморального иммунитета, проявляющиеся снижением уровня крупных иммунных комплексов и преобладанием в сыворотке крови мелких иммунных комплексов. Отражением физиологической реакции на стрессорное воздействие окружающей среды являлось увеличение индекса почек, сердца и селезенки амфибий, и снижение индекса гонад.

Ключевые слова: *Pelophylax ridibundus*, биоиндикация, лейкограмма, лейкоцитарные индексы, иммунные комплексы, морфофизиологические индикаторы.

Romanova E. B., Plotnikova V. D., Kaknaeva M. S.
Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod
Nizhni Novgorod, Russia

EVALUATION OF IMMUNE AND MORPHOPHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF AMPHIBIAN POPULATION OF AN URBANIZED AREA IN BIOMONITORING

The study is aimed at monitoring changes in the innate and adaptive immunity of classical bioindicators (*Pelophylax ridibundus*) in conditions of pollution of the aquatic environment. A wave-like change in the parameters of the leukocyte profile of the blood was revealed, indicating the predominant role of nonspecific factors of immune protection and insufficient resource of adaptive mechanisms; a decrease in the functional activity of humoral immunity, manifested by a decrease in the level of large circulating immune complexes and the predominance of small circulating immune complexes in the blood serum. An increase in the amphibian kidney, heart and spleen index and a decrease in the gonad index were a reflection of the physiological response to environmental stress.

Key words: *Pelophylax ridibundus*, bioindication, WBC (white blood cells), leukocytal index, circulating immune complexes, morphophysiological indicators.

Введение

Реакция организма на воздействие экологических факторов сопровождается изменением функционального состояния ключевых защитных систем организма, к которым относятся иммунная и гематологическая системы. Выявление механизмов и закономерностей функционирования этих систем, а также динамики популяций, биоценозов, экосистем, является одной из важнейших задач экологической физиологии (факториальной экологии). Иммунная система служит точным показателем состояния здоровья и уровня стресса живых организмов. Онтогенетическая регуляция иммунной системы амфибий обеспечивает максимальные уровни защиты организма в природных условиях водной среды. Специфические иммунные ответы максимальны весной и осенью, несколько снижаются летом и резко зимой, когда амфибии, обитающие в умеренно-континентальном климатическом поясе, впадают в спячку и энергия полностью направляется на обеспечение функционирования сердечно-сосудистой системы и выживания организма. Такое сезонное изменение активности основных иммунных ответов экотермных видов, по всей видимости, призвано обеспечить надлежащее гармоничное и совершенное функционирование адаптивных систем организма (Raffel et al., 2006; Kobolkuti et al., 2012). Нарастающий пресс антропогенного воздействия с усилением загрязнения водных объектов приводит, по-видимому, к дополнительной нагрузке на иммунную систему организма за счет химических загрязнителей.

Цель работы – оценка показателей функциональной активности иммунитета (лейкоцитарного профиля, уровня циркулирующих иммунных комплексов) и морфофизиологических параметров (индексов печени, почек, сердца, селезенки, гонад) озерных лягушек урбанизированной территории, для уточнения реакции организма на особенности гидрохимического состава водной среды.

Материалы и методы

Объектом исследования являлись выборки из популяции озерных лягушек (*Pelophylax ridibundus*) оз. Силикатное (г. Нижний Новгород, Сормовский район, с. ш. 56.370912, в. д. 43.777608) в период с 2021 по 2023 гг. В 2021 г. собрано 24

особи, в 2022 г. – 16 особей, в 2023 г. – 18 особей. Всего исследовано 58 особей. Оз. Силикатное – искусственный водоем возле завода по производству железобетонных конструкций. Образован на месторождении кварцевого песка на месте болота. Расположено в зоне многоэтажной застройки, испытывает значительную антропогенную и высокую нагрузку, автотранспортное и хозяйственно-бытовое загрязнение. Гидрохимический анализ проводили в лаборатории с помощью спектрофотометра Nach DR-2800 (HACH LANGE GmbH, Германия). Оценивали концентрации (мг/л) следующих показателей загрязнения: железо, марганец, медь, хром, нитраты, нитриты, сульфаты, сульфиды, никель, кобальт, цинк, свинец.

Индексы внутренних органов (печень, почки, сердце, селезенка, гонады, тимус) вычисляли как отношение массы органа к массе тела (‰) (Шварц и др., 1968). Определение уровня циркулирующих иммунных комплексов (ЦИК) в сыворотке крови проводилось с помощью метода селективной преципитации в растворе полиэтиленгликоля (ПЭГ) (Гриневиц, Алферов, 1981). Крупные ЦИК определяли с использованием 3,75% раствора ПЭГ, мелкие – с использованием 7% раствора ПЭГ. Оптическую плотность раствора оценивали спектрофотометрически при разных длинах волн – 200 нм, 280 нм, 350 нм и 450 нм. Индекс укрупнения ЦИК рассчитывался как отношение крупных иммунных комплексов к мелким. Для подсчета лейкоцитарной формулы у всех особей взята кровь из сердца и приготовлены мазки. Препараты высушивали на воздухе, фиксировали в спирте, окрашивали по Романовскому – Гимзе (Лабораторные методы..., 1987). Подсчет лейкоцитов осуществляли на микроскопе Meiji Techno (Япония, иммерсия, ув. х 1500) и электронного гематологического счетчика С-5М. На основании лейкоцитарной формулы были рассчитаны интегральные лейкоцитарные индексы (отн. ед): кровно-клеточный показатель, *ККП*; реактивный ответ нейтрофилов, *РОН*; лимфоцитарно-гранулоцитарный индекс, *ИЛГ*; индекс соотношения нейтрофилов и лимфоцитов, *ИСНЛ*; индекс соотношения лимфоцитов и эозинофилов, *ИСЛЭ*; индекс соотношения нейтрофилов и эозинофилов, *ИСНЭ*; индекс сдвига лейкоцитов, *ИСЛ*; индекс ядерного сдвига нейтрофилов, *ИЯСН*. Критериями согласия оценивали нулевую гипотезу о соответствии анализируемых показателей нормальному распределению. Поскольку полученное значение p для данных критериев оказалось меньше принятого критического уровня ($\alpha < 0,05$), то нулевая гипотеза была отклонена и принята альтернативная гипотеза – распределение показателей считать отличающимся от нормального. С учетом вида распределения центральные тенденции и рассеяние изученных показателей описывали медианой (Me) и интерквартильным размахом (IQR) (значения 25-го и 75-го перцентилей). Дальнейший анализ данных при анализе межгодовых различий проводили с расчетом критерия Уилкоксона (W). За величину уровня статистической значимости принимали $\alpha = 0,05$.

Результаты и их обсуждение

Изменчивость иммуногематологических и морфофизиологических показателей озерных лягушек изучалась путем сравнения трех выборок из

популяции. Парное сравнение лейкоцитов озерных лягушек в динамике трехлетнего мониторинга выявило изменение лейкоцитарного профиля по таким показателям, как сумма нейтрофилов ($W_{2-3} = 3,46, p = 0,0005$), базофилов ($W_{2-3} = 2,38, p = 0,02$) и лейкоцитов ($W_{2-3} = 2,90, p = 0,004$) (табл. 1).

Совокупность гранулоцитов, среди которых большую долю составляют нейтрофильные гранулоциты, обеспечивает реакции врожденного иммунитета. Возрастание уровня нейтрофилов в крови лягушек в период наблюдений свидетельствует о повышении неспецифической защитной системы крови в ответ на раздражающие стрессовые факторы среды. Повышенное содержание сегментоядерных нейтрофильных гранулоцитов иллюстрирует развитие в организме воспалительных процессов (Меркулова, 2012; Пескова, 2005), что подтверждается и увеличением в крови доли моноцитов, отражающих усиление фагоцитарных реакций при острых инфекциях организма. В динамике трехлетнего мониторинга выявлено как возрастание доли лимфоцитов (2022 г.), свидетельствующее об активации специфических реакций иммунной системы организма, так и последующее уменьшение их относительного содержания (2023 г.).

Таблица 1

Лейкограмма озерных лягушек в динамике трехлетнего мониторинга

| Год | Лейкоцитарный состав клеток (Me / IQR) | | | | |
|----------------------|---|---|---|---|---|
| | Нейтрофилы | Эозинофилы | Базофилы | Моноциты | Лимфоциты |
| 1. 2021 | 9,5 / 9,5 | 7,0/9,0 | 7,0/7,0 | 3,0/2,5 | 66,0/9,5 |
| 2. 2022 | 6,0 /4,0 | 5,0/4,5 | 3,0/4,0 | 4,0/2,0 | 78,5/7,0 |
| 3. 2023 | 12,0 / 10,0 | 5,0/2,0 | 5,5/1,0 | 4,5/3,0 | 70,0/12,0 |
| <i>W, p-значение</i> | $W_{1-2} = 2,22,$ $p = 0,03$ $W_{1-3} = 0,65,$ $p = 0,52$ $W_{2-3} = 3,46,$ $p = 0,0005$ | $W_{1-2} = 1,22,$ $p = 0,22$ $W_{1-3} = 1,42,$ $p = 0,16$ $W_{2-3} = 0,45,$ $p = 0,65$ | $W_{1-2} = 2,07,$ $p = 0,04$ $W_{1-3} = 0,44,$ $p = 0,66$ $W_{2-3} = 2,38,$ $p = 0,02$ | $W_{1-2} = 0,78,$ $p = 0,43$ $W_{1-3} = 2,23,$ $p = 0,03$ $W_{2-3} = 1,85,$ $p = 0,06$ | $W_{1-2} = 3,21,$ $p = 0,001$ $W_{1-3} = 0,50,$ $p = 0,62$ $W_{2-3} = 2,90,$ $p = 0,004$ |

Примечание: Me – медиана; IQR – интерквартильный размах; W – критерий Уилкоксона, p – уровень значимости.

Интегральная оценка системы крови получена с помощью лейкоцитарных интегральных индексов, рассчитанных на основе данных лейкоцитарного состава крови амфибий (Romanova et al., 2019). Вначале отметим постоянство индекса $РОН$, подтверждающее отсутствие радикальной перестройки соотношения нейтрофильных гранулоцитов разной степени зрелости в крови лягушек в наблюдаемый период. В динамике трех лет не изменялся и показатель соотношения лимфоцитов к эозинофилам, $ИСЛЭ$. Напротив, интегральные показатели $ККП$ ($W_{2021-2022} = 3,21, p = 0,001$), $ИСНЛ$ ($W_{2021-2022} = 2,74, p = 0,006$), $ИСЛ$ ($W_{2021-2022} = 3,36, p = 0,001$), $ИЯСН$ ($W_{2021-2023} = 2,20, p = 0,03$; $W_{2022-2023} = 2,22, p = 0,03$) снижались за счет уменьшения относительного содержания эозинофилов и сегментоядерных нейтрофилов. Известно, что соотношение нейтрофилов к лимфоцитам изменяется в ответ на внешние стрессоры, включая неблагоприятные климатические или погодные явления, загрязнение, усиленное

размножение, антропогенный пресс или заражение паразитами, и в экофизиологических исследованиях соотношение этих клеток используется как надежная мера физиологического стресса, указывая на взаимодействие между иммунитетом, физиологией и экологией вида (Davis et al.; 2008). Сравнительный анализ индекса *ИСНЛ* трех выборок лягушек выявил снижение (2021 г.) и последующее повышение этого показателя (2023 г.), что иллюстрировало усиление стрессового воздействия среды и более выраженную активацию неспецифической защитной системы крови за счет суммарного вклада гранулоцитарных клеток. Дополнительную информацию при оценке адаптивных возможностей организма можно получить при расчете интегральных лейкоцитарных индексов: *ИСЛ* – отражающего адекватность и своевременность иммунного ответа и *ИЛГ* – отражающего его сбалансированность. Повышение показателя *ИЛГ* ($W_{2021-2022} = 3,10, p = 0,002$) за счет возрастания в крови доли лимфоцитов, свидетельствовало о нарастающей тенденции к завершенности адаптивных реакций в условиях химического загрязнения. С другой стороны, волнообразный характер изменения индекса *ИСЛ* (снижение, 2022 г. и повышение, 2023 г.) свидетельствовал о преобладающей роли неспецифических факторов иммунной защиты и недостаточном ресурсе адаптационных механизмов организма, за счет отставания клеток лимфоцитарно-моноцитарного ряда.

Иммунные комплексы являются одним из продуктов формирования иммунного ответа организмом. Измерение уровня циркулирующих комплексов позволяет оценить способность иммунной защиты организма. Установлено снижение уровня крупных ($W_{2021-2023} = 2,37, p = 0,02$), мелких ($W_{2021-2023} = 3,77, p = 0,0002$) ЦИК в сыворотке крови лягушек, а также индекса укрупнения ($W_{2021-2023} = 2,77, p = 0,006$), что иллюстрирует как формирование иммунных комплексов (АГ–АТ) с разной константой седиментации в ответ на поступление из внешней среды поллютантов, так и снижение функциональной активности гуморального иммунного ответа амфибий в 2023 г. по сравнению с 2021 г. (табл. 2). При этом преобладание в сыворотке крови лягушек мелких иммунных комплексов в целом свидетельствует о недостаточной работе иммунной системы организма, поскольку мелкие комплексы не в состоянии активировать комплемент, не поглощаются фагоцитами, циркулируют в крови и откладываются субэндотелиально, повреждая мембраны клеток измененных тканей (Добротина, Копытова, 2004).

Поскольку при разных условиях эксперимента (использование широкого диапазона длин волн при определении оптической плотности раствора) выявляются иммунные комплексы с разной константой седиментации, полученные результаты позволяют полагать, что в более загрязненных условиях водной среды у озерных лягушек может происходить не только количественная, но и качественная перестройка функциональной активности иммунной системы. Повышенное образование мелких иммунных комплексов в сыворотке крови может быть связано с нарушением процесса их уничтожения

(элиминации); с увеличением количества поступающих в организм чужеродных антигенов; а также со снижением реактивности иммунной системы.

Таблица 2

Уровень иммунных комплексов (Me/IQR) в периферической крови озерных лягушек в динамике трехлетнего мониторинга

| Показатель | Год наблюдений | | |
|-----------------------------|---|---------------|---------------|
| | 1. 2021 | 2. 2022 | 3. 2023 |
| Крупные ЦИК, усл. ед./10 мл | 12,83 / 22,49 | 9,07 / 11,61 | 7,03 / 14,67 |
| W, p – значение | $W_{1-2} = 1,90, p = 0,06; W_{1-3} = 2,37, p = 0,02; W_{2-3} = 0,51, p = 0,61$ | | |
| Мелкие ЦИК, усл. ед./10 мл | 25,76 / 25,96 | 19,17 / 17,59 | 12,67 / 18,46 |
| W, p – значение | $W_{1-2} = 2,80, p = 0,005; W_{1-3} = 3,77, p = 0,0002; W_{2-3} = 1,63, p = 0,10$ | | |
| Индекс укрупнения | 0,70 / 0,67 | 0,51 / 0,48 | 0,66 / 0,48 |
| W, p – значение | $W_{1-2} = 0,30, p = 0,76; W_{1-3} = 2,77, p = 0,006; W_{2-3} = 1,70, p = 0,09$ | | |

Примечание: Me – медиана; IQR – интерквартильный размах; W – критерий Уилкоксона, p – уровень значимости.

Относительная масса внутренних органов косвенно позволяет судить о физиологическом состоянии организма в условиях обитания (Шварц, 1968). При оценке морфофизиологических параметров органов лягушек в динамике трехлетних наблюдений были выявлены статистически важные различия (табл. 3).

Таблица 3

Значение интегральных индексов внутренних органов (Me/IQR) озерных лягушек в динамике трехлетнего мониторинга

| Показатель | Год наблюдений | | |
|---------------------|---|--------------|---------------|
| | 1. 2021 | 2. 2022 | 3. 2023 |
| Индекс сердца, ‰ | 3,14 / 0,88 | 3,98 / 1,51 | 3,92 / 3,30 |
| W, p – значение | $W_{1-2} = 2,33, p = 0,02; W_{1-3} = 2,77, p = 0,01; W_{2-3} = 1,6, p = 0,11$ | | |
| Индекс печени, ‰ | 23,68 / 8,57 | 27,18 / 5,31 | 29,18 / 29,42 |
| W, p – значение | $W_{1-2} = 1,65, p = 0,10; W_{1-3} = 1,89, p = 0,06; W_{2-3} = 0,98, p = 0,33$ | | |
| Индекс почек, ‰ | 4,17 / 1,21 | 5,15 / 2,89 | 8,00 / 27,89 |
| W, p – значение | $W_{1-2} = 2,43, p = 0,02; W_{1-3} = 3,20, p = 0,001; W_{2-3} = 1,76, p = 0,08$ | | |
| Индекс селезенки, ‰ | 1,48 / 2,02 | 2,88 / 2,41 | 2,22 / 5,85 |
| W, p – значение | $W_{1-2} = 2,17, p = 0,03; W_{1-3} = 1,89, p = 0,06; W_{2-3} = 0,72, p = 0,47$ | | |
| Индекс гонад, ‰ | 12,90 / 9,57 | 5,04 / 7,83 | 10,11 / 29,56 |
| W, p – значение | $W_{1-2} = 2,12, p = 0,03; W_{1-3} = 0,89, p = 0,37; W_{2-3} = 2,17, p = 0,03$ | | |

Примечание: Me – медиана; IQR – интерквартильный размах; W – критерий Уилкоксона, p – уровень значимости.

Так, установлено увеличение индекса почек ($W_{2022-2023} = 2,43, p = 0,02; W_{2021-2023} = 3,20, p = 0,001$), иллюстрирующее интенсификацию обмена веществ организма амфибий. Выявлено увеличение массы сердца и селезенки амфибий

($W_{2021-2022} = 2,33, p = 0,02$; $W_{2021-2022} = 2,17, p = 0,03$), свидетельствующее об усилении функциональной нагрузки на организм. Напротив, последующее снижение индекса сердца ($W_{2021-2023} = 2,77, p = 0,01$) могло быть вызвано уменьшением нагрузки и повышением резистентности организма к условиям среды (Марченковская, 2005.). Отсутствие изменений относительной массы печени – индикатора напряженности энергетического обмена (Ковалев, 1972), свидетельствует о сопоставимом токсическом воздействии и отсутствии колебаний уровня метаболических процессов в организме амфибий. Однако следует отметить наметившуюся тенденцию снижения индекса гонад ($W_{2021-2022} = 2,12, p = 0,03$; $W_{2022-2023} = 2,17, p = 0,03$) по отношению к первоначальному сроку наблюдений (2021 г.).

Качество водной среды популяции озерных лягушек оз. Силикатное, за период наблюдений значительно изменилось. Так, в 2021 году УКИЗВ составлял 7,15 (4-ый класс, грязная, разряд «б»), в 2022 – 8,82 (4-ый класс, грязная, разряд «в»). В 2023 г. ситуация улучшилась, УКИЗВ = 3,6 (3-ий класс, очень загрязненная, разряд «в»). При этом отметим повышение в водном объекте содержания нитратов (3,2 мг/мл) и ионов никеля (0,0045 мг/л) на фоне снижения концентрации остальных загрязнителей.

Полученные результаты позволяют заключить, что в специфических гидрохимических условиях среды в динамике трехлетнего мониторинга у озерных лягушек отмечена более выраженная функциональность клеточной неспецифической резистентности организма, проявляющаяся возрастанием нейтрофильных гранулоцитов, и снижение гуморального иммунитета, на что указывает низкий уровень циркулирующих иммунных комплексов. В качественных и количественных перестройках активности иммунной системы амфибий и адаптации организма к комплексу воздействующих экологических факторов среды наиболее важная роль принадлежит реакциям клеточного иммунитета.

ПРИМЕЧАНИЯ

Гриневич Ю. А., Алферов А. Н. Определение иммунных комплексов в крови онкологических больных // Лабораторное дело. 1981. № 8. С. 493–496.

Добротина Н. А., Копытова Т. В. Эндоинтоксикация организма человека: методологические и методические аспекты: Учебное пособие. Нижний Новгород: Изд-во ННГУ, 2004. 72 с.

Ковалев И. Е., Сергеев П. В. Введение в иммунофармакологию. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1972. 143 с.

Лабораторные методы исследования в клинике / под ред. проф. В. В. Меншикова. М.: Медицина, 1987. 368 с.

Лавриненко В. А., Бабина А. В. Физиология крови для студентов КРИ. Новосибирск: Изд-во НГУ, 2015. 116 с.

Марченковская А. А. Влияние урбанизации на морфофизиологические показатели некоторых видов земноводных // Экология фундаментальная и

прикладная. Проблемы урбанизации: материалы междунар. науч.-практ. конф. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2005. С. 215–217.

Меркулова И. П. Патофизиология системы крови: учеб.-метод. пособие. Минск: МГЭУ им. А. Д. Сахарова, 2012. 120 с.

Пескова Т. Ю. Адаптационная изменчивость земноводных в антропогенно загрязненной среде // Известия вузов. Северо-Кавказский регион. Серия: Естественные науки. 2005. № 3. С. 66–70.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 387 с.

Davis A. K., Maney D. L., Maerz J. C. The use of leukocyte profiles to measure stress in vertebrates: A review for ecologists // Functional Ecology. 2008. Vol. 22. P. 760–772.

Kobolkuti L., Cadar D., Czirjak G., Niculae M., Kiss T., Sandru C., Spinu M. The Effects of Environment and Physiological Cyclicity on the Immune System of Viperinae // The Scientific World Journal. 2011. Vol. 2012. P. 6.

Raffel T. R., Rohr J. R., Kiesecker J. M., Hudson P. J. Negative effects of changing temperature on amphibian immunity under field conditions // Functional Ecology. 2006. Vol. 20. P. 819–828.

Romanova E. B., Shapovalova K. V., Ryabinina E. S., Gelashvili D. B. Leukocytic indices and macronucleus in erythrocytes as population markers of the immune status of *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Amphibia: Ranidae) living in various biotopic conditions // Biology Bulletin. 2019. Vol. 46. №. 10. P. 1230–1238.

УДК 597.8

Свинин А. О.¹, Матюшова М. И.², Ермаков О. А.³, Литвинчук С. Н.⁴

¹*Тюменский государственный университет
г. Тюмень, Россия*

²*Санкт-Петербургский государственный университет
г. Санкт-Петербург, Россия*

³*Пензенский государственный университет
г. Пенза, Россия*

⁴*Институт цитологии РАН
г. Санкт-Петербург, Россия*

ОСОБЕННОСТИ ЭЛИМИНАЦИИ ГЕНОМА У ГИБРИДОВ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК ИЗ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СИСТЕМ СЕВЕРА ПОВОЛЖЬЯ

В работе приведены данные по молекулярно-генетической структуре и характеру продуцируемых гамет у гибридогенной съедобной лягушки с севера Волжского бассейна. Обсуждается мозаичное распространение выявленных у

гибридов аллелей и гаплотипов трех криптических видов (*P. ridibundus*, *P. cf. bedriagae* и *P. kurtmuelleri*). Отмечается взаимосвязь между наличием аллелей *P. cf. bedriagae* и *P. kurtmuelleri* в геноме особей съедобной лягушки и типом продуцируемых ими гамет. Обсуждаются существующие гипотезы элиминации генома.

Ключевые слова: гибридогенез, *Pelophylax esculentus* complex, полуклональное размножение, гаметогенез.

*Svinin A. O.*¹, *Matsiushova M. I.*², *Ermakov O. A.*³, *Litvinchuk S. N.*⁴

¹*University of Tyumen*
Tyumen, Russia

²*Saint Petersburg State University*
Saint Petersburg, Russia

³*Penza State University, Penza, Russia*

⁴*Institute of cytology RAS*
Saint Petersburg, Russia

GENOME ELIMINATION PECULIARITIES OF WATER FROG HYBRIDS FROM POPULATION SYSTEMS INHABITED NORTHERN PART OF THE VOLGA REGION

The genetic structure and gametogenesis peculiarities in the hybridogenetic edible frog from the north of the Volga basin were presented. The presence of alleles and haplotypes of three cryptic marsh frog species in hybrids (*P. ridibundus*, *P. cf. bedriagae*, and *P. kurtmuelleri*) and their mosaic distribution were revealed. A relationship between the genome elimination features and the genetic structure of individuals was noted. Recent hypotheses on genome elimination are discussed.

Key words: hybridogenesis, *Pelophylax esculentus* complex, hemiclonal reproduction, gametogenesis.

Введение

Клональное размножение известно для нескольких десятков видов эктотермных позвоночных животных (Avisе, 2008; 2015) и тесно сопряжено с эндорепликацией и элиминацией генома, молекулярные механизмы которых до сих пор остаются недостаточно изученными, несмотря на широкую представленность в природе (Dedukh, Krasikova, 2022). Среди клональных позвоночных зеленые лягушки (Anura: *Pelophylax*) рассматриваются в качестве классической модели полуклонального воспроизводства, впервые обнаруженного у рыб рода *Poeciliopsis* (Schultz, 1969). Особи гибридогенного происхождения, относящиеся к таксонам *Pelophylax esculentus*, *P. hispanicus* и *P. grafi*, несут в себе нерекombинирующие геномы родительских видов, один из которых избирательно элиминируется в процессе гаметогенеза (Tunner, 1974). При этом гибридогенные лягушки рода *Pelophylax* демонстрируют широкий спектр паттернов элиминации генома в пределах ареалов, но не

проявляют различий в характере элиминации между полами, что отличает их от полуклональных рыб рода *Poeciliopsis* (Dedukh, Krasikova, 2022).

Наиболее широко распространены и детально изучены популяционные системы так называемого *Pelophylax esculentus* комплекса, который состоит из двух родительских видов: озёрной, *P. ridibundus sensu lato*, и прудовой, *P. lessonae*, лягушек, и их полуклонального гибрида, съедобной лягушки, *P. esculentus* (Plötner, 2005). Съедобные лягушки в западной и центральной частях ареала характеризуются очаговой полиплоидизацией, результатом которой являются популяционные системы, включающие диплоидных и триплоидных особей, также размножающихся полуклонально (у триплоидов элиминируется хромосомный набор, представленный одной копией) (Plötner, 2005; Dedukh et al., 2015; 2017). Молекулярные и цитогенетические механизмы элиминации генома у *P. esculentus* до сих пор остаются слабо исследованными. Известно, что элиминация генома происходит за счёт формирования элиминационных телец во время интерфазы (Chmielewska et al., 2018). Также предполагается, что различия в длинах центромерного повтора *RrS1* у *P. ridibundus* и *P. lessonae* ведут к более успешному прикреплению хромосомного набора *P. ridibundus* к веретену деления что обуславливает их сравнительно редкую элиминацию (Marracci et al., 2011). Кроме того, была предложена модель вытеснения генома одного родительского вида другим в гоноцитах (Hotz et al., 1985), которая, однако, не согласуется с обнаружением амфиспермии у гибридов (часть гамет несёт геном прудовой лягушки, тогда как другая часть – геном озерной) (Vinogradov et al., 1991).

В последнее время выявлено, что озерная лягушка, *P. ridibundus sensu lato*, один из родительских видов *P. esculentus*, представлена в пределах перекрытия ареала со вторым родительским видом (*P. lessonae*) несколькими криптическими видами: анатолийским, *P. cf. bedriagae*, балканским, *P. kurtmuelleri*, и центральноевропейским, *P. ridibundus* (Akin et al., 2010; Ualiyeva et al., 2022; Litvinchuk et al., 2024). Это в значительной мере усложняет картину элиминации у гибридов, произошедших от разных криптических видов озерной лягушки. Существование различных типов популяционных систем (в которых гибриды, сосуществуя с одним или сразу обоими родительскими видами стабильно воспроизводятся), и генетическое разнообразие одного из родительских видов создает предпосылки для изучения возможной связи между характером элиминируемого генома у гибридов и их генетическими особенностями, на что и направлено данное исследование.

Материалы и методы

Сэмплинг. Сбор материала был проведен в рамках исследований популяционных систем зеленых лягушек в весенне-летние полевые сезоны 2012-2019 гг. в водоемах, расположенных в бассейнах р. Юнги, Большой и Малой Кокшаги, Илети, входящих в волжский водосборный бассейн (Svinin et al., 2021). Всего было отловлено более 1300 особей зеленых лягушек из 68 локалитетов, из которых 210 экземпляров были определены как съедобные лягушки, *P. esculentus*. Для анализа гаметогенеза было отобрано 36

половозрелых самцов, в ходе которого применялись и цитометрические, и молекулярно-генетические методы.

Проточная ДНК-цитометрия. Проведен анализ клеточной суспензии, полученной из семенников взрослых животных. Для получения суспензии сперматозоидов семенники препарировали в капле раствора Версена. Также были приготовлены суспензии клеток крови в растворе Версена (1-2 млн. клеток на 1 мл). Суспензии клеток семенника и крови смешивали в различных пропорциях. Для окрашивания проб к 1 мл суспензии клеток с концентрацией 1 млн./мл добавляли раствор Тритона X-100 (до концентрации 0,1%), $MgCl_2$ (до концентрации 15 мМ), а затем 20 мкг этидиум бромид и 40 мкг оливомицина. Измерения проведены в Институте цитологии РАН (г. Санкт-Петербург) с помощью проточного микрофлуориметра. Данные представлены в виде абсолютных значений (пг) или в виде условных единиц, рассчитанных на основе сравнения с геномом травяной лягушки *Rana temporaria*. Подробно метод описан в работе Vinogradov et al. (1991).

Мультиплексная ПЦР, ПЦР и секвенирование. ДНК выделена из дистальных фаланг пальцев зеленых лягушек, зафиксированных в 70% этаноле. Определение видовой принадлежности (в том числе для криптических видов) проведена с помощью мультипраймерной тест-системы. Такие системы разработаны для первого интрона ядерного сывороточного альбумина (*SAI-1*) и первой субъединицы цитохром-*c*-оксидазы (*COI*) видов (Erмаkov et al., 2019). Выделение ДНК проведено солевым методом с добавлением протеиназы К (Aljanabi, Martinez, 1997). ПЦР-смесь (25 мкл) содержала 50-100 нг ДНК, по 0,5 мкМ каждого праймера, 0,2 мМ dNTPs, 1,5 мМ $MgCl_2$, 2,5 мкл $10 \times$ ПЦР-буфера (10 мМ Трис-НСl, рН 8,3, 50 мМ КСl), и 2 единицы Таq-полимеразы. ПЦР проводили при 94 °С – 30 сек., 60 °С и 62 °С (для *SAI-1* и *COI* соответственно) – 30 сек. и 72 °С – 30 сек. (30 циклов). Различия в длинах амплифицированных фрагментов для разных видов (80-306 п.н.) при проведении электрофореза в полиакриламидном геле позволяют диагностировать вид зеленых лягушек (Erмаkov et al., 2019). Было также проведено секвенирование второй субъединицы НАДН-дегидрогеназы (ND2) (1038 п.н.). Секвенирование гена ND2 проведено на автоматическом секвенаторе ABI 3500 (Applied Biosystems) с добавлением праймеров, которые использованы при амплификации: прямой ND2L1 5'-AAG CTT TTG GGC CCA TAC CCC-3' и обратный ND2H1 5'-GCA AGT CCT ACA GAA ACT GAA G-3'. ПЦР проведена при начальной денатурации в течение 1 мин при 95 °С, затем 32 циклах при 95 °С в течение 30 сек., 60 °С в течение 30 сек., 72 °С в течение 60 сек. и 72 °С в течение 5 мин. Последовательности ND2 депонированы в GenBank NCBI под номерами: MN808383-MN808427 (Svinin et al., 2021).

Результаты и их обсуждение

Процент гаплоидных клеток, продуцируемых гибридами, составил в среднем 37% (0-85%), тогда как для родительских видов он составил 64-87% (Svinin et al., 2021), что свидетельствует о существенных сдвигах в фертильности гибридов с севера Поволжья. Стерильные гибриды составляли

23% от всех исследованных, три особи продуцировали гаметы, содержащие промежуточные значения размера генома, что соответствовало типичным рекомбинантным гаметам. Фертильные самцы гибридов преимущественно производили гаметы, содержащие геном озерной лягушки (75%), тогда как всего три особи продуцировали гаметы с геномом прудовой лягушки (4%).

Молекулярно-генетический анализ показал, что в исследуемых популяционных системах у гибридов присутствуют аллели ядерной ДНК и гаплотипы митохондриальной ДНК четырех таксонов зеленых лягушек: центральноевропейской озерной, *P. ridibundus*, анатолийской, *P. cf. bedriagae*, балканской, *P. kurtmuelleri*, и прудовой, *P. lessonae*. Из 36 исследуемых в данной работе гибридов, 15 самцов имели мтДНК *P. ridibundus*, 12 самцов – гаплотипы *P. lessonae*, 8 самцов – *P. cf. bedriagae* и только один имел гаплотип *P. kurtmuelleri* (MN808385). Первый интрон сывороточного альбумина (SAI-1) ядерной ДНК преимущественно представлен аллелями центральноевропейского вида *P. ridibundus*, тогда как аллели *P. cf. bedriagae* обнаружены лишь у двух особей. В данной работе не было проведено секвенирования фрагмента ядерного гена, что делает невозможным ответ на вопрос о наличии аллелей балканского вида *P. kurtmuelleri*. Приуроченность особей с гаплотипами и аллелями *P. cf. bedriagae* и *P. kurtmuelleri* к антропогенным водоемам (водохранилищам и рыбопродуктивным прудам) и спорадическая встречаемость таких аллелей, выявленная на более объемном материале (Svinin et al., 2021), может свидетельствовать об интродукции озерных лягушек при зарыблении водоемов, либо о клинальной изменчивости, проявляющейся в уменьшении встречаемости аллелей восточной формы при продвижении с юга на север и с востока на запад.

Тем не менее, выявленная мозаичность в распределении генотипов, наиболее резко выраженная на севере Волжского бассейна, позволяет сравнить характер элиминации у гибридов, имеющих разную генетическую структуру. Самцы наиболее часто встречающегося генотипа с аллелями и гаплотипами *P. ridibundus* (R/RL; 42%) производили преимущественно гаметы, содержащие геном озерной лягушки (73%), тогда как 27% были стерильными. Такая же картина наблюдалась и у гибридов, имеющих митохондриальную ДНК от прудовой лягушки (L/RL; 33%): 92% особей продуцировали сперматозоиды с геномом *P. ridibundus*, одна особь оказалась стерильной. Особи с гаплотипами анатолийского вида, представленные семью экземплярами (B/RL; 19%), продуцировали также гаметы с геномом озерной лягушки (71%), однако две особи были стерильными. Самец, имеющий аллели и гаплотип анатолийской формы (B/BL), обнаруженный в водоеме близ поселка городского типа Медведево, также продуцировал гаметы с геномом озерной лягушки. Наиболее интересный результат получен для особи, имеющей гаплотип *P. kurtmuelleri* и ядерную ДНК анатолийской *P. cf. bedriagae*, продуцирующей гаметы, содержащие геном *P. lessonae*.

Таким образом, анализ гамет с учетом генетики гибридов выявил элиминацию генома *P. lessonae* особями, имеющими в соматических клетках

аллели *P. ridibundus*, тогда как генотип с аллелями *P. cf. bedriagae* в одном случае элиминировал из гоноцитов хромосомный набор *P. ridibundus*. Образующие одну из широчайших гибридных зон среди позвоночных, анатолийская, *P. cf. bedriagae*, и центральноевропейская, *P. ridibundus*, озерные лягушки, вероятно, могут вносить вклад в характер элиминации геномов у их гибридов, возникающих от скрещиваний с прудовой лягушкой. Данное предположение, сделанное на основе анализа небольшого материала из популяционных систем севера Волжского бассейна, несомненно, требует дальнейшей проверки с увеличением числа экземпляров и популяционных систем и проведением экспериментальных скрещиваний в лабораторных условиях.

В предыдущих исследованиях было показано, что гибридизация родительских видов с территории севера Поволжья ведет к формированию гибридов (F_1), воспроизводящихся полуклонально (Dedukh et al., 2019). Несмотря на высокую нестабильность в элиминации генома, гибриды F_1 содержат процент способных к элиминации генома предшественников гамет, сравнимый с головастиками от скрещиваний гибридов с родительскими видами из популяционных систем L-E и R-L-E-типов. Вероятно, первичная гибридизация ведет к формированию полуклональных гибридов, наиболее успешные линии которых сохраняются в популяциях и формируют стабильные популяционные системы L-E- и R-L-E-типов.

Следует особо отметить результаты Л. Бергера некоторых скрещиваний зеленых лягушек (Berger, 1970; 1971). Гибриды при возвратном скрещивании с прудовой лягушкой дали потомство, состоящее исключительно из гибридов, что характерно для полуклонального размножения (Berger, 1970). Однако в четырех скрещиваниях гибридов F_1 (20b, 12, 17a, 20a, 24c, таблица 3, Berger, 1971) с прудовой лягушкой (*P. lessonae* x *P. esculentus*) и гомотипического (*P. esculentus* x *P. esculentus*) в полученном потомстве наблюдались отклонения от предполагаемого результата и в первом варианте скрещиваний получился экземпляр с фенотипом *P. lessonae* (0,5%), а во втором – экземпляры с фенотипом съедобной лягушки (5%), что предполагает нарушение гаметогенеза и частичное изменение характера наследуемого генома. Если морфологическое определение лягушек для потомства верно, то результаты скрещиваний показывают, что в череде поколений существует нарушение молекулярных механизмов, ответственных за элиминацию генома и тип элиминируемого генома в клональных линиях может меняться, хотя и в небольшом числе зародышевых клеток (0,5-5,0%). Этот феномен может свидетельствовать также об эпигенетическом контроле элиминации генома и заслуживает более тщательного изучения и постановки новых лабораторных скрещиваний зеленых лягушек с молекулярно-генетическим анализом родителей и потомства. Например, для североамериканских амбистом был отмечен зависимый от температуры окружающей среды эффект удаления генома: при повышенной температуре воды случаев сохранения генома было больше (Bogart et al., 1989). Важно отметить, что это ещё один из возможных путей интрогрессии

генетического материала, наблюдаемого у родительских видов *P. esculentus* как из центральной (Plötner et al., 2008), так и восточной частей ареала (Ivanov et al., 2019), и возможное объяснение существования смешанных гамет (Vinogradov et al., 1991).

Несомненно, выявление закономерностей в характере элиминации генома полноценно возможно только при проведении анализа геномов в гоноцитах головастиков гибридов, полученных от разных лабораторных скрещиваний озерных лягушек *Pelophylax ridibundus sensu lato* и прудовых лягушек из разных частей ареала. Выявленные закономерности могут служить основой для транскриптомного анализа развивающихся гонад с целью выявления ключевых генетических механизмов, ведущих к избирательной элиминации геномов.

ПРИМЕЧАНИЯ

Akin C., Bilgin C. C., Beerli P., Westaway R., Ohst T., Litvinchuk S. N., Uzzell T., Bilgin M., Hotz H., Guex G.-D., Plötner J. Phylogeographic patterns of genetic diversity in eastern Mediterranean water frogs were determined by geological processes and climate change in the Late Cenozoic // *Journal of Biogeography*. 2010. Vol. 37. № 11. P. 2111–2124.

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

Avise J. C. Clonality: The Genetics, Ecology, and Evolution of Sexual Abstinence in Vertebrate Animals. Oxford: Oxford Univ. Press, 2008.

Avise J. C. Evolutionary perspectives on clonal reproduction in vertebrate animals // *The Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2015. Vol. 112. № 29. P. 8867–8873.

Berger L. Some characteristics of crosses within *Rana esculenta* complex in postlarval development // *Annales Zoologici*, 1970. Vol. 27. № 17. P. 373–416.

Berger L. Viability, sex and morphology of F₂ generation within forms of *Rana esculenta* complex // *Zoologica Poloniae*. 1971. Vol. 21. № 4. P. 345–393.

Bogart J. P., Elinson R. P., Licht L. E. Temperature and sperm incorporation in polyploid salamanders // *Science*. 1989. V. 246. P. 1032–1034.

Chmielewska M., Dedukh D., Haczkiwicz K., Rozenblut-Kościsty B., Kaźmierczak M., Kolenda K., Serwa E., Pietras-Lebioda A., Krasikova A., Ogielska M. The programmed DNA elimination and formation of micronuclei in germ line cells of the natural hybridogenetic water frog *Pelophylax esculentus* // *Sci. Rep.* 2018. Vol. 8 № 1. P. 7870.

Dedukh D., Litvinchuk S., Rosanov J., Mazepa G., Saifitdinova A., Shabanov D., Krasikova A. Optional Endoreplication and Selective Elimination of Parental Genomes during Oogenesis in Diploid and Triploid Hybrid European Water Frogs // *PLoS ONE*. 2015. Vol. 10. № 4.

Dedukh D., Litvinchuk S., Rosanov J., Shabanov D., Krasikova A. Mutual maintenance of di- and triploid *Pelophylax esculentus* hybrids in R-E systems: results

from artificial crossings experiments // BMC Evolutionary Biology. 2017. Vol. 17. № 1. P. 220.

Dedukh D., Litvinchuk J., Svinin A., Litvinchuk S., Rosanov J., Krasikova A. Variation in hybridogenetic hybrid emergence between populations of water frogs from the *Pelophylax esculentus* complex // PLoS ONE. 2019. Vol. 14. № 11. e0224759.

Dedukh D., Krasikova A. Delete and survive: strategies of programmed genetic material elimination in eukaryotes // Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society. 2022. Vol. 97. № 1. P. 195–216.

Ermakov O., Ivanov A., Titov S., Svinin A., Litvinchuk S. New multiplex PCR method for identification of east European green frog species and their hybrids // Russian Journal of Herpetology. 2019. Vol. 26. No. 6. P. 367–370.

Guerrini F., Bucci S., Ragghianti M., Mancino G., Hotz H., Uzzell T., Berger L. Genomes of two water frog species resist germ line exclusion in interspecies hybrids // Journal of Experimental Zoology. 1997. 279 (2). 163–176.

Hotz H., Mancino G., Bucci-Innocenti S., Ragghianti M., Berger L., Uzzell T. *Rana ridibunda* varies geographically in inducing clonal gametogenesis in interspecies hybrids // Journal of experimental Zoology. 1985. Vol. 236. № 2. P. 199–210.

Ivanov A. Yu., Ruchin A. B., Fayzulin A. I., Chikhlyayev I. V., Litvinchuk S. N., Kirillov A. A., Svinin A. O., Ermakov O. A. The first record of natural transfer of mitochondrial DNA from *Pelophylax* cf. *bedriagae* into *P. lessonae* (Amphibia, Anura) // Nature Conservation Research. 2019. Vol. 4. № 2. P. 125–128.

Litvinchuk S. N., Skorinov D. V., Ivanov A. Y., Ermakov O. A. Detection of Glacial Refugia and Post-Glacial Colonization Routes of Morphologically Cryptic Marsh Frog Species (Anura: Ranidae: *Pelophylax*) Using Environmental Niche Modeling // Diversity. 2024. Vol. 16. P. 94.

Marracci S., Michelotti V., Guex G.-D., Hotz H., Uzzell T., Ragghianti M. RrS1-like sequences of water frogs from Central Europe and around the Aegean Sea: chromosomal organization, evolution, possible function // J. Mol. Evol. 2011. Vol. 72. P. 368–382.

Plötner J. Die Westpaläarktischen Wasserfrösche. Bielefeld: Laurenti-Verlag, 2005. 161 s.

Plötner J., Uzzell T., Beerli P., Spolsky C., Ohst T., Litvinchuk S. N., Guex G.-D., Reyer H.-U., Hotz H. Widespread unidirectional transfer of mitochondrial DNA: a case in western Palaearctic water frogs // Journal of Evolutionary Biology. 2008. Vol. 21. № 3. P. 668–681.

Schultz R. J. Hybridization, unisexuality, and polyploidy in the teleost *Poeciliopsis* (Poeciliidae) and other vertebrates // Amer. Nat. 1969. Vol. 103. № 934. P. 605–619.

Svinin A. O., Dedukh D. V., Borkin L. J., Ermakov O. A., Ivanov A. Y., Litvinchuk Y. S., Zamaletdinov R. I., Mikhaylova R. I., Trubyanov A. B., Skorinov D. V., Rosanov Y. M., Litvinchuk S. N. Genetic structure, morphological variation, and gametogenic

peculiarities in water frogs (*Pelophylax*) from northeastern European Russia // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 2020. Vol. 59. P. 646–662.

Tunner H. G. Die klonale Struktur einer Wasserfroschpopulation // Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung. 1974. Vol. 12. P. 309–314.

Ualiyeva D., Ermakov O. A., Litvinchuk S. N., Guo X., Ivanov A. Y., Xu R., Li J., Xu F., Arifulova I. I., Kaptyonkina A. G., Khromov V. A., Krainyuk V. N., Sarzhanov F., Dujsebayeva T. N. Diversity, Phylogenetic Relationships and Distribution of Marsh Frogs (the *Pelophylax ridibundus* complex) from Kazakhstan and Northwest China // Diversity. 2022. № 14. P. 869.

Vinogradov A. E., Borkin L. J., Gunther R., Rosanov J. M. Two germ cell lineages with genomes of different species in one and the same animal // Hereditas. 1991. Vol. 114. P. 245–251.

УДК 614.77

Семенова И. Н.^{1,2}, Рафикова Ю. С.², Суюндуков Я. Т.¹, Ильбулова Г. Р.¹

¹Сибайский институт (филиал) УУНУТ

²ГБУЗ РБ Центральная городская больница города Сибай
г. Сибай, Республика Башкортостан, Россия

ПОКАЗАТЕЛИ ЗДОРОВЬЯ НАСЕЛЕНИЯ В УСЛОВИЯХ ХИМИЧЕСКОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Длительная разработка многочисленных месторождений полиметаллических руд в Зауральской зоне Республики Башкортостан оказывает воздействие на здоровье населения. Целью данного исследования явилось изучение популяционного здоровья и лабораторных показателей крови детей 11-13 лет, проживающих в Зауралье на территории Хайбуллинского района Республики Башкортостан. В качестве материалов исследований были использованы официальные данные Федеральной службы государственной статистики, а также данные годовых отчетов Министерства здравоохранения Республики Башкортостан «Здоровье населения и деятельность медицинских организаций» за 2000-2022 гг. Анализировали общую заболеваемость детского и взрослого населения, частоту болезней крови и кроветворных органов детей первого года жизни. Лабораторная диагностика уровня гемоглобина выполнена с помощью гематологического анализатора «Mindray» (Китай). На основе анализа статистической отчетности было установлено, что за период с 2000 по 2022 г. показатели общей заболеваемости детей Хайбуллинского района в возрасте от 0 до 14 и 15-17 лет имели отчетливую тенденцию к повышению в отличие от среднереспубликанского уровня, который находился на примерно постоянном уровне. Общая заболеваемость взрослого населения на протяжении всего исследуемого периода превышала среднереспубликанский показатель.

Проведенные лабораторные исследования крови выявили достоверные отличия в содержании гемоглобина у детей, проживающих в экологически неблагоприятных населенных пунктах, от контрольной группы: ($118,2 \pm 2,8$ и $128,5 \pm 0,3$ г/л, соответственно). Таким образом, у детей, проживающих в сельских поселениях Хайбуллинского района Республики Башкортостан с выраженным техногенным воздействием, формируется более низкий уровень показателей здоровья по сравнению со сверстниками из экологически чистых населенных пунктов.

Ключевые слова: горнорудный регион, Зауралье Республики Башкортостан, дети, здоровье.

Semenova I. N.^{1,2}, Rafikova Y. S.², Suyundukov Ya. T.¹, Ilbulova G. R.¹

¹*Sibay Institute (branch) of Ufa University of Science and Technology,*

²*Central City Hospital of Sibay
Sibay, Republic of Bashkortostan, Russia*

INDICATORS OF PUBLIC HEALTH IN CONDITIONS OF CHEMICAL POLLUTION OF THE ENVIRONMENT

The long-term development of numerous polymetallic ore deposits in the Trans-Ural zone of the Republic of Bashkortostan has an impact on public health. The purpose of this study was to study the population health and laboratory blood parameters of children aged 11-13 years living in the Trans-Urals region in the Khaibullinsky district of the Republic of Bashkortostan. The official data of the Federal State Statistics Service, as well as data from the annual reports of the Ministry of Health of the Republic of Bashkortostan «Public health and activities of medical organizations» for 2000-2022 were used as research materials. The general morbidity of children and adults, the frequency of diseases of the blood and hematopoietic organs of children in the first year of life were analyzed. Laboratory diagnostics of hemoglobin levels was performed using a hematological analyzer «Mindray» (China).

Based on the analysis of statistical reports, it was found that for the period from 2000 to 2022, the indicators of the general morbidity of children of the Khaibullinsky district aged 0 to 14 and 15-17 years had a distinct upward trend, in contrast to the average Republican level, which was at an approximately constant level. The overall morbidity of the adult population throughout the study period exceeded the average Republican level. Laboratory blood tests revealed significant differences in hemoglobin content in children living in ecologically unfavorable settlements from the control group: ($118,2 \pm 2,8$ and $128,5 \pm 0,3$ g/l, respectively). Thus, children living in rural settlements of the Khaibullinsky district of the Republic of Bashkortostan with pronounced anthropogenic impact have a lower level of health indicators compared to their peers from ecologically clean settlements.

Key words: mining region, Trans-Urals of the Republic of Bashkortostan, children, health.

Наличие многочисленных месторождений медно-цинковых и других полиметаллических руд на территории Зауральской зоны Республики Башкортостан, а также их разработка обуславливает повышенный уровень тяжелых металлов и других токсичных компонентов, влияющих на показатели популяционного здоровья населения (Семенова, Рафикова, 2010, 2023; Семенова и др., 2011; Опекунова и др., 2017; Розенберг и др., 2021).

Наиболее значимым в комплексе вредных природно-антропогенных факторов имеет высокое содержание в воде, почве, местных пищевых продуктах и продовольственном сырье высокотоксичных металлов, в частности хрома, мышьяка, кадмия, никеля, свинца и ртути (Даукаев, 2010). Выявлено загрязнение почвы тяжелыми металлами в окрестностях предприятий по добыче и переработке полиметаллических руд (гг. Сибай, Баймак, поселения в Учалинском, Баймакском и Хайбуллинском районах) (Семенова, Ильбулова, 2011; Суяндукوف и др., 2013; Абакумов и др., 2016; Опекунова и др., 2017; Хасанова и др., 2019).

Согласно официальным отчетным данным Минздрава Республики Башкортостан за 2000-2021 гг. средние показатели детской заболеваемости в г. Сибай и районах с наличием крупных горнорудных предприятий выше соответствующих показателей районов с преимущественным развитием сельского хозяйства. Особенно выражено превышение среднереспубликанского уровня по заболеваемости подросткового населения. Наибольший среднемноголетний показатель младенческой смертности был выявлен в г. Сибай (10,9) и в Зианчуринском районе (11,0), что выше среднереспубликанского уровня (8,6). Частота врожденных пороков развития и хромосомных нарушений и общая заболеваемость детей первого года жизни в г. Сибай превышали среднереспубликанский уровень в 3,0 и 1,2 раза, соответственно. Сравнение распространенности болезней крови детей в возрасте до 1 года в Башкирском Зауралье со среднереспубликанским уровнем показало превышение этого показателя в Баймакском, Бурзянском, Зилаирском Зианчуринском, Хайбуллинском районах и г. Сибай в 1,1-1,2 раза. Таким образом, состояние здоровья населения Зауральской зоны Республики Башкортостан, проживающего на территории геохимической провинции, подвержено негативному воздействию со стороны природных и природно-техногенных экологических факторов. Выявлена высокая частота врожденных пороков развития, младенческой смертности, болезней крови детей первого года жизни по сравнению с общереспубликанскими показателями. Полученные результаты указывают на необходимость принятия мер, направленных на снижение загрязнения окружающей среды и обеспечение безопасности здоровья населения (Суяндукوف и др., 2023).

Цель исследования: изучить некоторые показатели здоровья детей, проживающих в биогеохимической провинции Республики Башкортостан на территории Хайбуллинского района.

Обследованные дети в возрасте 11-13 лет проживали на территории Хайбуллинского района Республики Башкортостан в различных климато-географических и экологических условиях: контрольная группа в горно-лесной

зоне с отсутствием крупных промышленных предприятий (с. Большеабишево), опытная группа – в степной зоне на территории, прилегающей к действующим горнорудным предприятиям или отработанным карьерам по добыче полиметаллических руд (с. Бурибай, с. Акъяр, пос. Уфимский).

В качестве материалов исследований были использованы официальные данные Федеральной службы государственной статистики, а также данные годовых отчетов Министерства здравоохранения Республики Башкортостан «Здоровье населения и деятельность медицинских организаций» за 2000-2022 гг. Анализировали общую заболеваемость детского и взрослого населения, частоту болезней крови и кроветворных органов детей первого года жизни. Лабораторная диагностика уровня гемоглобина выполнена с помощью гематологического анализатора «Mindray» (Китай).

Результаты

На основе анализа статистической отчетности было установлено, что за период с 2000 по 2022 г. показатели общей заболеваемости детей Хайбуллинского района в возрасте от 0 до 14 лет имели выраженную тенденцию к повышению в отличие от среднереспубликанского уровня, который находился на примерно постоянном уровне (рис. 1).

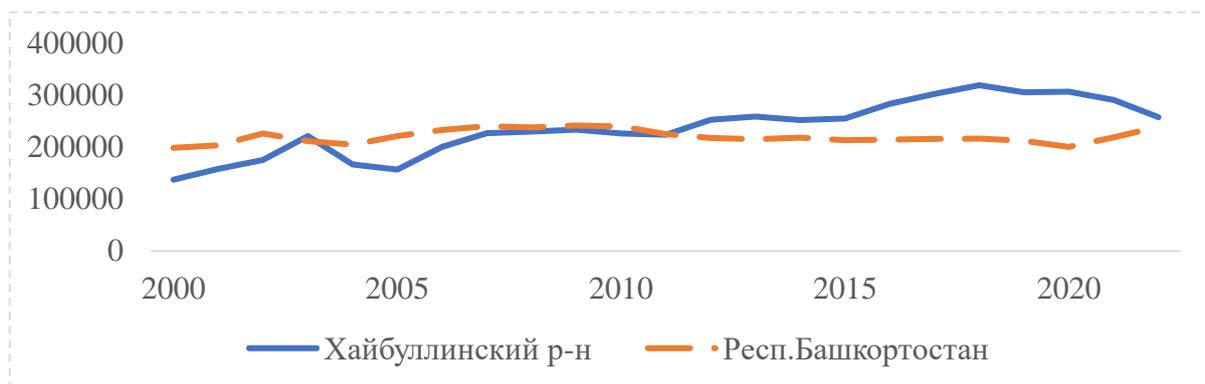


Рис. 1. Общая заболеваемость (на 100 тыс. населения) детей 0-14 лет за 2000-2022 гг.

Такая же тенденция была отмечена в отношении общей заболеваемости подросткового населения (рис. 2).

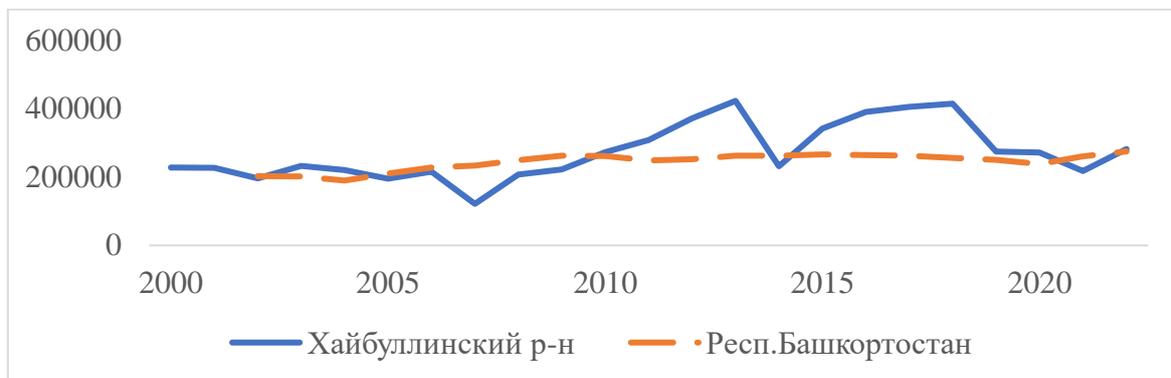


Рис. 2. Общая заболеваемость (на 100 тыс. населения) детей 15-17 лет за 2000-2022 гг.

Общая заболеваемость взрослого населения на протяжении всего исследуемого периода превышала среднереспубликанский показатель (рис. 3).

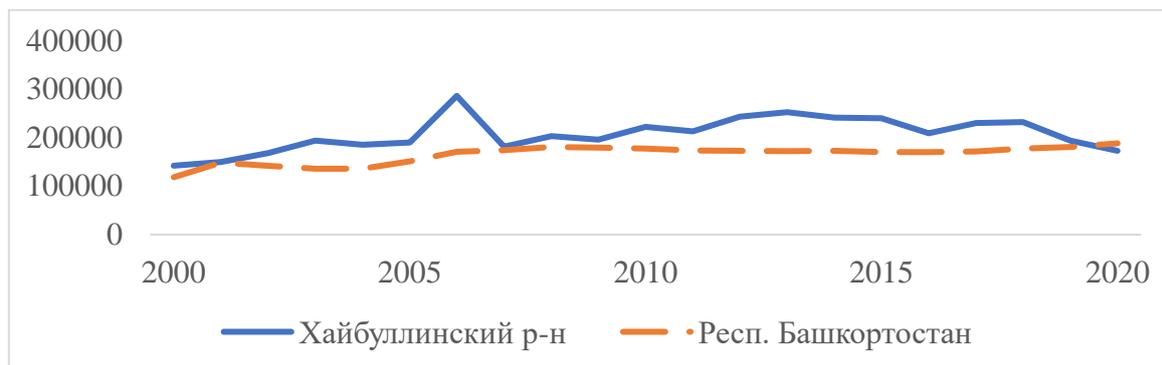


Рис. 3. Общая заболеваемость (на 100 тыс. населения) взрослого населения за 2000-2022 гг.

Анемический синдром и изменения системы крови могут служить, по данным ряда авторов, биологическим маркером техногенного загрязнения окружающей среды (Вельтищев, 1998). За исследуемый период среднегодуевой показатель заболеваемости болезнями крови детей Хайбуллинского района в возрасте до года был выше среднереспубликанских значений (рис. 4).

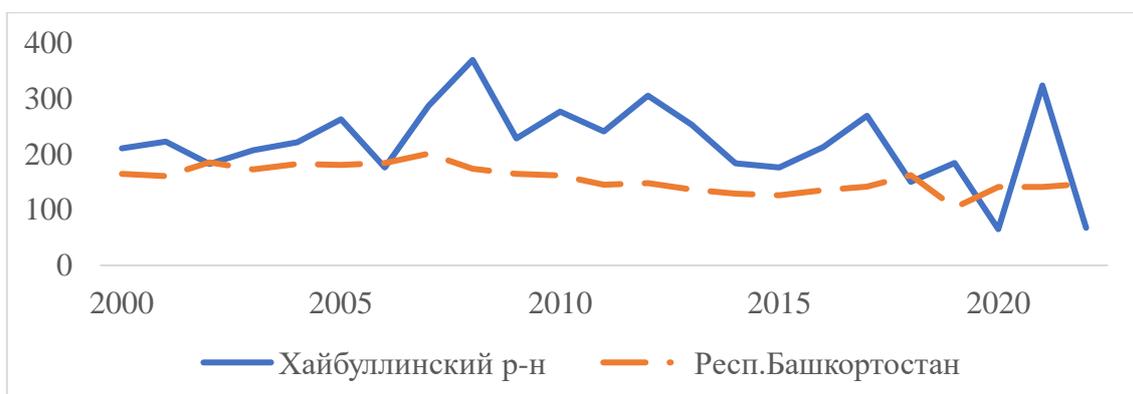


Рис. 4. Болезни крови (на 1000 детей данного возраста) детей в возрасте до 1 года за 2000-2022 гг.

Проведенные нами исследования крови продемонстрировали, что уровень гемоглобина у детей, проживающих в окрестностях действующих или отработанных горнорудных предприятий, достоверно ниже, чем у детей из экологически благоприятной зоны: $128,5 \pm 0,3$ г/л и $118,2 \pm 2,8$ г/л, соответственно.

Таким образом, в результате проведенного исследования установлено, что у детей сельских поселений Хайбуллинского района Республики Башкортостан с выраженным техногенным воздействием формируется более низкий уровень показателей здоровья по сравнению со сверстниками из «экологически чистых» населенных пунктов.

ПРИМЕЧАНИЯ

Абакумов Е. В., Суюндуков Я. Т., Пигарева Т. А. [и др.] Биологическая и санитарная оценка отвалов Сибайского карьера Республики Башкортостан // Гигиена и санитария. 2016. Т. 95. № 10. С. 929–934. DOI 10.18821/0016-9900-2016-95-10-929-934.

Вельтищев Ю.Е. Экология и здоровье детей. М., 1998. 66 с.

Даукаев Р. А. Комплексная гигиеническая оценка загрязнения тяжелыми металлами техногенных территорий Республики Башкортостан: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Мытищи; 2010. 24 с.

Опекунова М. Г., Сомов С. С., Папян Э. Э. Загрязнение почв в районе воздействия горнорудных предприятий Башкирского Зауралья // Почвоведение. 2017. № 6. С. 744–748.

Розенберг Г. С., Кузнецова Р. С., Костина Н. В. [и др.]. Здоровье населения и здоровье среды: pro et contra // Российская академия наук, Министерство науки и высшего образования Российской Федерации, Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти: Анна. 2021. 374 с.

Семенова И. Н., Ильбулова Г. Р. Оценка загрязнения почвенного покрова г. Сибай Республики Башкортостан тяжелыми металлами // Фундаментальные исследования. 2011. № 8-3. С.491–495.

Семенова И. Н., Рафикова Ю. С. Оценка показателей репродуктивного здоровья населения Зауралья Республики Башкортостан в 2000-2020 гг. // Экология человека. 2022. № 11. С. 771–781. DOI 10.17816/humeco105718.

Семенова И. Н., Рафикова Ю. С. Показатели здоровья детей, проживающих в зоне воздействия горнорудных предприятий // Современные наукоемкие технологии. 2010. № 9. С. 113–114.

Семенова И. Н., Рафикова Ю. С., Ильбулова Г. Р. Воздействие предприятий горнорудного комплекса башкирского Зауралья на состояние природной среды и здоровье населения прилегающих территорий // Фундаментальные исследования. 2011. № 1. С. 29–34.

Суюндуков Я. Т., Семенова И. Н., Зулкарнаев А. Б. Физическая и химическая деградация почв города Сибай в зоне влияния предприятий горнорудной промышленности (Южный Урал) // Экология урбанизированных территорий. 2013. № 1. С. 50–54.

Суюндуков Я. Т., Семенова И. Н., Хасанова Р. Ф., Ильбулова Г. Р. Влияние экологических факторов на заболеваемость населения геохимической провинции // Геополитика и экогеодинамика регионов. 2023. Т. 9. № 2. С. 364–373.

Хасанова Р. Ф., Суюндуков Я. Т., Семенова И. Н. [и др.] Экологическая опасность загрязнения почв урбанизированных территорий горнорудного региона // Гигиена и санитария. 2019. Т. 98. № 12. С. 1370–1375. DOI 10.18821/0016-9900-2019-98-12-1370-1375.

*Смирнов Г. Ю., Шкурихин А. О.
Институт экологии растений и животных УрО РАН
г. Екатеринбург, Россия*

АСИММЕТРИЯ МАССЫ СЕМЕННИКОВ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ: МЕТОДИКА ИЗМЕРЕНИЯ И СВЯЗЬ С РЕПРОДУКТИВНО- ВОЗРАСТНЫМ СТАТУСОМ

Исследовали асимметрию массы семенника грызунов. Для этого органа свойственна высокая онтогенетическая изменчивость, поэтому использовали несколько методических приемов, с помощью которых определили тип асимметрии и оценили ее связь с репродуктивно-возрастным статусом. Для семенников рыжей полевки с массой более 30 мг характерна флуктуирующая асимметрия, которая связана со стадией полового развития (у семенников с инволюцией она выше), но не различается у особей с разными вариантами онтогенеза (сеголеток и перезимовавших).

Ключевые слова: асимметрия, семенник, грызуны, варианты онтогенеза, стадии полового развития.

*Smirnov G. Yu, Shkurikhin A. O.
Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS
Ekaterinburg, Russia*

ASYMMETRY OF THE MASS OF TESTES OF THE BANK VOLE: MEASUREMENT TECHNIQUE AND RELATIONSHIP WITH REPRODUCTIVE-AGE STATUS

We studied the asymmetry in the weight of the testis of rodents. This organ is also characterized by high ontogenetic variability, so several methodological techniques were used to determine the type of asymmetry and evaluate its relationship with reproductive-age status. Bank vole testes weighing more than 30 mg are characterized by fluctuating asymmetry, which is associated with the stage of sexual development (it is higher in testes with involution), but does not differ in individuals with different ontogenetic variants (underyearlings and overwintered).

Key words: asymmetry, testis, rodents, ontogenetic variants, stages of sexual development.

Семенники – главные органы мужской репродуктивной системы, от функционирования которых зависит воспроизводство особей в популяции. Из-за высокой онтогенетической изменчивости массы семенники не включены в число морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968), на основе

которых судят о физиологическом состоянии особей в популяции, однако показатель массы считают важным критерием половозрелости животного.

У мышевидных грызунов природных зон умеренного пояса рассматривают два аспекта онтогенетической изменчивости репродуктивных признаков: по вариантам онтогенеза и стадиям полового развития (Смирнов, Давыдова, 2020). Первый из них связан с бивариантным развитием особей, при котором одна часть животных созревает в год рождения (I вариант), другая – на следующий год после зимовки (II вариант) (Оленев, 2002). Считают, что реализация той или иной траектории развития зависит от времени рождения особи, состояния популяции и других факторов. Второй аспект изменчивости связан со стадиями полового развития животных (неполовозрелость, созревание, половозрелость, угасание половой функции), которые развиваются во времени и наблюдаются у всех особей, независимо от варианта онтогенеза. Всю совокупность онтогенетических (возрастных и репродуктивных) изменений можно исследовать, выделяя группы с учетом и варианта онтогенеза, и стадии полового развития.

Изменчивость репродуктивных показателей, связанная с асимметрией органов, почти не исследована. Тем не менее, оценка потенциальной фертильности самцов, выполненная с учетом морфологической и функциональной асимметрии семенников, представляется более точной.

В популяционном анализе, в соответствии с распределением в популяции особей с различиями правой и левой сторон тела, выделяют три типа асимметрии: направленную, флуктуирующую и антисимметрию.

Направленная асимметрия (DA) подразумевает систематические различия в процессе развития левой и правой сторон тела. Такие различия характерны для случаев явной асимметрии внутренних органов, которые существуют у билатеральных животных (например, объемы камер сердца, размеры долей печени и легких). Флуктуирующая асимметрия (FA) представляет собой небольшие ненаправленные различия между левой и правой сторонами из-за случайных неточностей в процессах развития. Эти отклонения существуют потому, что процессы развития не являются полностью детерминированными, но имеют неотъемлемую случайную составляющую. На каждой стороне тела признак в ходе развития «пытается» достигнуть целевого фенотипа, но из-за случайной компоненты этот фенотип реализуется не полностью, в результате чего стороны тела различаются. Флуктуирующую асимметрию используют в качестве меры нестабильности развития и соотносят ее величину с показателями стресса или других неблагоприятных условий (Palmer, 1994; Palmer, Strobeck, 2003; Klingenberg, 2015). Наконец, антисимметрия – это паттерн асимметрии, в котором большинство особей асимметричны, но различаются по направлению асимметрии, так что существует «смесь» левосторонних и правосторонних индивидов.

Для измерения величины флуктуирующей асимметрии A.R. Palmer и C. Strobeck (1986, 1994, 2003) предложили использовать специальные индексы – FA1, FA2, ... (всего 18 плюс их модификации). Для каждого индекса

приведены описания применимости, чувствительности и рекомендации к использованию в зависимости от наличия асимметрии и антисимметрии, типа данных (меристические или метрические), корреляции с величиной признака и наличия выбросов и т.д.

Цель работы: определить тип асимметрии для массы семенников (на примере рыжей полевки) и оценить связь асимметрии с репродуктивно-возрастным статусом самцов. Для этого было необходимо решить несколько методических вопросов, связанных с однократностью взвешивания семенников у подавляющего числа самцов в выборке, измерением массы мелких семенников и др.

Материал и методы

В работе использовали материалы сборов мелких млекопитающих в среднеуральской южной тайге (на территории Висимского государственного природного биосферного заповедника) в 1995-2023 гг., предоставленные Ю. А. Давыдовой. Для анализа асимметрии массы семенников была выбрана рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780)) – доминирующий вид в населении грызунов. Отловы проводились в каждый сезон, что позволило исследовать весь спектр онтогенетических изменений массы семенника.

Самцов по комплексу признаков (масса и размер тела, масса и степень развитости семенников и придаточных желез, возрастные изменения зубов) и дате поимки дифференцировали на 7 групп: неполовозрелые сеголетки (*im*), созревающие сеголетки (*pb*), половозрелые сеголетки (потенциально размножающиеся) (*m*), сеголетки с угасанием репродуктивной функции (сопровождается инволюцией семенника) (*m(i)*), зимующие особи (*w*), половозрелые перезимовавшие особи (*ow*) и перезимовавшие особи с угасанием репродуктивной функции (*ow(i)*). Поскольку отловы в зимний период приходились на разные месяцы (начало января – начало марта), группу *w* составили как неполовозрелые, так и начавшие созревать животные.

Всего обследован 1231 самец. В выборку не включили животных, у которых был измерен только один семенник из пары, или у которых оба семенника взвешены вместе. Кроме того, исключили самцов, у которых асимметрия массы семенников значительно превышала среднее значение выборки, т.е. для их репродуктивно-возрастной группы. Для исключения статистических выбросов использовали критерий Граббса T_G (Palmer, Strobeck, 2003 appendix).

Семенники мелких млекопитающих взвешивали на разных весах: в 1995–2004 гг. использовали торсионные весы (WT-500 и WT-1000, Poland, точность измерения 1 мг); в 2005-2023 гг. – карманные электронные весы (Tanita 1210, Japan, точность измерения 2 мг). Для того, чтобы привести весь массив данных к единой, хотя и более грубой точности (2 мг), к нечетным значениям массы семенников из выборки 1995-2004 гг. прибавляли 1 мг. Таким образом, вновь полученные значения во всей выборке стали четными (минимальная разница масс двух семенников составляла 2 мг).

Взвешивание обоих семенников в течение всего периода учетов животных проводилось однократно. Среднюю массу для двух семенников рассчитывали

по формуле $M = (R + L) / 2$, где R и L – массы правого и левого семенника, соответственно. Масса семенника варьировала от 2 мг у молодых неполовозрелых самцов (*im*) до 632 мг у активно размножающихся перезимовавших особей (*ow*).

При анализе флуктуирующей асимметрии критически важно учитывать ошибку измерения. При измерении признаков на правой и левой стороне тела ошибка проявляется как случайные ненаправленные отклонения от идеальной симметрии и поэтому фундаментально неотделима от FA. Часто ошибка измерения сопоставима по размаху с отклонениями от симметрии, вносит значительный вклад в оценки FA и может их искусственно завышать (Palmer, 1994; Palmer, Strobeck, 2003). Приборная погрешность весов (2 мг) сравнима по величине с массой семенников у молодых неполовозрелых самцов. Как правило, флуктуирующая асимметрия признака составляет всего несколько процентов от его величины. Поэтому мы полагаем, что приборная погрешность измерения в несколько раз превышает «истинную» величину FA массы небольших семенников. Вследствие этого проводить оценку величины DA или FA массы таких семенников на нашем материале не имеет смысла.

Для того, чтобы определить минимальную массу семенника, при которой приборная погрешность не будет доминирующим источником обнаруживаемой асимметрии, мы распределили всех животных с измеренными семенниками на размерные классы. Для животных с массой семенника от 0(2) до 100 мг выделили 10 размерных классов с шагом 10 мг (0-10, 10-20 мг и т.д.), от 100 до 600 мг – 5 классов с шагом 100 мг (100-200, 200-300 мг и т.д.). Затем определили долю животных с асимметричными семенниками и среднюю абсолютную величину асимметрии ($FA1 = |R - L| / N$, где N – объем выборки) (Palmer, Strobeck, 2003). С увеличением массы семенника оба показателя также увеличивались (рис. 1).

Поскольку для части выборки (самцы с небольшими семенниками) анализ асимметрии не оправдан, необходимо было определить пороговое значение массы семенника, которое бы являлось компромиссом между погрешностью измерения и минимальным объемом выборки в возрастных группах (*w*, *pb*, *m(i)* и *ow(i)*). В качестве такого условного порога выбрали значение массы семенников 30 мг, поскольку, начиная с этой величины, асимметрию обнаруживали более чем у половины особей (рис. 1А), а величина самой асимметрии (2 мг) становилась сопоставима с погрешностью весов (рис. 1Б).

Так, при выбранном пороге из группы зимующих полевок (*w*) в анализ включили 56 особей из 101 исходно измеренных особей, из группы созревающих сеголеток (*pb*) – 32 из 48 и т.д. (табл. 1).

Из дальнейшего анализа полностью исключили возрастную группу неполовозрелых сеголеток (*im*), поскольку средняя масса семенников у них составляла всего 8 мг.

Важная методическая задача заключалась также в том, чтобы оценить, превышает ли асимметрия семенников ошибку измерения. Для этого в тестовой подвыборке (16 самцов *Cl. glareolus* с массой семенников больше 30 мг) оба

органа взвешивали дважды. Измерения проводили максимально быстро, чтобы предотвратить высыхание и потерю массы органов. Статистическую значимость DA и FA асимметрии проверяли с помощью смешанного двухфакторного ANOVA, в котором сторону особи (правый или левый семенник) рассматривали как фиксированный фактор, а особь – как случайный (Palmer, Strobeck, 1986; 2003). Вывод о наличии направленной асимметрии делали на основе статистической значимости фактора «сторона», флуктуирующей асимметрии – взаимодействия «особь × сторона».

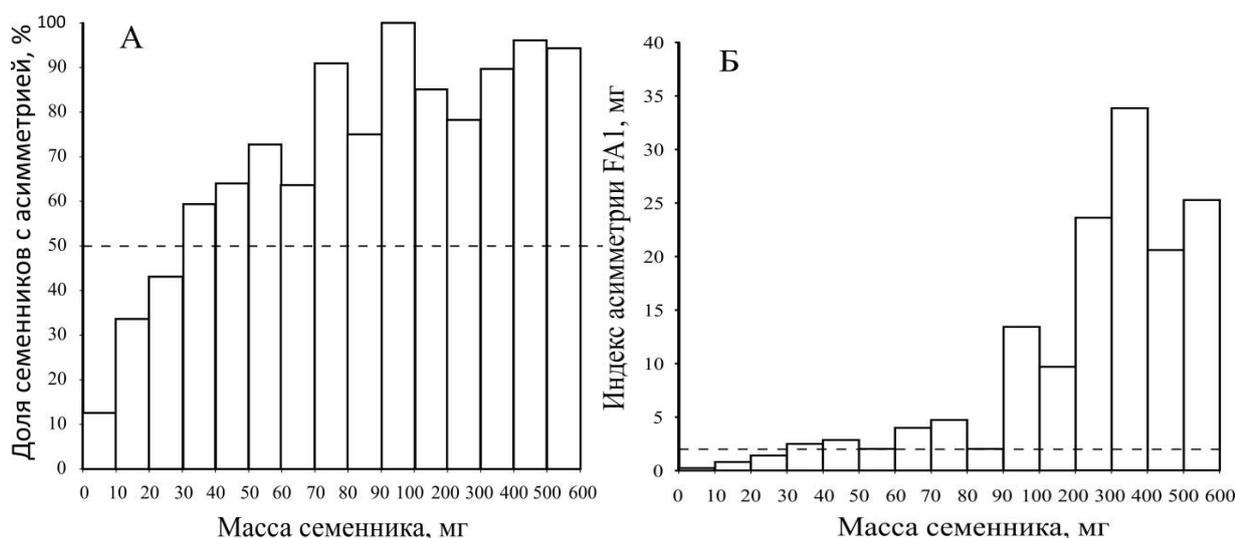


Рис. 1. Доля животных с асимметрией (А) и средняя абсолютная величина асимметрии (Б) в разных размерных классах семенников. Пунктирная линия – пороговое значение показателей А и Б, при достижении которого семенники включали в анализ

Таблица 1

Объем и структура выборки *Cl. glareolus* для анализа асимметрии массы семенников

| Вариант онтогенеза | Стадия полового развития | | | |
|--------------------|--------------------------|---------------------|-----------------------|--------------------------------|
| | Неполовозрелость | Созревание | Половозрелость | Угасание (инволюция семенника) |
| I | <i>im</i> – 0 (578) | <i>pb</i> – 32 (48) | <i>m</i> – 91 (93) | <i>m(i)</i> – 25 (55) |
| II | <i>w</i> – 56 (101) | | <i>ow</i> – 306 (314) | <i>ow(i)</i> – 26 (42) |

Примечание: В скобках указано число самцов в общей выборке.

Дополнительно проверяли наличие направленной асимметрии в каждой из рассматриваемых репродуктивно-возрастных групп. Для этого сравнивали среднюю величину асимметрии $((R - L) / N)$ с нулевым значением при помощи одновыборочного *t*-теста Стьюдента (Palmer, Strobeck, 2003).

Величину флуктуирующей асимметрии семенников у самцов с разным репродуктивно-возрастным статусом определяли с помощью индексов (Palmer, Strobeck, 1986; 2003; Palmer, 1994). Предварительная проверка выявила прямую зависимость между абсолютной величиной асимметрии (индекс FA1) и массой семенников ($r = 0,21$, $p < 0,01$), поэтому при сравнениях использовали индекс

FA8 ($FA8 = |\ln(R/L)|/N$ или $|\ln(R) - \ln(L)|/N$) (Palmer, Strobeck, 2003). Значимость различий по величине FA8 между выборками оценивали с помощью теста Левена на гомогенность дисперсии. Тест Левена представляет собой дисперсионный анализ (ANOVA) для значений $|R - L|$ (Palmer, 1994; Palmer, Strobeck, 2003). Поскольку в этой работе мы использовали индекс FA8, дисперсионный анализ проводили для значений $|\ln(R) - \ln(L)|$. Различия величины флуктуирующей асимметрии семенников у *Cl. glareolus* между репродуктивно-возрастными группами оценивали с помощью двухфакторного ANOVA и последующих попарных сравнений по критерию Тьюки.

Результаты

В тестовой подвыборке выявили флуктуирующую асимметрию массы семенников, в то же время направленную асимметрию не обнаружили (табл. 2). Это означало, что для семенников с массой более 30 мг точность наших измерений достаточна для последующего анализа факторов, влияющих на FA. Дополнительная проверка всей выборки не выявила значимой DA ни в одной репродуктивно-возрастной группе: для групп *w* и *pb* – DA = 0,71 мг, $t = -1,118$, $p = 0,238$; для групп *m* и *ow* – DA = 0,85 мг, $t = 0,388$, $p = 0,698$; для групп *m(i)* и *ow(i)* – DA = 3,73 мг, $t = 1,731$, $p = 0,090$.

Таблица 2

Результаты двухфакторного смешанного дисперсионного анализа массы семенников *Cl. glareolus*

| Фактор | SS | df | MS | F | p |
|-----------------|-------------------|----|-------------------|-------|--------|
| Особь | $1,1 \times 10^6$ | 15 | $7,7 \times 10^4$ | 83,0 | <0,001 |
| Сторона | 256,0 | 1 | 256,0 | 0,3 | 0,606 |
| Особь × Сторона | $1,4 \times 10^4$ | 15 | 924,0 | 189,5 | <0,001 |
| Ошибка | 156,0 | 32 | 5,0 | | |

Мы также обнаружили, что флуктуирующая асимметрия массы семенников рыжей полевки связана со стадией полового развития (у самцов с инволюцией семенников FA8 больше), но не зависит от варианта онтогенеза (табл. 3, рис. 2). Попарные сравнения (критерий Тьюки) выявили статистически значимые различия между группой *ow(i)* с одной стороны и группами *w* и *pb* с другой.

Таблица 3

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа флуктуирующей асимметрии (FA8) массы семенников *Cl. glareolus*

| Фактор | SS | df | MS | F | p |
|---|-------|-----|-------|-----|-------|
| Вариант онтогенеза | 0,020 | 1 | 0,020 | 0,2 | 0,155 |
| Стадия полового развития | 0,096 | 2 | 0,048 | 4,8 | 0,009 |
| Вариант онтогенеза × Стадия полового развития | 0,013 | 2 | 0,007 | 0,7 | 0,513 |
| Ошибка | 5,302 | 530 | 0,010 | | |

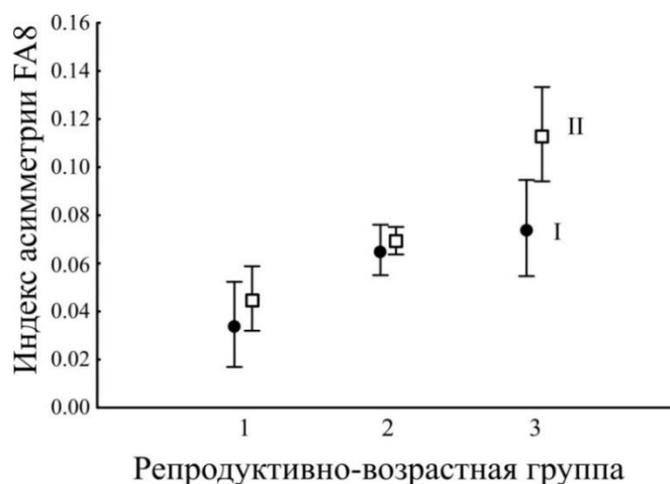


Рис. 2. Флуктуирующая асимметрия (FA8, среднее \pm ошибка среднего) массы семенников *Cl. glareolus* в разных репродуктивно-возрастных группах. Варианты онтогенеза: I – животные, созревающие в год своего рождения, II – созревающие на следующий год после зимовки; репродуктивно-возрастные группы: 1 – *w* и *pb*, 2 – *m* и *ow*, 3 – *m(i)* и *ow(i)*

Таким образом, для массы семенников рыжей полевки более 30 мг характерна флуктуирующая асимметрия, которая связана со стадией полового развития, но не зависит от варианта онтогенеза. Для анализа асимметрии небольших семенников (до 30 мг) необходима более высокая точность измерений (не менее 0,01 мг).

Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда (грант № 23-74-01054).

ПРИМЕЧАНИЯ

Оленев Г. В. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. 2002. № 5. С. 341–350.

Смирнов Г. Ю., Давыдова Ю. А. Онтогенетические изменения морфологии сперматозоидов рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Экология. 2020. № 2. С. 156–159.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных / отв. ред. В. Н. Павлинин. (Труды Института экологии растений и животных; Вып. 58). Свердловск: УФАН СССР, 1968. 386 с.

Klingenberg C. P. Analyzing fluctuating asymmetry with geometric morphometrics: concepts, methods, and applications // Symmetry. 2015. № 2 (7). P. 843–934.

Palmer A. R. Fluctuating asymmetry analyses: a primer // Developmental instability: its origins and evolutionary implications: proceedings of the international conference on developmental instability. Dordrecht: Springer Netherlands, 1994. P. 335–364.

Palmer A. R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Annual Review of Ecology and Systematics. 1986. № 1 (17). P. 391–421.

Palmer A. R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry analyses revisited / Developmental instability: causes and consequences // под ред. М. Polak. Oxford University Press, 2003. P. 279–319.

УДК 378:5

Созонтов А. Н.¹, Ухова Н. Л.², Есюнин С. Л.³

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН

Екатеринбург, Россия

²Висимский государственный природный биосферный заповедник

Кировград, Россия

³Пермский государственный национальный

исследовательский университет

Пермь, Россия

ОТКРЫТЫЕ ДАННЫЕ МНОГОЛЕТНЕГО МОНИТОРИНГА ПАУКОВ ВИСИМСКОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА

Одна из ключевых задач особо охраняемых природных территорий – мониторинг биоразнообразия и состояния формирующих его популяций, может быть оптимизирована через применение информационных технологий, стандартизацию первичных данных, организацию их надежного хранения и открытого к ним доступа. На примере пауков Висимского биосферного заповедника мы показываем преимущества такого подхода и шаги, необходимые для его реализации.

Ключевые слова: Aranei, Araneae, биоразнообразие, сукцессии, пирогенные сукцессии, информатика биоразнообразия, DarwinCore, GBIF.

Sozontov A. N.¹, Ukhova N. L.², Esyunin S. L.³

¹Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS

Ekaterinburg, Russia

²Visimskiy State Natural Biosphere Reserve

Kirovgrad, Russia

³Perm State University

Perm, Russia

OPEN DATA ON LONG-TERM SPIDER MONITORING IN THE VISIMSKIY BIOSPHERE RESERVE

Monitoring of biodiversity and population status in protected areas is essential for tracking ecosystem health over time. However, optimizing the collection,

management, and sharing of the vast amount of ecological data generated presents challenges. Standardization and digitization of the primary biodiversity records, along with structured databases and public data availability, can significantly facilitate more effective monitoring programs. Using the spiders in the Visimskiy Biosphere Reserve as a case study, we highlight the benefits of information technologies for enhancing conservation efforts as well as the specific measures required to successfully put such an integrated system into practice.

Key words: Aranei, Araneae, biodiversity, succession, pyrogenic succession, biodiversity informatics, DarwinCore, GBIF.

Мониторинг состояния эталонных экосистем и населяющих их популяций – одна из ключевых задач системы особо охраняемых природных территорий (ООПТ), реализуемая главным образом через ведение Летописи природы (Филонов, Нухимовская, 1990). Согласно оценкам, только 10% полученных научным сообществом данных о биологических коллекциях, оцифрованы и доступны для поиска (Ball-Damerow и др., 2019). Иногда эти первичные данные оказываются доступны через научные публикации, а значительная часть недоступна исследователям напрямую. Однако даже опубликованные в научных изданиях эти данные труднодоступны для использования в анализе природной динамики и решения других задач фундаментальной экологии (Escrignano, Galicia, Ariño, 2018; Nelson, Ellis, 2018). Препятствует этому ряд причин: данные изначально в печатной форме требуется снова перевести в электронный вид (а иногда и перевести из текста в таблицу), различные фрагменты данных могут быть представлены в разных форматах и требовать стандартизации, множественная конвертация из таблицы в текст и обратно может привести к опечаткам, а главное – о наличии такой публикации исследователю необходимо знать. По этой причине всегда остается место для сомнений относительно списка использованных источников. Достаточен ли он? Исчерпывающий ли он? Эту проблему полностью решают глобальные базы данных о биоразнообразии. Во-первых, первичные данные там находятся в изначально цифровой форме и в едином стандарте. Во-вторых, они, будучи проиндексированными, легкодоступны через поисковый запрос, включающий в себя фильтрацию по таксонам, регионам, датам и другим параметрам – по всей совокупности проиндексированных баз данных (Ball-Damerow и др., 2019; Reichman, Jones, Schildhauer, 2011). Таким образом, критически важна оцифровка и мобилизация первичных данных о биоразнообразии (Иванова, Шашков, 2021). В качестве примера движения в направлении цифровизации мы приводим нашу работу по данным многолетнего мониторинга пауков Висимского заповедника (Sozontov, Esyunin, Ukhova, 2024), расписывая ключевые этапы ее выполнения.

Висимский государственный биосферный заповедник расположен на Среднем Урале, в Свердловской области, его площадь составляет 33497 га. Большая часть территории находится на западном макросклоне Уральского хребта в верховьях р. Сулём, правого притока р. Чусовой. Восточная, меньшая

часть, включает участок водораздельного кряжа с начинающейся здесь р. Вогулкой, левого притока р. Тагил. Территория лежит в пределах одного горно-таёжного пояса, разделяющегося из-за температурных инверсий на два подпояса: нижний – более холодный, умеренно-бореальных темнохвойных лесов и верхний – неморальных и субнеморальных лесов (Кирсанов и др., 1979). В настоящее время 87% площади заповедника покрыты лесной растительностью (Сибгатуллин, 2021). Именно на лесах, в первую очередь березовых и елово-пихтовых, был сосредоточен мониторинг пауков, в т.ч. сборами удалось охватить участки, пострадавшие от пожаров и ветровалов, где впоследствии проходили ветровальные и постпирогенные сукцессии.

Пауков отлавливали преимущественно линиями почвенных ловушек, реже просеиванием и разбором подстилки, укосами энтомологическим сачком. Часть дополнительных материалов получена ручным сбором. Всего за почти 40-летний период учетов, с 1984 по 2022 гг., было обработано 26252 ловушко-суток и 500 взмахов сачком (количественные учеты), не считая качественных учетов. Динамика по годам представлена на рисунке 1.

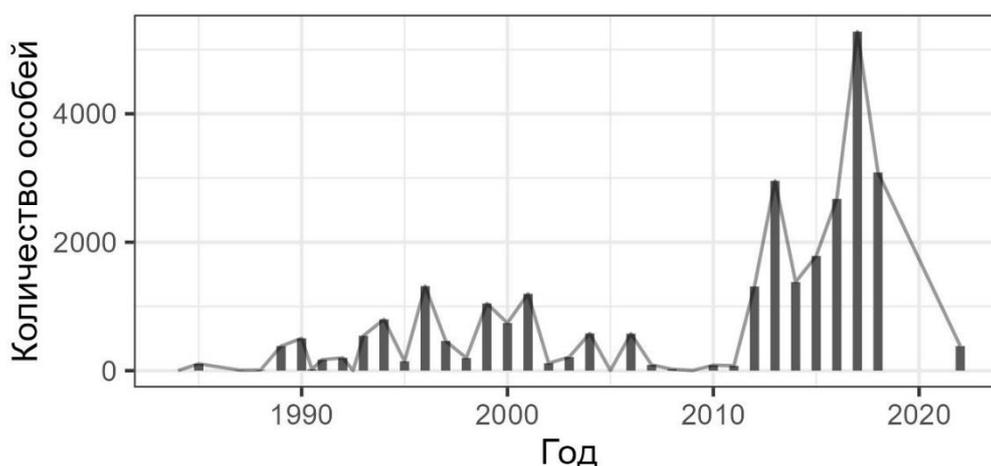


Рис. 1. Количество особей, собранных за каждый год мониторинга

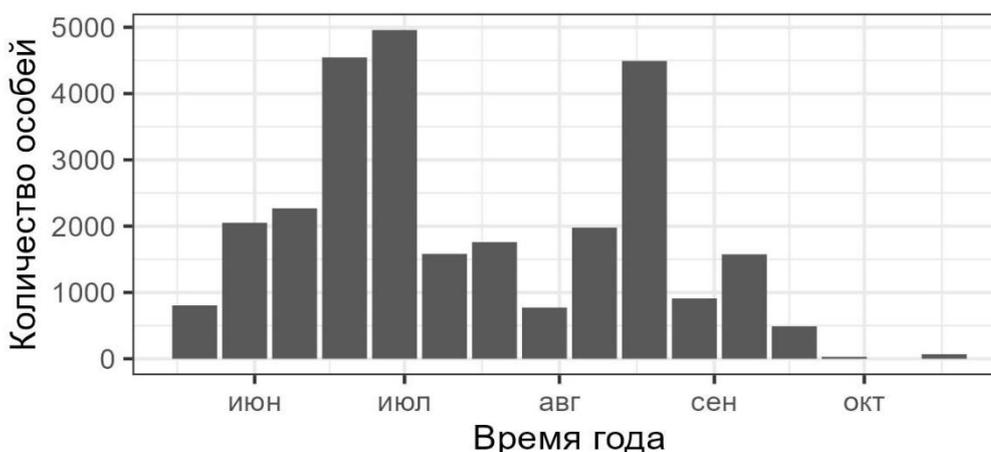


Рис. 2. Количество особей, собранных за каждый период вегетационного сезона

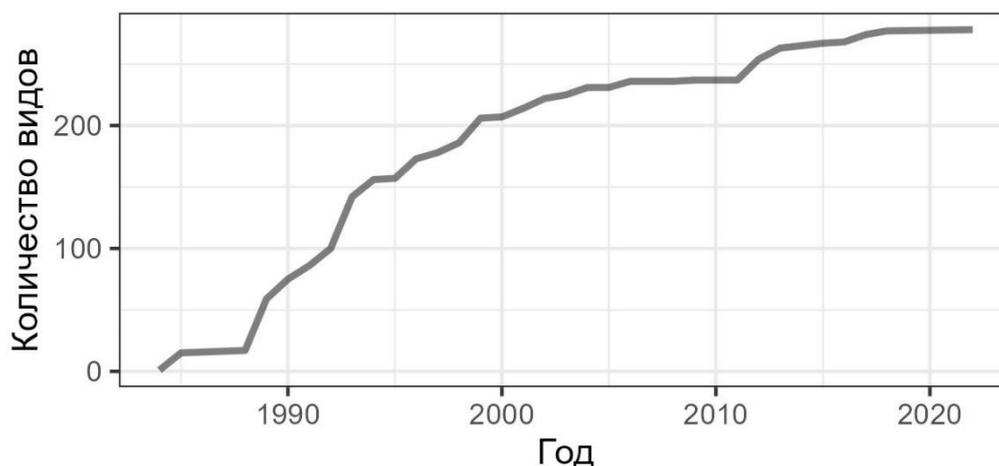


Рис. 3. Кумулятивное количество видов, выявленных в локальной фауне к каждому из годов мониторинга

Обследованиями модельных площадок был охвачен весь вегетационный сезон равномерно, начиная с середины мая и до середины сентября, с пиками во второй половине июня и во вторую декаду августа (рис. 2). Накопление видов было наиболее интенсивным в 90-е годы XX века, и в последние 5 лет исследований вышло на плато (рис. 3), на основании чего мы можем говорить о завершении инвентаризационной стадии исследований.

Таким образом, в доступном для быстрого и комфортного поиска виде оказались данные о 28 640 особях и 6 408 находках (один в вид, обнаруженный в одной географической точке, в одном биотопе, в одну дату, одним методом, вне зависимости от количества особей). Насколько это большой объем? Возьмем для примера 8 арахнологических публикаций с типичным представлением первичной информации (этикеточных данных). Нетрудно подсчитать, что на одну публикацию в среднем приходится около 600 особей пауков и 178 находок (табл. 1).

Таблица 1

Количество находок и особей пауков, представленных в некоторых из арахнологических публикаций

| Источник | Находок | Особей |
|-------------------------------------|-------------|-------------|
| (Танасевич, 1990) | 100 | 156 |
| (Есюнин, Новокшенов, 1992) | 14 | 26 |
| (Esyunin, Kazantsev, 2007) | 75 | 313 |
| (Тунева, Есюнин, 2012) | 118 | 422 |
| (Mikhailov, Trushina, 2013) | 441 | 1701 |
| (Sozontov, Esyunin, 2014) | 304 | 1220 |
| (Azarkina и др., 2018) | 364 | 916 |
| (Fomichev, Ballarin, Marusik, 2022) | 5 | 45 |
| Всего | 1421 | 4799 |
| В среднем | 178 | 600 |

Следовательно, поисковый запрос по базе данных для получения этих первичных данных будет эквивалентно ручной обработке 35-50 научных

публикаций. Точное время подсчитать затруднительно, но прирост в скорости и эффективности (в т. ч. за счет воспроизводимости и отсутствия опечаток при ручном переносе информации) существенный.

Вкратце обозначим шаги по подготовке и публикации набора данных в открытом доступе на платформе gbif.org. Стандартизация включает в себя перевод таблицы с данными в формат DarwinCore (Wieczorek и др., 2012) (актуальную спецификацию его полей см. dwc.tdwg.org/terms) и проверку корректности заполнения полей таблицы. Вне зависимости от типа датасета (Occurrence data или Sampling-event data), отдельные находки всегда представляют собой строки (длинная форма), тогда как для использования и первичного заполнения экологических данных чаще используют матрицу пробы × виды (широкая форма). Ручной перевод из одной формы в другую может быть затруднительным, особенно в случае больших наборов данных. Для автоматизации этого процесса был разработан онлайн-конвертер (sozontov.shinyapps.io/gbif, автор А. Н. Созонтов), функционал которого пока включает базовые операции и будет расширяться в дальнейшем.

Следующим шагом идёт выбор конкретной инсталляции IPT –платформы, где физически будут храниться ваши данные, каковых в Российской Федерации развернуто уже десятки, в том числе на базе Института экологии растений и животных УрО РАН. Для размещения данных необходимо или иметь собственную учетную запись, или предоставить материалы администратору IPT. Далее следует выбрать лицензию, под которой данные будут размещены в открытом доступе. Лицензия охраняет авторские права владельцев данных и регламентирует, каким образом данные (не)могут быть использованы. Чаще всего выбирают одну из лицензий семейства Creative Commons – CC0, CC-BY или CC-BY-NC. Затем идёт загрузка первичных данных, приведенных в формат DarwinCore и сохраненных в csv файл, а также добавление метаданных к датасету: вся информация, имеющая отношение к этим данным – где, как и кем они были получены, в рамках какого проекта и т.д. После этого данные и метаданные будут загружены на IPT и проиндексированы системой GBIF, они получают свой идентификатор doi и постоянную URL ссылку.

Мониторинг состояния популяций, сообществ и экосистем ООПТ критически важен, но его оптимизация требует применения информационных технологий. На примере многолетних данных по паукам Висимского биосферного заповедника мы попытались продемонстрировать преимущества цифровизации и стандартизации первичных данных о биоразнообразии. Повышение доступности и эффективности использования данных о биоразнообразии позволит повысить скорость, качество и масштаб естественно-научных исследований. При этом, для данных в уже опубликованных печатных изданиях такой подход применить не удастся, и мы будем разрабатывать принципы и технологии их оцифровки в рамках отдельного проекта (Созонтов, 2022), включающего элементы гражданской науки.

Благодарности: работа первого автора поддержана РНФ (проект № 24-24-00460).

ПРИМЕЧАНИЯ

Есюнин С. Л., Новокшенов В. Г. Интересные находки пауков (Aranei) из Юганского заповедника // Труды зоологического института АН СССР. 1992. Т. 226. С. 115–117.

Иванова Н. В., Шашков М. П. Возможности использования данных глобального портала о биоразнообразии GBIF в экологических исследованиях // Экология. 2021. № 1. С. 3–11.

Курсанов В. А., Турков В. Г., Бердников А. В., Бурин А. И. Лесной фонд Висимского заповедника по материалам лесоустройства 1976 г. // Труды Института экологии растений и животных АН СССР. Вып. 128. С. 12–33.

Сибгатуллин Р. З. Структура и динамика производных лесов Висимского заповедника // Научные исследования на ООПТ Урала. Екатеринбург: УМЦ УПИ, 2021. С. 108–113.

Созонтов А. Н. Мобилизация данных о распространении пауков (Araneae) России с привлечением возможностей citizen science // XVI съезд Русского энтомологического общества / Москва, 22–26 августа 2022 г. М.: Т-во научных изданий КМК, 2022. С. 153.

Танасевич А. В. Пауки семейства Linyphiidae фауны Кавказа // Фауна наземных беспозвоночных Кавказа. М.: Наука. С. 5–114.

Тунева Т. К., Есюнин С. Л. К фауне пауков (Aranei) Леоновских гор (Челябинская область) // Евразийский Энтомологический Журнал. 2012. Т. 11. С. 373–377.

Филонов К. П., Нухимовская Ю. Д. Летопись природы в заповедниках СССР. Методическое пособие. М.: Наука, 1990. 143 с.

Azarkina G. N., Lyubechanskii I. I., Trilikauskas L. A., Dudko R. Yu., Bepalov A. N., Mordkovich V. G. A check-list and zoogeographic analysis of the spider fauna (Arachnida: Aranei) of Novosibirsk Area (West Siberia, Russia) // Arthropoda Selecta. 2018. Vol. 27. № 1. P. 73–93.

Ball-Damerow J. E., Brenskelle L., Barve N., Soltis, P. S. Sierwald P., Bieler R., LaFrance R., Ariño A. H., Guralnick R. P. Research applications of primary biodiversity databases in the digital age // PLoS ONE. 2019. Vol. 14. № 9. P. e0215794.

Escribano N., Galicia D., Ariño A. H. The tragedy of the biodiversity data commons: a data impediment creeping nigher? // Database: the journal of biological databases and curation. 2018. Vol. 2018. № bay033. P. 1–6.

Esyunin S. L., Kazantsev D. K. On the spider (Aranei) fauna of the Pechoro-Pychskiy Reserve (North Urals), with the description of a new Agroeca species (Liocraniidae) // Arthropoda Selecta. 2007. Vol. 16. № 4. P. 245–250.

Fomichev A. A., Ballarin F., Marusik Y. M. A new genus of the family Nesticidae (Arachnida: Aranei) from the Caucasus // Arthropoda Selecta. 2022. Vol. 31. № 1. P. 99–110.

Mikhailov K. G., Trushina E. E. On the spider fauna (Arachnida: Aranei) of the Mordovian State Reserve, Russia: preliminary results // Arthropoda Selecta. 2013. Vol. 22. № 2. P. 189–196.

Nelson G., Ellis S. The history and impact of digitization and digital data mobilization on biodiversity research // *Philosophical transactions of the royal society B. Biological sciences.* 2018. Vol. 374. № 20170391. P. 1–9.

Reichman O. J., Jones M. B., Schildhauer M. P. Challenges and Opportunities of Open Data in Ecology // *Science.* 2011. Vol. 331. № 6018. P. 703–705.

Sozontov A. N., Esyunin S. L. On the spider fauna (Arachnida: Aranei) of the «Ust'-Belsk» Natural Park and its vicinities // *Arthropoda Selecta.* 2014. Vol. 23. № 3. P. 301–310.

Sozontov A. N., Esyunin S. L., Ukhova N. L. Spiders (Arachnida: Araneae) of the Visim Biosphere Reserve (Middle Urals): 37 years of arachnological research // *Biodiversity Data Journal.* 2024. Vol. 12. № e114930. P. 1–39.

Wieczorek J., Bloom D., Guralnick R., Blum S., Döring M., Giovanni R., Robertson T., Vieglais D. Darwin Core: An Evolving Community-Developed Biodiversity Data Standard // *PLoS ONE.* 2012. Vol. 7(1). № e29715. P. 1–8.

УДК 574.24

Старобор Н. Н., Раскоша О. В.

*Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
г. Сыктывкар, Россия*

ИЗУЧЕНИЕ ПЛОДОВИТОСТИ У ПОЛЕВОК-ЭКОНОМОК, ОБИТАВШИХ НА РАДИОАКТИВНО ЗАГРЯЗНЕННОЙ ТЕРРИТОРИИ И У ИХ ПОТОМКОВ

Выявлены различия в процессах воспроизводства и морфофункциональном состоянии сперматозоидов у полевок-экономок, отловленных на участках с нормальным и повышенным радиационным фоном. У постоблученных потомков F2 увеличен уровень нарушений ДНК в клетках семенников, у F3 – снижена плодовитость.

Ключевые слова: ионизирующее излучение, полевки-экономки, размножение в виварии, состояние мужских половых клеток.

Starobor N. N., Raskosha O. V.

*Institute of Biology of Komi Science Centre UB RAS
Syktyvkar, Russia*

STUDY OF FERTILITY IN TUNDRA VOLES LIVING IN RADIOACTIVELY CONTAMINATED AREAS AND THEIR OFFSPRING

Differences in the processes of reproduction and the morphofunctional state of spermatozoa were revealed in Tundra voles captured in areas with normal and increased background radiation. In post-irradiated offspring of F2, the level of DNA damage in the cells of the testes is increased, in F3 – fertility is reduced.

Key words: ionizing radiation, housekeeper voles, reproduction in a vivarium, state of male reproductive cells.

Установлено, что мужские половые клетки обладают высокой чувствительностью к воздействию ионизирующего излучения (Impaired swimming behaviour..., 2008; Chronic Background Radiation..., 2022). Важнейшая роль в успешном существовании популяций животных в условиях повышенного радиационного фона принадлежит процессам воспроизводства и поддержания численности. Репродуктивный успех самца обеспечивается морфофункциональным состоянием его половых клеток (World Health Organization, 2021). Образующиеся в результате действия ионизирующего излучения нарушения в структуре ДНК сперматогенных клеток могут сохраняться длительное время (Germ Cell..., 2002) и служить основной причиной трансгенерационных дефектов у потомства, оказывая влияние на разные этапы онтогенеза (Dubrova, Sarapultseva, 2020).

Цель работы – оценить репродуктивные показатели у полевок-экономок, длительное время обитавших в условиях повышенного радиационного фона, а также у их необлученных потомков.

Материал и методы

Отлов полевок-экономок *Alexandromys oeconomus* Pallas (Абрамсон, Лисовский, 2012) проводили в фазу «пика» численности популяции в пос. Водный Ухтинского района Республики Коми на радиевом участке (мощность внешнего γ -фона 0,50-20 мкЗв/ч; опытная группа) и на участке с нормальным радиационным фоном (0,1-0,15 мкЗв/ч; контрольная группа). Одну часть половозрелых самцов (7 контрольных и 9 опытных особей) декапитировали на 1-2 день отлова и производили забор биоматериала. Для получения потомства (F1–F3) вторую часть самцов, а также самок доставили в виварий в Научную коллекцию экспериментальных животных Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (<http://www.ckp-uf.ru/usu/471933/>). В виварии животных содержали при нормальном радиационном фоне, естественном освещении, со свободным доступом к воде и пище. Все манипуляции с полевками осуществляли с соблюдением требований международных принципов Хельсинской декларации о гуманном отношении к животным для экстирпации органов (World Medical Association ..., 2002). Для изучения процессов воспроизводства из полевок (F0; 1 самец + 1 самка) были сформированы 8 пар контрольной и 11 пар опытной групп. Формирование пар потомков (F1–F3) осуществляли по той же схеме из неродственных друг другу животных. Процессы воспроизводства полевок проводили с применением методов экспериментальной экологии (Reproductive characteristics of..., 2016). Для оценки состояния зрелых мужских половых клеток применяли морфологические (Burrue et al., 1996) и морфометрические (Аксенова, 1978; Sperm competition differentially..., 2011) методы. Уровень двуниевых разрывов ДНК (ДР ДНК) в клетках семенников определяли методом ДНК-комет (OECD, 2016).

Результаты и обсуждения

Морфометрический анализ сперматозоидов показал, что у полевок, длительное время обитавших в условиях повышенного радиационного фона, в отличие от контрольных животных, выявлено уменьшение длины головки сперматозоидов, доли головок с микро- и макроцефалией, увеличение количества сперматозоидов с повышенным объемом средней части хвоста и с более длинным хвостом. Цитогенетический анализ сперматозоидов показал, что у самцов, обитавших на радиоактивно загрязненном участке, увеличена доля сперматозоидов с дефектами головок и с отсутствием акросомы, а также возросло число клеток семенников с высоким уровнем фрагментации ДНК.

Изучение процесса воспроизводства у полевок-экономок с исследуемых участков показало, что длительность беременности у всех самок составляла 18-22 дня. Длительность лактационного анэструса у полевок опытной группы была на 4 дня больше, чем у контрольных самок, доля послеродовых спариваний при отсутствии анэструса оказалась на 24,5% ($p \leq 0,05$) ниже контрольного значения. У полевок, пойманных на опытном участке, по сравнению с контрольными животными обнаружено увеличение общей плодовитости на 16,1% за счет большего количества пометов, состоящих их шести–восемь детенышей (20,8%; в контроле – 5,9%; $p \leq 0,05$). При этом жизнеспособность детенышей, родившихся у облученных родителей, была ниже контрольных животных. Расчет показателя ранней постнатальной гибели потомства (РПП) (Ильин и др., 1991) показал, что причиной гибели 4,5% F1 потомков полевок опытной группы являются доминантные полулетаи. У F1 потомков контрольной и опытной групп статистически значимых изменений по частоте встречаемости сперматозоидов с дефектными головками и уровню клеток семенников с ДР ДНК не выявлено. У F1 самцов опытной группы повышено количество сперматозоидов с микроцефалией и коротким хвостом. Общая плодовитость F1 полевок опытной группы, а также количество пометов, в которых родилось по шесть-восемь детенышей, были в пределах контрольных значений.

РПП у постоблученных потомков F2 составляла 5,9%. Частота встречаемости сперматозоидов с дефектными головками у F2 самцов опытной группы значимо не отличалась от контрольных животных. Однако, уровень повреждений ДНК в клетках семенников по сравнению с контрольной группой был выше. Эмбриональные потери у полевок F2 опытной группы оказались значимо ниже, а общая плодовитость и количество пометов, в которых родилось по шесть-восемь детенышей, выше контрольных значений.

Показатель РПП у потомков F3 составлял 18,8%. У F3 постоблученных самцов значимых отличий от контрольного уровня по цитогенетическим показателям мужских половых клеток не обнаружено. У животных опытной группы по сравнению с контрольной наблюдалось снижение плодовитости на 40,0%, за счет повышенного в 6,4 раза уровня постимплантационных потерь, обнаруженных у 54,5% самок. В итоге у F3 потомков полевок-экономок, отловленных на опытном участке, потери следующего (F4) поколения на ранних стадиях развития составляли 57,1%.

Таким образом, обнаруженные изменения морфофизиологических показателей сперматозоидов у самцов полевок-экономок, отловленных на опытном участке, являются адаптационными изменениями и направлены на поддержание их фертильности. Повышенная плодовитость облученных полевок сопровождалась увеличением ранней гибели их детенышей. У потомков облученных полевок степень реализации генетических нарушений, трансгенерационно полученных от родителей, зависела от поколения; у F2 – повышены ранняя смертность молодняка и уровень ДР ДНК в клетках семенников, у F3 – снижена плодовитость животных и повышена гибель потомства на ранних стадиях индивидуального развития.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН № 122040600024-5.

ПРИМЕЧАНИЯ

Burrue V. R., Yanagimachi R., Whitten W. K. Normal mice develop from oocytes injected with spermatozoa with grossly misshapen heads // *Biology of Reproduction*. 1996. V. 55. P. 709–714.

Chronic Background Radiation Correlates With Sperm Swimming Endurance in Bank Voles From Chernobyl / K. Kivisaari, S. Calhim, P. Lehmann, Z. Boratyński, T. Mousseau, A. Møller, T. Mappes // *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2022. Vol. 9. Article 736389.

Dubrova Y. E., Sarapultseva E. I. Radiation-induced transgenerational effects in animals. *International Journal of Radiation Biology*. 2020 P. 1–19.

Germ Cell and Dose-Dependent DNA Damage Measured by the Comet Assay in Murine Spermatozoa after Testicular X-Irradiation / G. Haines, J. Hendry, C. Daniel, I. Morris // *Biology of reproduction*. 2002. Vol. 67. P. 854–861.

Impaired swimming behaviour and morphology of sperm from barn swallows *Hirundo rustica* in Chernobyl / A. Møller, T. Mousseau, C. Lynn, S. Ostermiller, G. Rudolfsen // *Mutation Research Genetic Toxicology and Environmental Mutagenesis*. 2008. V. 650. № 2. P. 210–216.

OECD. Test No. 489: In Vivo Mammalian Alkaline Comet Assay, OECD Guidelines for the Testing of Chemicals, Section 4, OECD Publishing, Paris. 2016. <https://doi.org/10.1787/9789264264885-en>.

Reproductive characteristics of the Yangtze vole (*Microtus Fortis Calamorum*) under laboratory feeding conditions / M. Zhanga, Q. Hana, G. Shena, Y. Wang, B. Lia, C. Guob, X. Zhou // *Animal Reproduction Science*. 2016. V. 164. P. 64–71.

Sperm competition differentially affects swimming velocity and size of spermatozoa from closely related muroid rodents: head first / L. Montoto, M. Sranchez, M. Tourmente, J. Martirn-Coello, J. Gomendio, E. Roldan // *Reproduction*. 2011. Vol. 142. P. 819–830.

World Health Organization (WHO). WHO laboratory manual for the examination and processing of human semen, Sixth edition. Geneva: World Health Organization. 2021. 276 p.

World Medical Association Declaration of Helsinki: Ethical Principles for edical Research Involving Human subjects // Ums. 2002. P. 42–46.

Абрамсон Н. И., Лисовский А. А. Отряд Rodentia. Млекопитающие России: систематико-географический справочник / Ред. А. А. Лисовский, И. Я. Павлинов // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 52. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2012. С. 142–312.

Аксенова Т. Г. Особенности строения сперматозоидов и их значение в систематике серых полевок (*Rodentia, Microtus*) // Труды Зоологического института АН СССР. 1978. Т. 79. С. 91–101.

Ильин Б. Н., Борисова В. В., Ветух В. А. Отдаленные биологические эффекты комбинированного действия радионуклидов различной тропности. М.: Энергоатомиздат, 1991. 160 с.

УДК 591.9:599.6/73(571.56-13)

Степанова В. В., Охлопков И. М.

*Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
г. Якутск, Россия*

ПРОСТРАНСТВЕННО-СТАЦИАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДИКИХ КОПЫТНЫХ В ЮЖНОЙ ЯКУТИИ

Южной части Якутии свойственно очень большое разнообразие форм рельефа. Представлены свойственные диким копытным места обитания в Южной Якутии. Выявлены станции, к которым тяготеют по сезонам года дикие копытные.

Ключевые слова: распространение, лось, благородный олень, кабарга, дикий северный олень.

Stepanova V. V., Okhlopkov I. M.

*Institute of Biological Problems cryolithozones SB RAS
Yakutsk, Russia*

SPATIAL AND STATION DISTRIBUTION OF WILD UNGULATES IN SOUTH YAKUTIA

The southern part of Yakutia is characterized by a very wide variety of landforms. The habitats peculiar to wild ungulates in Southern Yakutia are presented. The stations to which wild ungulates gravitate according to the seasons of the year have been identified.

Key words: distribution, elk, red deer, musk deer, wild reindeer.

Южной части Якутии свойственно очень большое разнообразие форм рельефа, горные местности занимают около 70% площади ареала. Изрезанность рельефа Южной Якутии улучшает качество угодий, так как создает большие возможности для укрытия животных. Климат Южной Якутии все же заметно отличается от общего фона климата Якутии меньшей континентальностью – относительно мягкой зимой, прохладным и дождливым летом.

Лось – *Alces alces* Linnaeus, 1758. В бесснежный период лоси довольно равномерно распределяются по территории, тяготея к руслам мелких рек и ручьев, где они находят достаточно кормов, водопоя, солонцов и спасаются от летнего гнуса. В это время их сосредоточение зависит, прежде всего, от антропогенной освоенности конкретной долины. По мере выпадения снега лоси начинают перемещаться в места где, снежный покров меньше.

Благородный олень – *Cervus elaphus* Linnaeus, 1758. Использование «отстоев», как защитных участков от хищников, отражается и на распространении благородного оленя. В середине прошлого века их размещение было приурочено в Олекмо-Чарском и Алданском нагорье по долинам крупных рек со скалистыми берегами (рр. Токко, Чара, Молбо, Олекма, Алдан). За полвека произошло смещение северной границы ареала вида в Якутии до 60° с.ш. Вид заселил Центральную Якутию и хорошо адаптировался к более равнинным условиям Приленского плато.

Кабарга – *Moschus moschiferus* Linnaeus, 1758. Кабарга распространена в Южной Якутии очень спорадично, так как обитание приурочено в основном к горно-таежным районам, но встречается также в условиях полого-увалистого, всхолмленного, или даже равнинного рельефа, если по долинам рек имеются скалы, пригодные для отстоев (Млекопитающие..., 1971). В состав основных местообитаний вида входит комплекс угодий, среди которых основными являются выходы скальных пород, заросли кустарников по крутым склонам, участки леса с развитым ягельным покровом, а также пойменные высокоствольные леса с моховым или травянистым покровом. На примыкающих к отстоям территориях охотно посещает широкие надпойменные террасы и пойменные участки, в том числе речные острова. Зоной высокой численности кабарги является Олекмо-Чарский очаг обитания вида. Животные до сих пор весьма многочисленны по рекам Олекма, Чара и Токко (Егоров, 1965; Ревин, 1989), максимальные показатели плотности вида составляют здесь 5-10 голов/1000 га угодий (Ревин, 1989).

Дикий северный олень – *Rangifer tarandus* Linnaeus, 1758. На территории таежной части Южной Якутии обитает южно-якутская популяция дикого северного оленя, ареал которой охватывает территории, расположенные к востоку от Лены и ограниченные с севера Алданом и с северо-востока хребтами Джугджур, Сетте-Дабан, Скалистый. В настоящее время численность вида в Якутии находится на довольно низком уровне. Одной из основных причин сокращения численности дикого северного оленя в Южной Якутии является сокращение площадей ягельников, что связано, главным образом, с

воздействием лесных пожаров (Кривошапкин, Попов, Охлопков, Кириллин, 2007).

ПРИМЕЧАНИЯ

Егоров О. В. Дикие копытные Якутии. М.: Наука, 1965. 259 с.

Кривошапкин А. А., Попов А. Л., Охлопков И. М., Кириллин Е. В. Состояние ресурсов лесного дикого северного оленя в западной, центральной и южной Якутии // XII Междунар. конф. по арктич. Копытным, 8-13 августа 2007 г. Якутск: изд-во Якутского ун-та, 2007. С. 60–62.

Млекопитающие Якутии / Под ред. В. А. Тавровского. М.: Наука, 1971. 660 с.

Ревин Ю. В. Млекопитающие Южной Якутии. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1989. 321 с.

УДК 639.1.053:639.11(571.56)

Степанова В. В., Охлопков И. М.

*Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
г. Якутск, Россия*

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ РЕСУРСОВ ОХОТНИЧЬИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ РЕСПУБЛИКИ САХА (ЯКУТИЯ)

Основными объектами пушно-промысловой охоты в Якутии в настоящее время являются соболь, ондатра, белка, лиса, заяц-беляк. По данным учетов зарегистрирован небольшой рост ресурсов благородного оленя и косули, снижение численности лося и кабарги. По анкетным данным наблюдается увеличение волков и бурых медведей.

Ключевые слова: охотничьи звери, пушные виды, дикие копытные, добыча, численность.

Stepanova V. V., Okhlopkov I. M.

*Institute of Biological Problems cryolithozones SB RAS
Yakutsk, Russia*

THE CURRENT STATE OF THE RESOURCES OF HUNTING MAMMALS OF THE REPUBLIC OF SAKHA (YAKUTIA)

The main objects of fur hunting in Yakutia are currently sable, muskrat, squirrel, fox and white hare. According to the accounting data, a small increase in the resources of red deer and roe deer, a decrease in the number of elk and musk deer was registered. According to the questionnaire data, there is an increase in the number of wolves and brown bears.

Key words: hunting animals, fur-bearing species, wild ungulates, prey, numbers.

Общая площадь охотничьих угодий Республики Саха (Якутия) составляет 240 998 628,3 гектаров. Данная обширная территория республики является средой обитания 29 видов млекопитающих, отнесенных к объектам охоты.

К особо ценным и высокодоходным пушно-промысловым видам относится соболь. В целом, поголовье соболя в Якутии имеет тенденцию к увеличению численности, и уровень промыслового изъятия играет основную регулирующую роль численности данного вида в Республике Саха (Якутия). За 2023 год количество добытых соболей составило 47280 особей.

Второе и третье место в балансе пушных заготовок республики занимают ондатра и белка. В результате искусственного и естественного расселения, ареал ондатры в настоящее время охватывает всю пригодную для обитания территорию республики. За последние годы поголовье белки относительно стабильно с годовыми колебаниями. В 2023 году количество добытых шкурок белки составило 1180 штук, шкурок ондатры – 1290 штук.

Ресурсы песца, горностая и колонка в последние годы практически недоопромышляются. За 10 лет поголовье горностая оставалась на стабильном уровне с некоторыми колебаниями по годам. Основную массу заготовок колонка дают районы Центральной Якутии.

Лисица в Якутии всегда выступала объектом попутного промысла, хотя в последнее время численность ее для республики относительно высока. С 2003 г. идет постепенное увеличение заготавливаемых заячьих шкурок, в среднем за год заготавливается около 5% поголовья зайцев. Как объект промысла россомаха находится в числе второстепенных видов, мало влияющих на баланс пушного промысла. Американская норка имеет второстепенный статус промыслового пушного вида.

В настоящее время наблюдается увеличение численности волков на территории республики. Она по анкетным данным составляет около 3 тысяч особей.

В последние годы численность бурого медведя в Якутии неуклонно растет. По данным анкетных сообщений в Якутии численность медведя в настоящее время возросла с 10 тыс. особей до 19 тыс. особей.

Основным объектом мясо-дичного промысла в Якутии является тундровый дикий северный олень. В настоящее время численность дикого северного оленя составляет около 150 тыс. голов, что примерно соответствует 30% поголовья диких северных оленей России.

В последние десятилетия на территории Якутии наблюдается увеличение численности лося. По данным ЗМУ за последние 10 лет численность вида увеличилась до 130 тыс. особей (завышены в 2 раза).

Ареал благородного оленя в Якутии за последние полвека увеличился в северо-восточном направлении почти в четыре раза. Численность вида по данным ЗМУ 2023 г. составляет около 25 тыс. особей (завышены в 3 раза).

По данным ЗМУ 2023 г. популяция сибирской косули в Центральной Якутии в последнее десятилетие достигла довольно высокой численности – 55 тысяч особей (завышены в 3 раза). Образовались устойчивые очаги распространения на территории Лено-Вилуйского и Лено-Амгинского междуречий.

Якутские популяции снежного барана считаются одним из наиболее привлекательных объектов для охотничьего трофейного туризма. По данным авиаучетов, проведенных в 2009-2010 гг., на территории республики обитает более 60 тыс. снежных баранов.

По данным ЗМУ послепромысловая численность сибирской кабарги составляет 95 тыс. голов. Можно предполагать, что ЗМУ завывает данные во много раз. Сейчас идет снижение его численности из-за неумеренного браконьерства ввиду повышенного спроса на его мускус для экспорта.

УДК 630*114.351:632.95

*Стеценко С. К., Андреева Е. М., Терехов Г. Г.
Ботанический сад УрО РАН
г. Екатеринбург, Россия*

ЕСТЕСТВЕННОЕ МИКРОБНОЕ СООБЩЕСТВО ПРИ ЕГО ВНЕСЕНИИ В ПОЧВУ ЛЕСНОГО ПИТОМНИКА

Микробиоценоз лесной подстилки обладает высоким метаболическим потенциалом, который можно использовать для улучшения условий роста хвойных сеянцев в лесном питомнике. Изучены особенности трансформации естественного микробиоценоза в условиях лесного питомника в зависимости от месторасположения источника лесной подстилки и наличия пестицидного загрязнения почвы опытной площадки.

Ключевые слова: сосна, лесная подстилка, лесной питомник, микробиоценоз, раундап, биоремедиация.

*Stetsenko S. K., Andreeva E. M., Terekhov G. G.
Botanical Garden Ural Branch of Russian Academy of Sciences
Ekaterinburg, Russian Federation*

THE NATURE MICROBIAL COMMUNITY INTRODUCED IN TO THE FOREST NURSERY SOIL

The microbiocenosis of the forest litter has a high metabolic potential, which can be used to improve the growth conditions of coniferous seedlings in a forest nursery. The transformation of natural microbiocenosis in forest nurseries were studied depending on the location of the source of forest litter and the presence of pesticide contamination of the experimental site soil.

Key words: pine, forest nursery, forest litter, microbiocenosis, roundup, bioremedition.

Лесная подстилка является ценным биологическим ресурсом, который можно рассматривать как фактор сохранения биоразнообразия лесорастительной среды. При масштабных лесозаготовительных, дорожных, карьерных и строительных работах, а также при прокладке нефте- и газопроводов верхний слой почвы может претерпевать значительные разрушения. На этих территориях возможно предварительное изъятие лесной подстилки и складирование. Использование ее в агротехнике выращивания посадочного материала хвойных пород может стать частью научных направлений, связанных с вопросами разработки ресурсосберегающих технологий. Микробоценоз лесной подстилки структурно организован, обладает высокой трансформирующей активностью и способен разлагать сложные органические соединения различной химической природы, попадающие в почву. Это стало базой для исследования, связанного с поиском приемов снижения пестицидного загрязнения почвы питомников (Фрейберг, Стеценко, 2013). Кроме того, продукты микробиологической переработки могут поглощаться растениями в качестве питательных веществ, что позволяет использовать естественные микробоценозы как основу для разработки микробных удобрений (Андреева, Кожевин, 2014).

Для применения лесной подстилки в целях биоремедиации легче брать из насаждения, близко расположенного к лесному агроценозу. Но в ряде обстоятельств, она может быть перенесена из мест, географически удаленных от него. Эффективность использования лесных подстилок, расположенных из источников разной удаленности от места их практического использования, пока не изучалась. Этот вопрос был принят нами как цель исследования.

Изучение эффекта внесения лесных подстилок в пахотную почву проводили в Балтымском и Березовском лесных питомниках (Березовское лесничество, Свердловская обл.), функционирующим на постоянных площадях более 40 лет. Расстояние между этими лесными агроценозами составляет 20 км. Почва Балтымского питомника характеризуется как суглинок легкий крупнопылеватый, сильнокаменистый. Почва Березовского питомника – суглинок средний крупнопылеватый. По большинству агрохимических показателей почву питомников можно считать слабоокультуренной.

В эксперименте испытывались два образца лесных подстилок из смешанных насаждений, которые вносились в пахотную почву (20 кг/м²) перед посевом сосны (*Pinus sylvestris* L.): 1) лесная подстилка из насаждения расположенного на расстоянии 2 км от Балтымского лесного питомника, где проводили исследование (далее в тексте «ЛП Балтымский») – тип леса сосняк травяно-липняковый с переходом к сосняку орляковому; 2) лесная подстилка из насаждения расположенного на расстоянии 1 км, от Березовского лесного питомника (далее в тексте «ЛП Березовский») – тип леса сосняк ягодниковый с переходом к ельнику-сосняку травяному. Схема эксперимента состояла из так

называемого «перекрестного» внесения подстилки – в почву питомников вносилось два лесных субстрата, как из отдаленного места сбора, так и из ближе расположенного. Соответственно, вариантами эксперимента в обоих питомниках были: 1) «ЛП Балтымский»; 2) «ЛП Березовский»; 3) контроль, без добавления подстилки. Половина опытных площадок в каждом питомнике была обработана раундапом (3 л/га по.д.в.).

Выращенные двухлетние сеянцы распределяли на фенотипические группы (Фрейберг и др., 2004), что позволяло судить об эффективности разложения остаточного пестицидного загрязнения – по соотношению нормальных и тератоморфных сеянцев. Для оценки состояния микробоценозов отбирали образцы почвы и подстилок перед добавлением субстратов в пашню и в конце первого вегетационного сезона уже в вариантах эксперимента. Учет количества основных таксономических групп микроорганизмов проводили по методу Д. М. Новогрудского (Разумовская и др., 1960).

Распределение сеянцев по фенотипическим группам показало, что внесение лесной подстилки из разных источников в опытный участок в Балтымском питомнике положительно повлияло на состояние сеянцев: в площадках, где не было предварительной обработки гербицидами применение лесного субстрата позволило получить на 50% больше сеянцев нормального фенотипа в сравнении с контрольными показателями. В вариантах, где перед началом эксперимента площадки обрабатывались раундапом, также был отмечен положительный эффект от применения лесных подстилок, но количество нормальных сеянцев не сильно различалось в зависимости от образца лесного мелиоранта.

В эксперименте на базе Березовского питомника добавление лесных подстилок способствовало увеличению числа нормальных сеянцев на фоне загрязнения пестицидом – до 48% (ЛП «Березовский»). При отсутствии такового максимальный выход нормальных растений отмечен при добавлении подстилки из более дальнего месторасположения («ЛП Балтымский») – 42%. В контрольном варианте было отмечено около 35% сеянцев нормального фенотипа, а в присутствии раундапа в почве это показатель снизился.

Таким образом, микробоценозы лесных подстилок показали свою эффективность как способ биоремедиации почвы в обоих лесных питомниках.

По соотношению между таксономическими группами микроорганизмов видно (табл. 1), что почва питомника и лесная подстилка из Балтымского района резко отличаются между собой – в лесном образце преобладают актиномицеты, и только небольшая часть приходится на грибы и бактерии. В образце из питомника, отобранном перед началом эксперимента, преобладали бактерии. Соотношение групп микроорганизмов в подстилке и почве питомника из Березовского района было похожем – преобладали грибы (в почве питомника их было на 10% больше, чем в лесном субстрате) и бактерии, и только небольшую часть составляли актиномицеты.

Динамика соотношения основных таксономических групп в пахотном слое почвы лесного питомника показывает, что достаточно одного вегетационного

сезона, чтобы сообщество микроорганизмов приобрело сбалансированный характер, соответствующий порядку данного местообитания (табл. 2).

Таблица 1

Соотношение основных групп и количество микроорганизмов в исходных лесных субстратах и почве лесного питомника перед началом эксперимента, %

| Группа микроорганизмов | Образец почвы питомника | | Образец лесной подстилки, полученный около | |
|------------------------|-------------------------|-------------|--|---|
| | Балтымский | Березовский | Балтымского питомника (ЛП «Балтымский») | Березовского питомника (ЛП «Березовский») |
| Грибы | 8,5 | 48,7 | 4,9 | 33,1 |
| Бактерии | 74,5 | 44,2 | 20,0 | 51,5 |
| Актиномицеты | 17,0 | 7,1 | 75,1 | 15,4 |

Соответственно, можно предположить, что при внесении в аграрную почву лесных микроорганизмов пик их трансформирующей активности и сопровождающая ее интенсификация процессов разложения пестицидного загрязнения, вероятнее всего, будет наблюдаться в первые сроки после внесения микробоценоза. В итоге, мы можем наблюдать рост количества семян сосны с нормальным фенотипом.

Результаты полевого эксперимента показали, что соотношение между основными таксономическими группами микроорганизмов добавленной лесной подстилки становится похожим на то, что уже существует в почве питомника, вне зависимости от того с какого расстояния от места применения был перенесен лесной субстрат.

Таблица 2

Соотношение основных групп и количество микроорганизмов в почве лесных питомников в конце первого вегетационного сезона, %

| Группы микроорганизмов | Почва, без обработки пестицидом | | | Почва с обработкой пестицидом (раундап) | | |
|---|---------------------------------|-----------------|------------------|---|-----------------|------------------|
| | Контроль | ЛП «Балтымский» | ЛП «Березовский» | Контроль | ЛП «Балтымский» | ЛП «Березовский» |
| Опытный участок в Балтымском питомнике | | | | | | |
| Грибы | 24,6 | 14,1 | 16,4 | 13,3 | 12,4 | 16,5 |
| Бактерии | 65,8 | 73,2 | 69,3 | 73,9 | 70,0 | 72,4 |
| Актиномицеты | 9,6 | 12,7 | 14,3 | 12,8 | 17,6 | 11,1 |
| Опытный участок в Березовском питомнике | | | | | | |
| Грибы | 36,9 | 40,9 | 44,9 | 50,7 | 41,1 | 45,5 |
| Бактерии | 52,0 | 48,3 | 44,9 | 38,9 | 45,5 | 41,7 |
| Актиномицеты | 11,1 | 10,8 | 10,2 | 10,3 | 13,4 | 12,8 |

Таким образом, лесная подстилка из смешанного по породному составу насаждения, полученная из лесных массивов с разной степенью удаленности от

лесного питомника, может быть использована в биоремедиации почвы при пестицидном загрязнении.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН Ботанический сад УрО РАН.

ПРИМЕЧАНИЯ

Андреева О. А., Кожевин П. А. Оптимизация естественного сообщества микроорганизмов почвы как способ создания микробных удобрений // Вестник Московского университета. Серия 17: Почвоведение. 2014. № 4. С. 42–45.

Разумовская З. Г., Чижик Г. Я., Громов Б. В. Лабораторные занятия по почвенной микробиологии. Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1960. 184 с.

Фрейберг И. А., Ермакова М. В., Стеценко С. К. Модификационная изменчивость сосны обыкновенной в условиях пестицидного загрязнения. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 74 с.

Фрейберг И. А., Стеценко С. К. Биологические параметры очистки почв от пестицидной токсичности // Экология и промышленность России. 2013. № 2. С. 40–42.

УДК 574+575

Суетина Ю. Г.

*Марийский государственный университет
г. Йошкар-Ола, Россия*

ВСЕРОССИЙСКИЕ ПОПУЛЯЦИОННЫЕ СЕМИНАРЫ. МЕМОРИАЛЬНЫЕ ЧТЕНИЯ

В статье приводится обзор Всероссийских популяционных семинаров и мемориальных докладов (1997-2017). Семинары связаны с именем Николая Васильевича Глотова (1939-2016), который был инициатором их проведения и одним из организаторов. В 2017 г. семинар был посвящен его памяти.

Ключевые слова: популяционные семинары, мемориальные чтения, Л. Ф. Семериков, Т. И. Серебрякова, Н. В. Тимофеев-Ресовский, В. А. Попов, М. В. Марков, В. В. Корона, П. Ф. Рокицкий, С. С. Четвериков, Т. А. Работнов, М. П. Прокопьев, А. А. Любищев, Н. В. Глов.

Suetina Yu. G.

*Mari State University
Yoshkar-Ola, Russia*

RUSSIAN POPULATION SEMINARS. MEMORIAL READINGS

The article provides an overview of All-Russian population seminars and memorial reports (1997-2017). The seminars are associated with the name of Nikolai Vasilyevich Glotov (1939-2016), who was the initiator of them and one of the organizers. In 2017, the seminar was dedicated to his memory.

Key words: population seminars, memorial readings, L. F. Semerikov, T. I. Serebryakova, N. V. Timofeev-Resovsky, V. A. Popov, M. V. Markov, V. V. Korona, P. F. Rokitsky, S. S. Chetverikov, T. A. Rabotnov, M. P. Prokopyev, A. A. Lyubishchev, N. V. Glotov.

Идея организации популяционных семинаров возникла у Николая Васильевича Глотова по образу Миассовских летних семинаров его Учителя, Николая Владимировича Тимофеева-Ресовского. Эта идея была поддержана Людмилой Алексеевной Жуковой и Львом Анатольевичем Животовским. Первые три популяционных семинара прошли в Марийском государственном университете в г. Йошкар-Оле (1997, 1998, 2000). Эти и последующие семинары прошли при активном участии Н. В. Глотова. В дальнейшем площадками популяционных дискуссий стали Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН (Москва, 2001), Институт экологии природных систем АН Республики Татарстан (Казань, 2001), Нижнетагильский государственный педагогический институт (Нижний Тагил, 2002), Институт биологии Коми НЦ УрО РАН (Сыктывкар, 2004), Нижегородский государственный университет (Нижний Новгород, 2005), Башкирский государственный университет и Институты Уфимского НЦ РАН (Уфа, 2006), Удмуртский государственный университет (Ижевск, 2008), Институт экологии Волжского бассейна РАН (Тольятти, 2015). XII семинар был посвящен памяти Николая Васильевича и проходил в г. Йошкар-Оле (2017).

Сочетание лекций, проблемных докладов и сообщений и их неформальное обсуждение, участие именитых ученых и молодежи, в том числе студентов – отличительные особенности семинаров. Достоинством семинаров являются широта охвата тематики, объектов и методов исследования.

Начиная с первого семинара была заложена традиция мемориальных докладов. Мемориальные чтения были посвящены Леониду Филатовичу Семерикову (1939-1995), Татьяне Ивановне Серебряковой (1922-1986), Николаю Владимировичу Тимофееву-Ресовскому (1900-1981), Виктору Алексеевичу Попову (1910-1980), Михаилу Васильевичу Маркову (1900-1981), Валентину Вонифатьевичу Короне (1948-2001), Петру Фомичу Рокицкому (1903-1977), Сергею Сергеевичу Четверикову (1880-1959), Тихону Александровичу Работнову (1904-2000), Михаилу Прокопьевичу Прокопьеву (1889-1969), Александру Александровичу Любичеву (1890-1972), Николаю Васильевичу Гловому (1939-2016).

Всероссийские популяционные семинары и мемориальные доклады

I. Экология и генетика популяций. 5-9 февраля 1997 г., г. Йошкар-Ола, Марийский государственный университет. Председатель оргкомитета – Жукова Л.

А. Поддержан грантом Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ).

Глотов Н. В. Из истории популяционной биологии: Леонид Филатович Семериков (1939-1995).

II. Жизнь популяций в гетерогенной среде. 16-20 февраля 1998 г., г. Йошкар-Ола, Марийский государственный университет. Председатель оргкомитета – Жукова Л. А. Поддержан грантом РФФИ.

Жукова Л. А., Шестакова Э. В., Ермакова И. М. Памяти Татьяны Ивановны Серебряковой.

III. Онтогенез и популяция. 7-11 февраля 2000 г., г. Йошкар-Ола, Марийский государственный университет. Председатель оргкомитета – Глотов Н. В. Поддержан грантами РФФИ и НП «Университеты России».

Глотов Н. В. Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский: мировоззрение биолога.

IV. Онтогенез и популяция. 18-19 мая 2001 г., г. Москва, Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН. Председатель оргкомитета – Захаров В. М., председатель программного комитета – Глотов Н. В. Поддержан фондом Элтона Джонса (W. Alton Jones Foundation).

V. Популяция, сообщество, эволюция. 26-30 ноября 2001 г., г. Казань, Институт экологии природных систем АН Республики Татарстан. Председатель оргкомитета – Морозкин А. И., председатель программного комитета – Глотов Н. В. Поддержан фондом НИОКР Республики Татарстан.

Гаранин В. И. Виктор Алексеевич Попов – основатель первой в СССР кафедры охраны природы.

Туганаев В. В. Михаил Васильевич Марков.

VI. Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии. 2-6 декабря 2002 г., г. Нижний Тагил, Нижнетагильский государственный педагогический институт. Председатель оргкомитета – Жуйкова Т. В., председатель программного комитета – Глотов Н. В. Поддержан грантом РФФИ.

Смирнов Н. Г. Памяти В. В. Короны: о том, что он сделал и не сделал.

VII. Методы популяционной биологии. 16-21 февраля 2004 г., г. Сыктывкар, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН. Председатель оргкомитета – Таскаев А. И., председатель программного комитета – Глотов Н. В. Поддержан грантом РФФИ.

Моссэ И. Б. Жизнь и творчество Петра Фомича Рокицкого (к 100-летию со дня рождения).

VIII. Популяции в пространстве и времени. 11-15 апреля 2005 г., г. Нижний Новгород, Нижегородский государственный университет. Председатель оргкомитета – Гелашвили Д. Б., председатель программного комитета – Розенберг Г. С. Поддержан грантом Экологического фонда Нижегородской области.

Глотов Н. В. Сергей Сергеевич Четвериков: ученый и учитель.

IX. Особь и популяция – стратегии жизни. 2-6 октября 2006 г., г. Уфа, Башкирский государственный университет, Институты Уфимского НЦ РАН.

Председатель оргкомитета – Ишбирдин А. Р., председатель программного комитета – Глотов Н. В. Поддержан Президиумом Уфимского НЦ УрО РАН и ГПЗ «Шульган-Таш».

Миркин Б. М. Вклад Т. А. Работнова в науку о растительности.

Х. Современное состояние и пути развития популяционной биологии. 17-22 ноября 2008 г., г. Ижевск, Удмуртский государственный университет. Председатель оргкомитета – Глотов Н. В. Поддержан грантом РФФИ.

Фатыхов И. Ш., Ленточкин А. М. Проблема стародавних местных популяций и сортов культурных растений (памяти Михаила Прокопьевича Прокопьева, 1889-1969).

XI. Гомеостатические механизмы биологических систем с общей темой «Проблемы популяционной экологии». 6-10 апреля 2015 г., г. Тольятти, Институт экологии Волжского бассейна РАН. Председатель оргкомитета – Розенберг Г. С.

Бакиев А. Г. Александр Александрович Любищев в Самаре.

XII. Проблемы популяционной биологии. Памяти Николая Васильевича Глотова (1939-2016). 11-14 апреля 2017 г., г. Йошкар-Ола, Марийский государственный университет. Председатель оргкомитета: Суетина Ю. Г., председатель программного комитета: Воскресенская О. Л., сопредседатель: Гелашвили Д. Б. Поддержан грантом РФФИ.

Смирнов Н. Г., Суетина Ю. Г. Н. В. Глотов – начало и основы научного пути.

Огромная благодарность Максиму Евгеньевичу Гребенникову, который ведёт страницу памяти Николая Васильевича Глотова и в оцифрованном виде выложил материалы Всероссийских популяционных семинаров на сайте института. Спасибо всем причастным к этому коллегам из Института экологии растений и животных УрО РАН.

ПРИМЕЧАНИЯ

(мемориальные доклады в хронологической последовательности)

1. *Глотов Н. В.* Из истории популяционной биологии: Леонид Филатович Семериков (1939–1995) // Экология и генетика популяций: [Сб. науч. материалов I Всерос. популяц. семинара, 5-9 фев. 1997 г., г. Йошкар-Ола] / под ред. Л. А. Жуковой, Н. В. Глотова, Л. А. Животовского. Йошкар-Ола: Периодика, 1998. С. 9–21.

2. *Жукова Л. А., Шестакова Э. В., Ермакова И. М.* Памяти Татьяны Ивановны Серебряковой // Жизнь популяций в гетерогенной среде: [Сб. науч. материалов II Всерос. популяц. семинара, 16-20 фев. 1998 г., г. Йошкар-Ола] / под ред.: Л. А. Жуковой, Н. В. Глотова, Л. А. Животовского. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. Ч. 1. С. 18–42.

3. *Глотов Н. В.* Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский: мировоззрение биолога // Экология. 2000. № 4. С. 244–247. Eng. trans.: Glotov N.V. Nikolai Vladimirovich Timofeeff-Ressovsky: A Biologist's Outlook // Russian Journal of Ecology. 2002. Vol. 33. N 3. С. 220–223.

4. *Гаранин В. И.* Виктор Алексеевич Попов – основатель первой в СССР кафедры охраны природы // Популяция, сообщество, эволюция: V Всерос. популяц. семинар, 26-30 ноября 2001 г., г. Казань / редкол.: Н. В. Глотов, Л.А. Жукова, М.М. Гимадеев и др. Казань: Новое издание, 2002. Ч. 2. С. 5–15.

5. *Туганаев В. В.* Михаил Васильевич Марков // Популяция, сообщество, эволюция: V Всерос. популяц. семинар, 26-30 ноября 2001 г., г. Казань / редкол.: Н. В. Глотов, Л.А. Жукова, М.М. Гимадеев и др. Казань: Новое издание, 2002. Ч. 2. С. 16–24.

6. *Смирнов Н. Г.* Памяти В. В. Короны: о том, что он сделал и не сделал // Ученые записки Нижнетагильской государственной социально-педагогической академии: Материалы VI Всерос. популяц. семинара «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии» [2-6 декабря 2002 г., НТГСПА, г. Нижний Тагил] / отв. ред. Т.В. Жуйкова. Нижний Тагил. 2004. С. 8–12.

7. *Моссэ И. Б.* Жизнь и творчество Петра Фомича Рокицкого (к 100-летию со дня рождения) // Методы популяционной биологии: Материалы докл. VII Всерос. популяц. семинара, 16-21 февр. 2004 г., Респ. Коми, г. Сыктывкар / редкол.: Н. В. Глотов (отв. ред.) и др. Сыктывкар, 2004. Ч. 2. С. 7–13.

8. *Глотов Н. В.* Сергей Сергеевич Четвериков: ученый и учитель // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. Вып. 1 (9). С. 5–11.

9. *Миркин Б. М.* Вклад Т. А. Работнова в науку о растительности // Особь и популяция – стратегии жизни: Материалы докл. IX Всерос. популяц. семинара [посвящ. 90-летию заповедной системы России и 20-летию ФГУ Гос. природ. зап-ка «Шульгун-Таш»], 2-6 окт. 2006 г., Респ. Башкортостан, г. Уфа / редкол.: А. Р. Ишбирдин (отв. ред.), Н. В. Глотов, М. М. Ишмуратова и др. Уфа: Изд. дом ООО «Вилли Окслер», 2006. Ч. 1. С. 3–7.

10. *Фатыхов И. Ш., Ленточкин А. М.* Проблема стародавних местных популяций и сортов культурных растений (памяти Михаила Прокопьевича Прокопьева, 1889-1969) // Современное состояние и пути развития популяционной биологии: Материалы X Всерос. популяц. семинара (г. Ижевск, 17-22 ноября 2008 г.) / отв. ред. Н. В. Глотов, науч. ред. В. В. Туганаев. Ижевск, 2008. С. 5–8.

11. *Бакиев А. Г.* Александр Александрович Любищев в Самаре // Теоретические проблемы экологии и эволюции: VI Любищевские чтения, 11-й Всероссийский популяционный семинар и Всероссийский семинар «Гомеостатические механизмы биологических систем» с общей темой «Проблемы популяционной экологии», (6-10 апреля 2015 г., Тольятти, Россия) / Под ред. Г. С. Розенберга. Тольятти: Кассандра, 2015. С. 29–35.

12. *Смирнов Н. Г., Суетина Ю. Г.* Н. В. Глотов – начало и основы научного пути // Проблемы популяционной биологии: Материалы XII Всерос. популяц. семинара памяти Николая Васильевича Глотова (1939-2016), 11-14 апреля 2017 г., [г. Йошкар-Ола] / редкол.: О. Л. Воскресенская, Д. Б. Гелашвили, Ю. Г. Суетина. Йошкар-Ола, 2017. С. 4–7.

**Суходольская Р. А.¹, Ухова Н. Л.², Максимович К. Ю.³, Автаева Т. А.⁴,
Теофилова Т.⁵, Ланграф В.⁶**

¹Институт проблем экологии и недропользования
АН Республики Татарстан
г. Казань, Россия

²Висимский государственный заповедник
г. Кировград, Россия

³Новосибирский государственный аграрный университет
г. Новосибирск, Россия

⁴Чеченский государственный педагогический университет,
г. Грозный, Россия

⁵Институт биоразнообразия и экосистемных исследований
Академии наук Болгарии
г. София, Болгария

⁶Университет философа Константина в Нитре
г. Нитра, Словакия

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ И ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА ЖУЖЕЛИЦЫ *POECILUS SUPREUS* L. В ШИРОТНОМ ГРАДИЕНТЕ: ПОДТВЕРЖДЕНИЕ ПИЛООБРАЗНОГО КЛИНА

На основе промеров более, чем 7000 жуков, полученных из 14 регионов России и зарубежья, впервые для *Poecilus cupreus* L. построены кривые внутривидовой изменчивости шести признаков в широтном градиенте. Все они пилообразны, хотя размер жуков в соседствующих регионах различается статистически значимо.

Ключевые слова: изменчивость размеров, широтный градиент, жужелицы, половой диморфизм, смена жизненных циклов, правило Бергмана, пилообразная кривая.

***Sukhodolskaya R. A.¹, Ukhova N. L.², Maksimovich K. Yu.³, Avtaeva T. A.⁴,
Teofilova T.⁵, Langraf V.⁶***

¹Research Institute for Problems of Ecology
and Mineral Wealth Use TAS
Kazan, Russia

²Visim State Reserve
Kirovgrad, Russia

³Novosibirsk State Agrarian University
Novosibirsk, Russia

⁴Chechen State Pedagogical University
Grozniy, Russia

⁵Institute of Biodiversity and Ecosystem Research,
Bulgarian Academy of Sciences

BODY SIZE VARIATION AND SEXUAL SIZE DIMORPHISM IN GROUND BEETLE *POECILUS CUPREUS* L. IN LATITUDE GRADIENT: CONFIRMATION OF THE SAW-TOOTH PATTERN

We sampled beetles in 14 large regions in Russia and abroad and measured them for six morphometric traits. Over 7000 specimen were measured and the curves of their variation were processed. All of them were saw-tooth, though traits values differed significantly in adjacent regions.

Key words: body size variation, latitude gradient, ground beetles, sexual size dimorphism, life-cycles change, Bergman Rule, saw-tooth variation.

Введение

Размер тела животных по праву занимает центральное место в биогеографических и эволюционных исследованиях (Peters, 1983). Карл Бергман сформулировал правило широтной изменчивости размеров животных первоначально для позвоночных и апеллировал к процессам термосбережения. Современные данные показывают, что широтные клины по размеру тела, совпадающие с предсказаниями Бергмана, существуют также у эктотермных организмов, но оценить частоту встречаемости бергмановских клин у них пока невозможно с той же полнотой, как это сделано для теплокровных животных. В крупных таксонах эктотермов (Arthropoda, Mollusca, Pisces) бергмановские клины описаны наряду с противобергмановскими, а также с рядом других характерных клин (U-образные, пилообразные) (Винарский, 2014; Blanckenhorn, Demont, 2004). Большое количество работ посвящено насекомым, однако вряд ли возможно определить долю видов Insecta, подчиняющихся правилу Бергмана, поскольку число исследованных в этом отношении видов ничтожно в сравнении с видовым богатством класса (Chown, Gaston, 2009; Shelomi, 2014).

Вопрос актуализировался в конце 90-х прошлого века в связи с влиянием климатических изменений на ареалы животных. Большое количество проведенных исследований в разных регионах мира и на разных объектах дало такое же большое количество противоречивых результатов, когда: (а) размер животных увеличивался по направлению к северу – прямое правило Бергманна; (б) чаще он уменьшался – обратное правило Бергманна; (в) он не менялся вообще.

В итоге в ряде обзорных статей ревьюеры этих исследований пришли к выводу, что реализация правила Бергманна для пойкилотермов идиосинкратична, другими словами, ее нельзя прогнозировать. Правда при этом один из мэтров оговорился, что прежде всего необходимо правильно масштабировать исследования, то есть проводить их одновременно как больших масштабах (в пределах континента), так и достаточно детализировано по локациям.

Поскольку мы имели все основания для проведения такой работы, мы ее начали, используя в качестве модели жуков – жужелиц, имея в виду большое

видовой богатство этого семейства, его хорошую биологическую и экологическую изученность, а также доступность отбора материала в пределах континента. В последнее десятилетие усилиями карабидологов нашей страны и коллег из-за рубежа сформирована база данных по морфометрическим промерам более, чем 20 тыс. особей, принадлежащих 18 модельным видам карабид. Применение современных методов статистической обработки позволило подвергнуть сомнению идиосинкратичность характера изменчивости размеров пойкилотермов в широтном градиенте. К примеру, подтверждается рабочая гипотеза, что географическая изменчивость жужелиц родоспецифична, другими словами, зависит от того, к какому роду принадлежит исследуемый видвид (Ахметова и др., 2022; Бригадиренко и др., 2021; Суходольская, 2014, 2015; Суходольская, Савельев, 2015, 2017; Суходольская и др., 2021; Теофилова и др., 2021; Ухова и др., 2022; Anciferov et al., 2020; Mukhametnabiev et al., 2020; Eremeeva et al., 2021; Sukhodolskaya, Saveliyev, 2015, 2016, 2017; Ukhova et al., 2021).

В предлагаемом сообщении представлены результаты оценки широтной изменчивости размеров очередного вида из семейства жужелиц – *Poecilus cupreus* L. Цель работы – определить характер этой изменчивости, а также проследить особенности реализации полового диморфизма у этого вида в разных точках ареала. Мы не могли выдвигать каких-либо гипотез, поскольку это был первый вид из вновь анализируемого рода карабид.

Материалы и методы

Объектом исследований была жужелица *P. cupreus* – широко распространенный палеаркт. Это лугово-полевой вид, мезофил с высокой численностью в агроценозах. Имеет большое значение как энтомофаг. Находит благоприятные условия для обитания в городской черте и имеет широкий диапазон требований к среде обитания (Крыжановский, 1983).

Районы исследования. В каждой из исследованных частей ареала жуков отлавливали в естественных ценозах, а также на территориях с антропогенным влиянием (города, пригороды, агро ценозы). По возможности отлов проводился во всех типах биотопов, где обитают жуки исследуемого вида (лиственные леса, луга и т. п.). Отлов жуков в Республике Татарстан проводился стандартно ловушками Барбера в вегетационные сезоны 1996-2020 гг. Остальные коллекции, включающие в себя сборы жужелиц из других частей ареала, были получены в рамках научного сотрудничества от коллег из разных регионов России и из-за рубежа.

Методика исследования. Особей фотографировали по 3-4 штуки и измеряли шесть мерных признаков (длина и ширина надкрылий, переднеспинки и головы) с использованием самописной программы на Python 2.7 с привлечением библиотек numpy и openCV. Программа необходима для достижения большей точности измерений, автоматизации процесса и снижения субъективизма (Мухаметнабиев, 2018).

Статистическая обработка результатов проведена в программе Excel. Расчет значений полового диморфизма проводили по общепринятой формуле (Lovich, Gibbons, 1992).

Результаты и обсуждение

Размер жуков изменялся в широтном градиенте пилообразно со слабым трендом на уменьшение (рис. 1, 2).

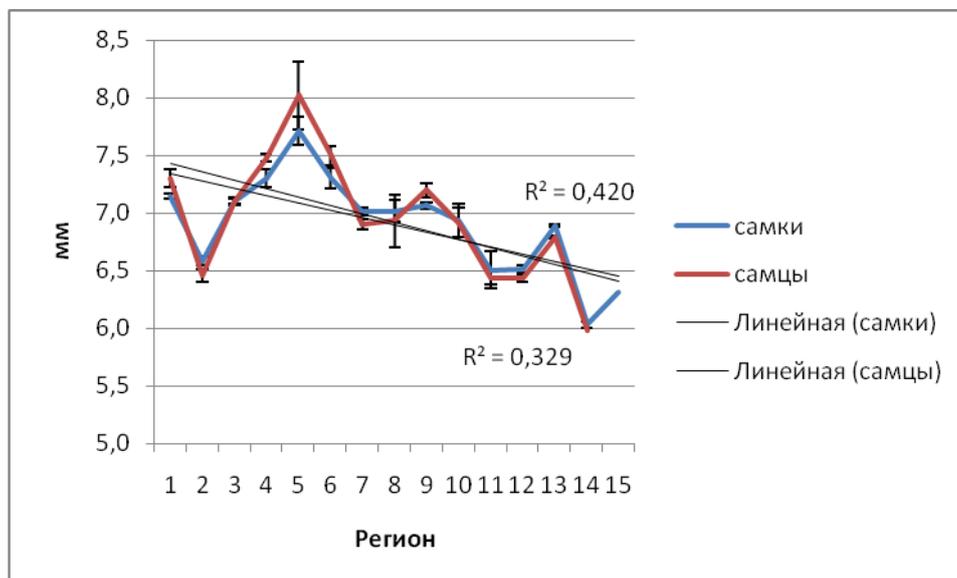


Рис. 1. Изменчивость длины надкрылий в широтном градиенте у *P. cupreus*.

Обозначения по оси X: 1) Болгария 2) Республика Чечня 3) Румыния 4) Краснодарский край 5) Украина 6) Ставропольский край 7) Швейцария 8) Словакия 9) Германия 10) Омская область 11) Кемеровская область 12) Новосибирская область 13) Республика Татарстан 14) Висимский заповедник 15) Костромская область

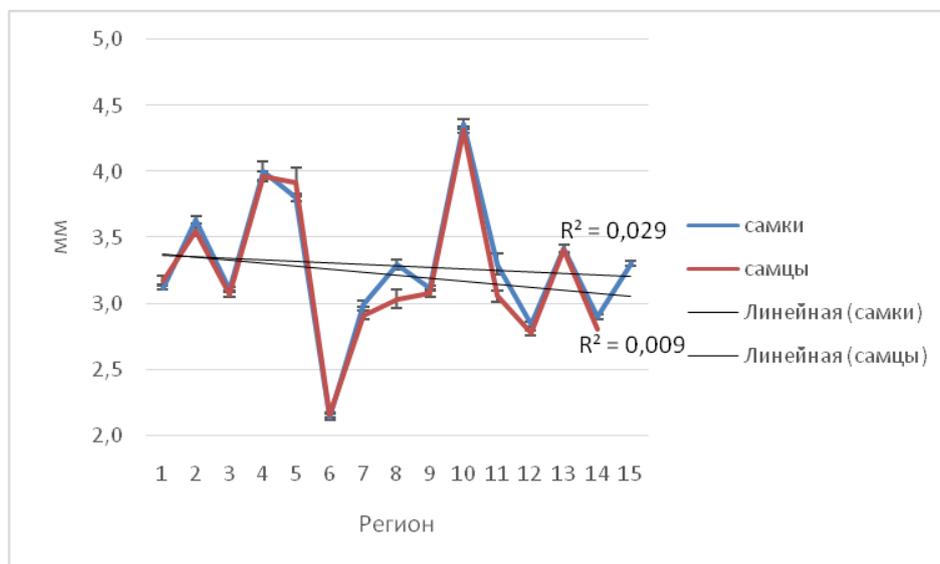


Рис. 2. Изменчивость ширины надкрылий в широтном градиенте у *P. cupreus*.

Обозначения, как на рис. 1

В данной публикации мы приводим иллюстрации только по признакам надкрылий (длина и ширина), по остальным признакам характер изменчивости был таким же: значение признака могло скачкообразно изменяться при переходе от одного региона к соседствующему по направлению к северу,

причем разница была статистически значимой. Кривые изменчивости размеров самцов и самок практически одинаковы, то есть направленности изменчивости в широтном градиенте не имеет половой дифференцировки. Однако сами величины полового диморфизма, вычисленного в среднем для всех исследованных мерных признаков, меняются так же скачкообразно в пределах популяций жуков первых восьми регионов (от 42,3243 до 48,46 с. ш.). И только далее к северу они стабилизируются (рис. 3).

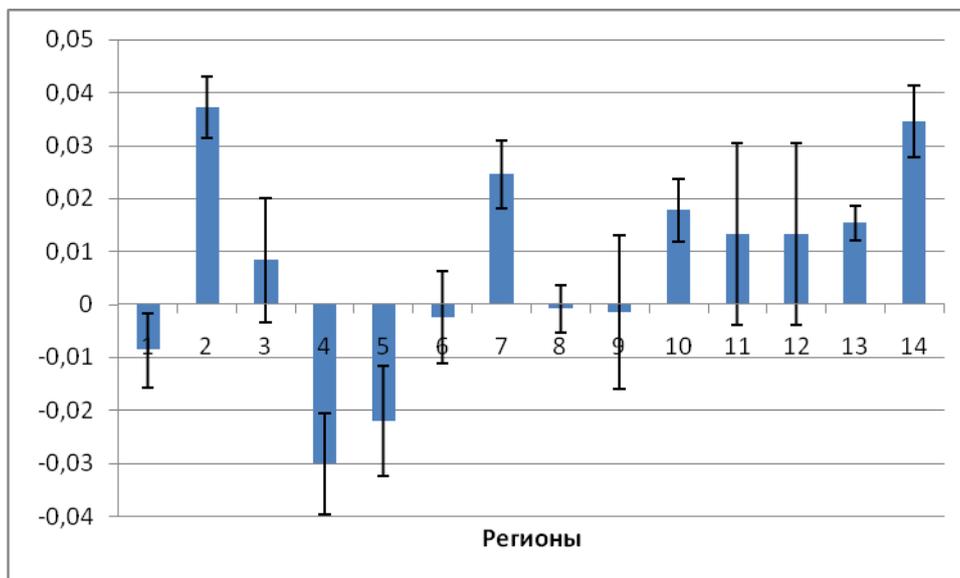


Рис. 3. Изменчивость значений полового диморфизма в широтном градиенте у *P. cupreus*. Обозначения, как на рис. 1

По-видимому, изменчивость полового диморфизма по размерам играет определенную роль для *P. cupreus* в процессе адаптации популяций к меняющимся условиям среды в широтной трансекте. Однако вопрос требует дальнейшей разработки. Мы считаем, что у *P. cupreus* в ходе продвижения популяций на север происходит периодическая смена жизненных циклов. В южных популяциях вид может быть дивольтинным, то есть давать по два поколения за сезон. В соседнем, но расположенном севернее, регионе в силу уменьшения длины вегетационного сезона, время для развития личинок сокращается, и имаго вылупляются меньшие по размеру. При продвижении далее на север сокращение длины вегетационного сезона и снижение температур приводит к тому, что *P. cupreus* становится моновольтинным, то есть меняет жизненный цикл, давая одно поколение в год. Это приводит к удлинению времени развития, и, следовательно, к большим размерам как личинки, так и рождающегося имаго. Соответственно, размер особей в целом по популяции увеличивается, даже в более северной популяции. При продвижении далее по широтному градиенту изменение климатических условий ведет к новым изменениям в длине и характере жизненных циклов, что обеспечивает адаптацию вида к условиям среды. А кривая изменчивости размеров становится пилообразной.

Подобный феномен был описан для нескольких видов насекомых, в том числе и жуужелиц (Kivela et al., 2011; Luzyanin et al., 2022). У жуужелиц пилообразная кривая изменчивости размеров в широтном градиенте показана для особей рода *Pterostichus*. Что касается жуужков рода *Poecilus* имеется лишь одна публикация, где посредством линейных моделей исследовано влияние антропогенных факторов на изменчивость размеров особей этого вида, а географической изменчивости уделено мало внимания (Суходольская и др., 2017).

ПРИМЕЧАНИЯ

Ахметова Д. И., Ухова Н. Л., Алексанов В. В., Воробьева И. Г., Ананина Т. Л., Теофилова Т. М., Суходольская Р. А. Изменчивость размеров жуужелицы *Pterostichus oblongopunctatus* Fabricius (Coleoptera, Carabidae) в географических градиентах // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем : материалы XX Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Киров : Вятский государственный университет, 2022. С. 365–367.

Бригадиренко В. В., Автаева Т. А., Анциферов А. Л., Ахметова Д., Гатиятова А. Г., Суходольская Р. А. Географическая изменчивость размеров тела жуужелицы *Poecilus cupreus* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera, Carabidae) // Биологическое разнообразие природных и антропогенных ландшафтов: изучение и охрана: сборник материалов II Международной научно-практической конференции Астрахань: Астраханский государственный университет, Издательский дом «Астраханский университет», 2021. С. 320–324.

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

Крыжановский О. Л. Фауна СССР. Жесткокрылые. М.: Наука, 1983. 341 с.

Мухаметнабиев Т. Manual Carabid morphometric measurement for method by Sukhodolskaya (дата обращения 16.03.2023). URL: <https://github.com/CRTmatrix/-Manual-Carabidmorphometric-measurement-for-method-by-Sukhodolskaya>

Суходольская Р. А. Изменчивость полового диморфизма в свете экогеографических правил // Труды Казанского отделения РЭО. Вып. 3. Казань, ООО «Новое знание». 2014. С. 83–89.

Суходольская Р. А. Половой диморфизм жуужелиц в широтном градиенте // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы VI Всероссийской конференции с международным участием. Йошкар-Ола: Изд-во Марийского государственного университета, 2015. С. 198–200.

Суходольская Р. А., Ананина Т. Л., Савельев А. А. Изменчивость размеров и полового диморфизма *Pterostichus montanus* Motsch. (Coleoptera, Carabidae) в высотном градиенте // Сибирский экологический журнал. 2021. № 1. С. 75–90.

Суходольская Р. А., Савельев А. А. Внутривидовая изменчивость размеров жуужков – жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) в широтном градиенте // Вестник

Оренбургского государственного педагогического университета. 2015. № 4 (16). С. 30–37.

Суходольская Р. А., Савельев А. А. Географическая изменчивость полового диморфизма у жужелицы *Carabus granulatus* L. (Coleoptera, Carabidae) // Российский журнал прикладной экологии. 2017. № 4. С. 3–10.

Суходольская Р. А., Савельев А. А., Шамаев Д. Е. Влияние факторов среды на изменчивость размеров жужелицы *Poecilus cupreus* (Coleoptera, Carabidae) // Принципы экологии. 2017. С. 118–129.

Тефилова Т. М., Ухова Н. Л., Еремеева Н. И., Суходольская Р. А. Изменчивость размеров и морфометрической структуры популяций жужелицы *Pterostichus melanarius* Ill. (Coleoptera, Carabidae) в разных частях ареала // Биоразнообразии и антропогенная трансформация природных экосистем: матер. IX Всероссийской научно-практической конференции. Саратов: Саратовский источник, 2021. С. 158–161.

Ухова Н. Л., Алексанов В. В., Гордиенко С. С., Суходольская Р. А. Изменчивость размеров жужелицы *Pterostichus niger* Schall. (Coleoptera, Carabidae) в разных частях ареала // Экология родного края: проблемы и пути их решения: матер. XVII Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Киров: ВятГУ, 2022. С. 371–374.

Anciferov A. L., Gordienko T. A., Shagidullin R. R., Vavilov D. N., Sukhodolskaya R. A. Modeling sexual differences of body size variation in ground beetles in geographical gradient (The case study in *Pterostichus oblongpunctatus* Fabricius, 1787) // GSC Biological and Pharmaceutical Sciences. 2020. Vol. 13 (03). P. 149–161. <https://doi.org/10.30574/gscbps.2020.13.3.0388>

Blanckenhorn W. U., Demont M. Bergmann and Converse Bergmann Latitudinal Clines: Two Ends of a Continuum? // Integrative Comparative Biology. 2004. Vol. 44. P. 413–424.

Chown S. L., Gaston K. J. Body size variation in insects: a macroecological perspective // Biological Reviews. 2009. Vol. 85. № 1. P. 139–169.

Eremeeva N. I., Sukhodolskaya R. A., Ukhova N. L., Saveliev A. A. Geographic variation in functional and structural traits in ground beetles (the case study of *Carabus aeruginosus* F.-W., 1822) // GSC Biological and Pharmaceutical Sciences (GSCBPS). 2021. 15 (01). P. 104–111.

Kivelä S. M., Välimäki P., Carrasco D., Mäenpää M. I., Oksanen J. Latitudinal insect body size clines revisited: a critical evaluation of the saw-tooth model // Journal of Animal Ecology. 2011. Vol. 80 (6). P. 1184–1195. <http://www.jstor.org/stable/41332025>

Lovich J. E., Gibbons J. W. A Review of Techniques for Quantifying Sexual Size Dimorphism // Growth, Development & Aging. 1992. Vol. 56. P. 269–281.

Luzyanin S., Saveliev A., Ukhova N., Vorobyova I., Solodovnikov I., Anciferov A., Shagidullin R., Teofilova T., Nogovitsyna S., Brygadyrenko V. Modeling Sexual Differences of Body Size Variation in Ground Beetles in Geographical Gradients: A Case Study of *Pterostichus melanarius* (Illiger, 1798) (Coleoptera, Carabidae) // Life. 2022. Vol. 12. P. 112. <https://doi.org/10.3390/life12010112>

Mukhametnabiev T. R., Sukhodolskaya R. A., Vorobyova I. G., Antsiferov A. L., Ukhova N. L. Influence of geographic location in area and dominant forest forming species on body shape of ground beetle *Pterostichus oblongopunctatus* Fabricius, 1787 (Coleoptera: Carabidae) in taiga-broadleaf gradient in Russia // Российский журнал прикладной экологии. 2020. № 1. С. 3–2.

Peters R. H. The Ecological Implications of Body Size. Cambridge : Cambridge University Press, 1983. 158 p.

Shelomi M. Where are we now? Bergmann's rule sensu lato in insects // American Naturalist. 2012. Vol. 180 (4). P. 511–19.

Sukhodolskaya R. A., Saveliev A. A. Latitudinal Variation of Body Size in Ground Beetles (Coleoptera, Carabidae): the Case of Intraspecific Study// 17th European Carabidologists Meeting. Primošten, Croatia Zagreb, 2015. P. 104.

Sukhodolskaya R., Saveliev A. Body size variation in Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) in latitude gradient // Periodicum Biologorum. 2016. Vol. 118. № 3. P. 273–278.

Sukhodolskaya R., Saveliev A. Geographical variation of sexual size dimorphism in ground beetle *Pterostichus melanarius* (Coleoptera, Carabidae) // 18 European Carabidologists Meeting: Proceedings /Rennes, France, 2017. P. 61.

Ukhova N. L., Ereemeva N. I., Sukhodolskaya R. A. Geographic variation in functional and structural traits in ground beetles (the case study of *Carabus aeruginosus* F. W., 1822) // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии: мат-лы IV Всеросс. науч. конф. с междунар. участием. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2021. С. 606–608.

УДК 630*232.43: 58.084

Тараканов В. В.

*Западно-Сибирское отделение Института леса имени В. Н. Сукачева
СО РАН – филиал ФИЦ «Красноярский научный центр» СО РАН,
Новосибирский государственный аграрный университет
г. Новосибирск, Россия*

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА И ЛЕСОСЕМЕННОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ *PINUS SYLVESTRIS* L. АНАЛИТИЧЕСКИЙ ОБЗОР

*Светлой памяти выдающихся популяционных биологов
Николая Васильевича Глотова, Леонида Филатовича Семерикова,
Анатолия Ивановича Видякина посвящается*

Рассмотрена проблема оценки пространственной популяционной структуры с целью уточнения лесосеменного районирования сосны обыкновенной. Показано, что для этого целесообразно использовать программу Н. В. Глотова

по оценке генетической гетерогенности популяций в масштабе ареала вида, которая получила дальнейшее развитие в трудах Л. Ф. Семерикова и А. И. Видякина. Намечены основные этапы такого рода исследований.

Ключевые слова: популяция, природное районирование, ареал, изоляция, естественный отбор, лесосеменной район.

Tarakanov V. V.

*West Siberian Branch of the Sukachev Institute of Forest SB RAS – Branch of
the Federal Research Center «Krasnoyarsk Science Center»,
Novosibirsk State Agricultural University
Novosibirsk, Russia*

SPATIAL POPULATION STRUCTURE AND FOREST SEED ZONING OF *PINUS SYLVESTRIS* L. ANALYTICAL REVIEW

The problem of assessing the spatial population structure of the species is considered in order to clarify the forest seed zoning of Scots pine. It is shown that for this it is advisable to use the N. V. Glotov's program on the assessment of the genetic heterogeneity of populations on the scale of the species' range, which was further developed in the works of L. F. Semerikov and A. I. Vidyakin. The main stages of this type of research are outlined.

Key words: population, natural zoning, habitat, isolation, natural selection, forest seed region.

Одной из важнейших заслуг Ч. Дарвина считается замена типологического мышления на популяционное, основанное на факте существенной внутривидовой изменчивости (Mayr, 1995). Наличие огромного генетического потенциала природных популяций было постулировано основателем генетики природных популяций С. С. Четвериковым (1926) и подтверждено в дальнейшем в огромном числе популяционно-генетических исследований. Позднее на основе обобщения многочисленных данных об эколого-генетическом изучении популяций Н. В. Тимофеевым-Ресовским, А. В. Яблоковым и Н. В. Глотовым было развито учение о популяции как «арене микроэволюционных процессов», «естественно-исторической структуре» (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Глотов, 1975). В связи с этим встал вопрос о корректном описании генетической изменчивости вида как системы взаимосвязанных популяций, обитающих в экологически гетерогенном ареале.

С нашей точки зрения эта задача на концептуальном уровне была решена Н. В. Глотовым, который разработал программу по оценке генетической гетерогенности популяций в масштабе ареала вида (Глотов, 1983а, б). Она включает следующие этапы: 1) обобщение всех имеющихся данных о распространении (ареале) и эколого-биологических особенностях вида, внутривидовой систематике, изменчивости, физико-географическом (природном) районировании территории в пределах ареала вида, наличии изоляционных барьеров и т. п.; 2) выделение предполагаемых границ

популяций; 3) поэтапная оценка степени генетической дифференциации предварительно выделенных ареальных совокупностей; 4) построение карты пространственной популяционной структуры вида.

Большой вклад в развитие этого подхода внёс ближайший соратник Н. В. Глотова – Л. Ф. Семериков (1986; 1992), реализовавший на практике поэтапное изучение популяционной структуры видов дубов на Российской части их ареала и сформулировавший естественно-исторический принцип выделения популяций, как « ... сопоставление структуры изменчивости вида и ландшафтно-географической структуры его ареала» (1986, с. 7). Спустя примерно 30 лет ещё один соратник Н. В. Глотова – Л. А. Животовский обосновал такой же по своей сути 2-х этапный подход, заключающийся в выделении «эколого-географических единиц» с последующей оценкой их генетических особенностей, в том числе по ДНК-маркерам (Zhivotovsky et al., 2015; Животовский, 2016).

Перспективы применения знаний о пространственной популяционной структуре лесобразующих видов в практике сохранения и рационального использования их генофондов были по достоинству оценены многими лесоведами и лесными селекционерами (Правдин, 1969; 1974; 1978; Ирошников, 1970; 1977; Милютин, 1973; Мамаев, Махнев, 1981; Мамаев и др., 1988; Санников, 1993; Санников, Петрова, 2003; Видякин, 1997; Видякин и др., 2015).

В частности, в начале 1980-х годов это нашло отражение в разработке лесосеменного районирования (Лесосеменное ..., 1982). В отличие от первых рекомендаций, которые основывались на сугубо лесоводственных соображениях по сохранению продуктивности насаждений в форме ограничений по переброске семян от места их сбора на столько-то градусов (км) по широте и долготе (напр., Вересин, 1963), в этом капитальном труде в основу было положено деление ареала на популяции (группу популяций). «Под лесосеменным районированием понимается разделение территории СССР на части относительно однородные по природным факторам, обусловившим формирование в процессе эволюции популяций определенного генотипического состава...» (Лесосеменное районирование, 1982, с. 4).

Очевидно, что в идеале карты пространственной популяционной структуры и лесосеменных районов должны совпадать. Однако на тот момент знания о генетической структуре лесобразующих пород, занимающих гигантские ареалы, были весьма фрагментарны и основаны главным образом на оценке внутривидовой изменчивости морфологических признаков и фрагментарных данных по испытанию на экологически однородном фоне потомств географических популяций. Тем не менее, отталкиваясь от решающего влияния на генетическую дифференциацию популяций эволюционных факторов – изоляции и естественного обора, однонаправленно действующего в границах относительно однородных физико-географических районов, – с учётом всех имеющихся данных, и прежде всего комплекса природных районирований и потенциальных изоляционных барьеров, задача ориентировочного выделения

лесосеменных районов (предположительно популяций или их групп) была блестяще решена на уровне знаний того времени. Достаточно сказать, что при выделении лесосеменных районов использовалось около 10 характеристик экологических условий в сочетании с большим числом таксационных характеристик древостоев, данными о распространении других видов растений-эдикаторов и др. параметрами (Лесосеменное..., 1982). Предполагалось, что в дальнейшем, по мере пополнения знаний о степени генетической дифференциации выделенных ареальных совокупностей, предварительно намеченное подразделение на районы (популяции) будет уточняться. При этом большие надежды возлагались не только на развитие методов популяционной генетики, но и на анализ большой серии географических культур, заложенных потомствами географически удалённых естественных популяций наиболее ценных лесных пород в 1970-х годах (Изучение..., 1972).

В настоящее время, спустя около 40 лет после разработки первого варианта лесосеменного районирования, данные о роли наследственных факторов в формировании географической изменчивости таксационных признаков и особенностях генетической изменчивости лесообразующих видов были существенно пополнены. Создаётся впечатление, что на основе их обобщения появляется возможность уточнить первое лесосеменное районирование.

В частности, судя по фенетико-генетическим исследованиям А. И. Видякина и соавторов можно предположить, что на востоке европейской части ареала размер популяций сосны составляет около 100 тыс. га (Видякин, 1999; 2007; Видякин и др., 2015). Это приблизительно совпадает с оценками Л. Ф. Семерикова о соответствии границ популяций дубов границам лесного массива (ландшафтного урочища) (Семериков, 1986; с. 78). Примерно такой же порядок значений этого параметра вытекает из наших исследований популяционной структуры сосны методами фенетики в борах Алтая (Тараканов, Кальченко, 2015). Если отнести площадь сосняков России 110 млн га к 172 лесосеменным районам (с подрайонами), то площадь одного района составит ~ 0,6 млн га. Следовательно, исходя из этих данных, по крайней мере в сосняках лесостепи и южной тайги, в лесосеменном районе в среднем находится около $(0,6 \text{ млн га} / 0,1 \text{ млн га}) = 6$ популяций.

Однако данные по дифференциации ареальных совокупностей с применением нейтральных изоферментных и ДНК маркеров приводят к заключениям, с одной стороны, о небольшом вкладе межпопуляционных различий в общую изменчивость и, соответственно, о довольно больших размерах популяций сосны и других лесообразующих видов (Санников и др., 2017; Lariionova, 2002). С другой стороны, результат сильно зависит от типа маркеров (Камалова, Петюренко, 2017; Калько, Кузьмина, 2018), что подтверждает вывод Н. В. Глотова о необходимости поэтапной комплексной оценки генетической гетерогенности популяций с последовательным использованием различных методов и генетических маркеров (Глотов, 1983а, б).

Наряду с этим, выясняется, что выбор популяций для исследований с учётом экологических особенностей местообитаний выявляет значительно большее влияние «экологической изоляции» на генетическую дифференциацию, чем это принято считать в связи с нейтральностью, напр., SSR маркеров (Захарова, Сейц, 2017). Поэтому крайне актуальным остаётся вопрос о важности первого (начального) этапа исследований, нацеленного на экологически осмысленный отбор популяций и индивидов внутри популяций для исследований (Глотов, 1983а, б; Семериков, 1986) вместо выбора популяций по принципу «географических точек в ареале вида», зачастую используемого молекулярными генетиками.

В силу изложенного, имеющиеся данные по генетической дифференциации популяций, полученные с применением изоферментных и ДНК маркеров, очень полезны, но всё ещё недостаточно информативны для изучения пространственной популяционной структуры.

Такого же рода завышенные оценки размера лесосеменных районов получены некоторыми исследователями географических культур сосны. Напомним, что одними из главных задач, решаемых этим крупномасштабным экспериментом, заключались, во-первых, в разработке лесосеменного районирования, во-вторых, в выделении лучших происхождений с целью их последующей репродукции как сортов-популяций (Изучение..., 1972).

Однако, что касается первой задачи, сопоставление численности испытываемых происхождений сосны (107 для территории России) (Shutyaev, Giertych, 2000; 2003; Шутяев, 2007) и выделенных лесосеменных районов с подрайонами (172) свидетельствует о том, что расстояние между пунктами заготовки семян значительно больше средних линейных размеров лесосеменных районов и, тем более, ареалов популяций. Уже по этой причине изучение географических культур не может использоваться для локализации границ между популяциями. Оно может применяться лишь для выявления усреднённых зависимостей таксационных показателей популяционных потомств от эколого-ландшафтных особенностей местообитаний материнских популяций и пунктов испытаний. Знание такого рода закономерностей представляет несомненный интерес, но оно может иметь лишь вспомогательное значение в картировании популяций.

Наряду с рассмотренным, следует учитывать вероятное искажение результатов тестирования потомств различных климатипов вследствие отсутствия запланированных методикой рубок ухода на половине делянок опытов (Изучение..., 1972; с. 39). Искажение может быть обусловлено отрицательным влиянием повышенной густоты наиболее адаптивных происхождений, отличающихся высокой приживаемостью и сохранностью посадок, на интенсивность роста культур (Погребняк, 1968, с. 274; Рогозин, Разин, 2015, с. 32). Такого рода эффекты обнаружены нами при обследовании географических культур сосны в лесостепной зоне Новосибирской области (Тараканов и др., 2022). В силу этого различия между происхождениями могут затуманиваться, что приведёт к ложным выводам о необходимости укрупнения

лесосеменных районов. Такие предложения, основанные на сравнениях таксационных показателей в географических культурах, достигших 3-го класса возраста, появились в литературе (Шутяев, 2007; Кузьмин, Кузьмина, 2020) и, возможно, они были приняты в расчёт при разработке нового варианта лесосеменного районирования (Приказы Федерального агентства № 353, 2015; № 1032, 2022).

В отличие от капитального труда по лесосеменному районированию 1982 г., в котором приняли участие ведущие специалисты из нескольких академических и ведомственных институтов, новый вариант районирования вышел в виде приложения к приказу руководителя Рослесхоза. Число лесосеменных районов по сосне обыкновенной в нём было сокращено до 25 (вместо 142 по районированию 1982 г.). Средняя площадь одного района увеличилась почти в 6 раз, а границы лесосеменных районов практически были совмещены с административными. Какие-либо научные обоснования столь радикального укрупнения районов в цитируемом документе отсутствовали и стали понятны лишь после опубликования статьи (Александров, Проказин, 2018). Из неё следует, что в основу нового районирования было положено деление ареалов лесообразующих пород на «климатопы», исходя из значений «биотемпературы» и «коэффициента увлажнения». Такое районирование правомерно назвать сугубо климатическим. Оно игнорирует ландшафтно-экологические особенности территории и данные о степени исторически сложившейся межпопуляционной генетической дифференциации видов. То есть по сравнению с прежним районированием оно является крайне упрощённым. Не удивительно, что оно стало подвергаться обоснованной критике (Никитенко, 2016; Янбаев и др., 2017; Николаева и др., 2019; Тараканов и др., 2019; Федорков, 2020).

При этом появились предложения для некоторых регионов вернуться к механистическому подходу в виде ограничений переброски семян от мест их заготовки на определённые расстояния по широте и долготе (Раевский, 2015; Федорков, 2020). Не отрицая полезности такого подхода при посадке культур на ограниченных участках ареала с обеднённым генофондом, создании лесосырьевых плантаций, лесоразведении, считаем его неприемлемым для большей части российских лесов (особенно в Сибири) с сохранившейся нативной популяционной структурой.

Также считаем необходимым дальнейшее изучение пространственной популяционной структуры главных лесообразующих видов с целью перевода лесоводства на популяционную основу и, прежде всего, разработки адекватного лесосеменного районирования. Для этого целесообразно взять за основу программу Н. В. Глотова по оценке генетической гетерогенности популяций в масштабе ареала вида, рассмотренную в общих чертах в начале данной статьи, с учётом методических нюансов, разработанных Л. Ф. Семериковым и А. И. Видякиным. Её применение для лесообразующих пород России облегчается тем обстоятельством, что первый этап практически выполнен в

виде карт и описаний лесосеменных районов, представленных в книге «Лесосеменное районирование...» (1982).

В отношении остальных этапов укажем лишь самые главные особенности на примере сосны обыкновенной. При сборе образцов для анализа внутри каждого из районов (подрайонов) необходимо закладывать по несколько пробных площадей (ПП) в каждом из наиболее распространённых типов леса, в характерных насаждениях (ценопопуляциях) различных групп возраста (подрост, молодняки, средневозрастные, приспевающие и спелые), с обязательным таксационным описанием стандартными лесоводственными методами и фиксацией на карте с помощью GPS потенциальных изоляционных барьеров, не учтённых при выделении лесосеменных районов (Семерилов, 1986).

Этапность и комплексность оценки генетической изменчивости должны обеспечиваться последовательным применением методов, отличающихся по технической простоте и стоимости их применения, информативности. На первом этапе массового анализа (скрининга) целесообразно оценивать частоту качественных признаков (фенов) генеративных (шишек, плодов, семян) и вегетативных (хвои, листьев) органов, а также индексов количественных признаков по методике А. И. Видякина (2010). На каждой ПП для анализа берётся 30-50 случайных деревьев нормального состояния. На семенах в лабораторных условиях осуществляются экспресс-тесты (Готов, 1983; Седых, Тараканов, 2004), в том числе с оценкой частот всходов с разным числом семядолей (Видякин, Готов, 1999). На заключительном этапе анализа выборочно осуществляется оценка генетической изменчивости по изоферментам и ДНК маркерам.

В последней связи необходимо отметить, что вопрос о подборе генетических маркеров требует специальной проработки с включением маркеров и локусов, которые наиболее эффективно дифференцируют популяции. По аналогии с методом выявления фенов «популяционного уровня» (Видякин, 2010) это может потребовать проведения специальных исследований на смежных насаждениях из суходольных и болотных местообитаний с заведомо различающимися генофондами.

ПРИМЕЧАНИЯ

Александров Г. А., Проказин Н. Е. Биоклиматические рамочные модели для климатипов лесных древесных пород // Лесохоз. информ. : электрон. сетевой журн. 2018. № 1. С. 90–102. URL: <http://hi.vniilm.ru/>

Видякин А. И., Боронникова С. В., Нечаева Ю. С., Пришивская Я. В., Бобошина И. В. Генетическая изменчивость, структура и дифференциация популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на северо-востоке Русской равнины по данным молекулярно-генетического анализа // Генетика. 2015. Т. 51. № 12. С. 1401–1409. DOI 10.7868/S0016675815120139.

Видякин А. И. Методические основы выделения фенотипов лесных древесных растений (на примере сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L.). Сыктывкар, 2010. 28 с.

Видякин А. И. Популяционная структура сосны обыкновенной – основа генетико-селекционного улучшения вида // Генетико-селекционные основы улучшения лесов: Сб. науч. тр. Воронеж: НИИЛГиС, 1999. С. 6–21.

Видякин А. И. Фенетика, популяционная структура и сохранение генетического фонда сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24. № 2–3. С. 160–166.

Видякин А. И., Глотов Н. В. Изменчивость количества семян у сосны обыкновенной на востоке Европейской части России // Экология. 1999. № 3. С. 170–176.

Глотов Н. В. Генетическая гетерогенность природных популяций по количественным признакам: Автореф. ... докт. биол. наук. 03.00.15. Л.: ЛГУ, 1983 а. 33 с.

Глотов Н. В. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки // Экология. 1983 б. № 1. С. 3–10.

Глотов Н. В. Популяция как естественно-историческая структура // Генетика и эволюция природных популяций растений. Махачкала, 1975. С. 17–25.

Животовский Л. А. Популяционная структура вида: эко-географические единицы и генетическая дифференциация популяций // Биология моря. 2016. Т. 42. № 5. С. 323–333.

Захарова К. В., Сейц К. С. Роль экологических факторов в формировании генетической структуры популяций *P. abies* (L.) Karst // Экологическая генетика. 2017. Т. 15. № 2. С. 11–20.

Изучение имеющихся и создание новых географических культур. Пушкино: Госкомлес СССР, 1972. 52 с.

Ирошников А. И. Географические культуры хвойных в Южной Сибири. // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. С. 4–110.

Ирошников А. И. Структура популяций и селекция древесных растений // Вопросы лесоведения. Красноярск, 1970. Т. 1. С. 283–302.

Калько Г. В., Кузьмина М. В. Применение микросателлитных маркеров для оценки генетического разнообразия ели европейской // Труды Санкт-Петербургского научно-исслед. института лесного хозяйства. 2018. № 1. С. 32–47.

Камалова И. И., Петюренко М. Ю. Использование разных типов молекулярных маркеров для изучения изменчивости лесных древесных видов // Экологическая генетика. 2017. Т. 15. № 2. С. 11–20.

Кузьмин С. Р., Кузьмина Н. А. Лесосеменные районы сосны обыкновенной на основе оценки роста географических культур в Сибири // Сибирский лесной журнал. 2020. № 6. С. 3–15.

Мамаев С. А., Махнев А. К. Итоги и перспективы популяционной селекции берез на Урале // Разработка основ систем селекции древесных пород. Ч. 1. Рига, 1981. С. 15–18.

Мамаев С. А., Семерилов Л. Ф., Махнев А. К. О популяционном подходе в лесоводстве // Лесоведение. 1988. № 1. С. 3–9.

Милютин Л. И. Популяционная изменчивость как видовая характеристика древесных растений // Итоги научных исследований по лесоведению и лесной биогеоценологии. М., 1973. С. 60–62.

Никитенко Е. А. К вопросу о новом лесосеменном районировании Дальнего Востока // Инновации и технологии в лесном хозяйстве. ИТФ. СПб, 2016. С. 106.

Николаева М. Н., Жигунов А. В., Гузюк М. Е., Гузюк А. А. Испытание климатипов основных лесобразующих пород—основа лесосеменного районирования в России // Леса России: политика, промышленность, наука, образование. Сб. трудов, 2019. С. 148–151.

Погребняк П. С. Общее лесоводство. М.: Колос, 1968. 440 с.

Правдин Л. Ф. Некоторые соображения о понятиях биогеоценоз и популяция в лесоведении // Лесоведение. 1969. № 5. С. 3.

Правдин Л. Ф. Современное учение о популяциях и вопросы эволюции // Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. Свердловск: УФ АН СССР, 1974. С. 13–21.

Правдин Л. Ф. Значение генетики в развитии учения о лесе // Научные основы селекции хвойных древесных пород. М.: Наука, 1978. С. 7–27.

Приказ Федерального агентства лесного хозяйства от 08 октября 2015 г. № 353 (ред. от 28.03.2016) «Об установлении лесосеменного районирования» URL:

<https://www.consultant.ru/cons/cgi/online.cgi?req=doc&base=EXP&n=640380#ePnOmoTSucbWirG71>

Приказ Федерального агентства лесного хозяйства от 19 декабря 2022 г. № 1032 «Об установлении лесосеменного районирования» URL: <https://www.garant.ru/products/ipo/prime/doc/405872257/>

Раевский Б. В. Селекция и семеноводство сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и сосны скрученной (*Pinus contorta* Dougl. ex Loud. var. *latifolia* Engelm) на Северо-Западе таежной зоны России. Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. Петрозаводск, 2015. 42 с.

Рогозин М. В., Разин Г. С. Развитие древостоев. Модели, законы, гипотезы: монография Пермь: ПГНИУ, 2015. 277 с. URL: <http://elibrary.ru/item.asp?id=24420793> (дата обращения: 15.11.15).

Санников С. Н., Петрова И. В., Санникова Н. С. и др. Генетико-климатолого-географические принципы семенного районирования сосновых лесов России // Сибирский лесной журнал. 2017. № 2. С. 19–30.

Санников С. Н. Изоляция и типы границ популяций у сосны обыкновенной // Экология, 1993. № 1. С. 4–11.

Санников С. Н., Петрова И. В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 248 с.

Седых В. Н., Тараканов В. В. Устойчивость древесных растений к отходам бурения. Новосибирск: Наука, 2004. 86 с.

Семериков Л.Ф. О естественноисторических принципах определения популяционной структуры вида // Системная организация и генетическая устойчивость популяций. М., 1992. С. 56–83.

Семериков Л. Ф. Популяционная структура древесных растений. М.: Наука, 1986. 140 с.

Тараканов В. В., Кальченко Л. И. Фенетический анализ клоновых и естественных популяций сосны в Алтайском крае. Новосибирск: академическое изд-во «Гео», 2015. 107 с.

Тараканов В. В., Роговцев Р. В., Дубовик Д. С., Фахрутдинова В. В., Гончарова Т. В., Рязанова Е. К. Потенциал исследований географических культур хвойных пород в решении проблем популяционной биологии и лесного семеноводства // Сохранение лесных генетических ресурсов: матер. 7-го Междун. совещания по сохранению лесных генетических ресурсов; 20-22 сентября, 2022, Пушкино Московской обл. Пушкино: ВНИИЛМ, 2022. С. 42–43.

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

Федорков А. Л. Лесосеменное районирование сосны обыкновенной на севере Европы // Сибирский лесной журнал. 2020. № 2. С. 63.

Шутяев А. М. Изменчивость хвойных видов в испытательных культурах Центрального черноземья. М., 2007. 296 с.

Янбаев Р. Ю., Габитова А. А., Султанова Р. Р., Боронникова С. В., Янбаев Ю. А. ISSR-анализ полиморфизма ДНК дуба черешчатого: аргументы в пользу использования для лесовосстановления семян местных насаждений // Известия Оренбургского гос. аграрного университета. 2017. № 1 (63). С. 220–222.

Larionova A. Ya. Genetic variability in Scotch pine in the south-eastern part of its range // Rus. J. Genet. 2002. Vol. 38. № 12. P. 1391–1396.

Mayr E. Darwin's impact on modern thought // Proc. of the Amer. philos. society. Philadelphia. 1995. Vol. 139. № 4. P. 317–325.

Shutyayev A. M., Giertych M. Genetics subdivisions of the range of Scots Pine (*Pinus sylestris* L.) Based on a Transcontinental Provenance Experiment // *Silvae Genetica*. 2000. Vol. 49. P. 137–151.

Shutyayev A. M., Giertych M. Scots Pine (*Pinus sylestris* L.) in Eurasia. A Map Album of Provenance Site Interactions. Kornik, Poland: Inst. of Dendrol.; 2003. 266 p.

Zhivotovsky L. A., Yurchenko A. A., Shitova M. V. et al. Eco-geographic units, population hierarchy, and a two-level conservation strategy with reference to a critically endangered salmonid, Sakhalin taimen *Parahucho perryi* // *Conservation Genetics*. 2015. Vol. 16. №. 2. P. 431–441. DOI 10.1007/s10592-014-0670-4.

Таршиус Л. Г.
Уральский государственный педагогический университет
г. Екатеринбург, Россия

ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ КАК ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЙ БАКАЛАВРОВ НА ПОЛЕВОЙ ПРАКТИКЕ ПО ЭКОЛОГИИ

Рассмотрены особенности организации деятельности студентов биологов педагогического ВУЗа при их знакомстве с методами исследования ценопопуляции.

Ключевые слова: ценопопуляция, изменчивость, фитоценоз, морфологические признаки, вегетативные и генеративные органы, коэффициент вариации.

Tarshis L. G.
Ural State Pedagogical University
Ekaterinburg, Russia

CENOPOPULATIONS AS AN OBJECT OF BACHELOR'S RESEARCH IN FIELD PRACTICE IN ECOLOGY

The features of the organization of the activities of students of biologists of a pedagogical university when they get acquainted with the methods of research of coenopopulation are considered.

Key words: coenopopulation, variability, phytocenosis, morphological features, vegetative and generative organs, coefficient of variation.

Полевая практика в любом педагогическом ВУЗе, в том числе в Уральском государственном педагогическом университете, ориентирована на расширение и углубление знаний студентов, которые они получают в процессе изучения теоретических курсов биологической направленности. Полевая практика по экологии способствует формированию научного мировоззрения и целого ряда естественнонаучных компетенций. На практике студенты получают представление о структуре и функционировании мира живой природы. Среди задач полевой практики по экологии, в этой статье, можно выделить следующие: развитие способностей студентов к научно-исследовательской деятельности; знакомство с биоразнообразием флоры Уральского региона, и развитие навыков самостоятельного изучения биоразнообразия на разных его уровнях.

Широкомасштабные популяционные исследования, проводимые на протяжении всего XX века, показали, что разнообразие особей внутри вида – это общебиологическое явление. Но не смотря на то, что основы понимания роли внутривидовой изменчивости организмов в жизни природы, как закономерного

явления и свидетельства эволюции, были заложены еще Ч. Дарвиным, понимание необходимости изучения биоразнообразия стало возможным лишь после принятия «Конвенции о биоразнообразии» в 1992 г. Именно тогда, на Конференции ООН по окружающей среде и развитию, было официально признано, что биоразнообразие, или «изменчивость живых организмов из всех источников происхождения, включая внутривидовую,...» нуждается в сохранении, систематическом изучении и детальной инвентаризации. В процессе изучения биоразнообразия на внутривидовом уровне во время полевой практики бакалавры биологи приобретают навыки исследовательской деятельности.

Практика по экологии в УрГПУ считается учебно-исследовательской и является формой профессионального обучения и ведущим звеном в подготовке будущих учителей. Она проводится в 6 семестре, в июне месяце, в пригородном районе г. Екатеринбурга. Практика рассчитана на 36 часов учебного времени, т. е. на 6 рабочих дней. Один из них полностью посвящен изучению структуры и динамики ценопопуляций растений. Как правило, для работы подбирается территория с наиболее характерным для Среднего Урала типом лесного сообщества. Например, сосняк разнотравно-злаковый, или сосняк черничник, и т.п. После характеристики лесной экосистемы (в предыдущий день полевой практики) очередь доходит до изучения структуры и динамики ценопопуляции. Для этого подбираются виды из широко распространенных в травяно-кустарничковом ярусе. Итак, самым малым территориальным подразделением популяционного уровня у растений является ценопопуляция. Она рассматривается как совокупность особей (рамет, партикул) одного вида в пределах определенного фитоценоза и представляет основной объект изучения. Работа студентов носит бригадный характер. В каждой бригаде обычно не более 3-4 человек. Студентам можно предложить самим определить ценопопуляцию какого вида они будут исследовать. Далее бакалаврам необходимо получить представление о территориальном размещении ценопопуляции. При этом желательно установить расстояние до соседних ценопопуляций того же вида, а также выявить и обозначить ценопопуляции соседних видов. На следующем этапе исследования студенты определяют ряд показателей состояния данной ценопопуляции. Как-то: численность и плотность.

Численность ценопопуляции – это общее число особей данного вида (партикул) в пределах ограниченной территории данного участка местности с однородным типом растительности внутри описываемого студентами выше фитоценоза. Для глазомерной оценки численности можно использовать шкалу бальной оценки (приведена из книги: Комплексная экологическая практика школьников и студентов, 2002):

- 1 балл – 1-10
- 2 балла – 10-50
- 3 балла – 50-100
- 4 балла – 100-500
- 5 баллов – до 1000 экз.

Плотность – это число растений, приходящихся на единицу площади. Для оценки плотности закладываются пробные площадки. Размер площадки для травянистых растений составляет от 0,25 м² до 4 м². Обычно 1 м². Для верного представления о плотности ценопопуляции, на ее территории закладывается 5-10 пробных площадок (можно не более 3). Расстояние между площадками, на которых подсчитывают особи семенного происхождения, обычно составляет 10 метров. Площадки закладывают либо по трансекте в ценопопуляции; либо случайно-регулярным способом, т.е. либо в шахматном порядке; либо по сторонам ценопопуляции; либо по диагоналям. У растений с клональной формой роста за особь принимается партикула. Возможно подсчитывать также отдельные клоны (расстояние между ними должно быть не менее 10 метров), или целые куртины (расстояние составляет не менее 50 метров).

Далее студентам предлагается исследовать возрастной спектр и жизнеспособность ценопопуляций. Студенты рисуют таблицы и пользуясь классификациями ведущих ботаников сначала определяют возрастной период, возрастную группу и индекс каждой особи. Вслед за Т. А. Работновым (1950) и школой А. А. Уранова (1976) выделяют следующие возрастные группы (табл. 1).

Таблица 1

Возрастные периоды, группы и индексы растений

| Возрастной период | Возрастная группа | индекс |
|-------------------|--------------------|----------------|
| Латентный | семена | Sm |
| Прегенеративный | Всходы (проростки) | Pl |
| | Ювенилы | J |
| | Имматурные | Im |
| | Виргинильные | V |
| Генеративный | Молодые | G ₁ |
| | Зрелые | G ₂ |
| | Старые | G ₃ |
| Постгенеративный | Субсенильные | Ss |
| | Сенильные | S |
| | Отмирающие | Sc |

Затем очередь доходит до определения непосредственно возрастного спектра. Возрастной спектр представляет собой соотношение в ценопопуляции особей разных возрастных групп. Студенты выявляют и сопоставляют особи вида на разных этапах онтогенеза. Для точного определения возрастного состояния некоторые особи необходимо выкапывать и оценивать их по состоянию подземных органов. Доля каждой возрастной группы растений рассчитывается в процентах от их общего числа.

Анализ возрастного состояния особей в ценопопуляции представляется в виде возрастного спектра, для чего на оси абсцисс строится столбчатая диаграмма (по оси ординат откладывается количество особей данного возрастного состояния в ценопопуляции в %). Возрастные спектры могут быть разных типов: правосторонние (преобладают возрастные группы генеративного и постгенеративного периодов); левосторонние (больше возрастных групп

прегенеративного периода); и промежуточные (есть и те, и другие). В ценопопуляциях первого типа отсутствие прегенеративных возрастных групп может быть основанием для отнесения вида в данном ареале к объектам, находящимся под угрозой вымирания. Многолетний и разнообразный возрастной спектр свидетельствует о благополучном состоянии ценопопуляции. Левосторонний спектр свойственен ценопопуляциям с интенсивным возобновлением. Однако, отсутствие зрелых особей говорит о слабом генеративном возобновлении. Промежуточный спектр свидетельствует о высоких адаптивных возможностях вида.

После общей характеристики ценопопуляций, студенты оценивают индивидуальную изменчивость вида (по личному выбору, или выбору преподавателя). Для этой работы из каждой ценопопуляции отбирается случайным образом не менее 10 особей (партикул). Следует подчеркнуть, что в научной практике, при морфологическом анализе особей любого вида, проводимом в ценопопуляции, измерениям подвергают обычно взрослые или зрелые особи, находящиеся в средневозрастном генеративном состоянии, поскольку к этому возрастному состоянию происходит окончательное становление их жизненной формы и всех характерных для вида морфологических признаков (Серебряков, 1962). Среди показателей следует выделить: высоту побега, количество годичных приростов, длину каждого прироста, количество листьев, размер минимального и максимального листа, длину цветоноса, количество цветков, диаметр цветка, окраску лепестков, количество лепестков, количество чашелистиков, количество тычинок, и даже особенности их расположения напротив лепестков, и т.п. (Гаршис и др., 2009).

Для получения объективного представления о степени изменчивости признаков следует рассчитывать коэффициент вариации $C\%$. При оценке уровней изменчивости рекомендуется воспользоваться шкалой уровней изменчивости, разработанной С. А. Мамаевым (1973). Шкала включает шесть уровней – от очень низкого (меньше 7%), до очень высокого (более 51%) (табл. 2).

Таблица 2

Шкала уровней изменчивости

| Коэффициент вариаций признака | Уровень изменчивости |
|-------------------------------|----------------------|
| До 7 | I – очень низкий |
| 7-15 | II – низкий |
| 16-25 | III – средний |
| 26-35 | IV – повышенный |
| 36-50 | V – высокий |
| 51 и выше | VI – очень высокий |

Для каждого признака определяется среднее арифметическое значение, ошибка среднего, среднее квадратическое отклонение. Для объективной оценки изменчивости структурных признаков подземных органов следует использовать коэффициент вариации $C\% = \frac{G}{M} \times 100$

M

Преимущества этого показателя состоят в том, что он представляет из себя относительную величину, и позволяет сравнивать признаки с неодинаковой размерностью. Например, показатели качественные и количественные (размерные и счетные). Для математической обработки полученных данных необходимы следующие формулы:

E – арифметическая сумма определенного признака;

M – средняя арифметическая сумма признака;

$M = E : X$, где X – количество исследованных растений;

A – амплитуда разности между \max и \min данными;

$A = \max - \min$;

m – среднеквадратическая ошибка:

$m = A \times K$, где K – коэффициент, равный 0,10823 (при $n=10$);

G – среднеквадратическое отклонение;

$G = A : 3,07751$;

$C\%$ – коэффициент вариации;

$C\% = \frac{G \times 100}{M}$

M

При необходимости, далее студенты могут также определить эндогенную изменчивость (например, размеры годовых приростов у разных партикул вида внутри одного клона, допустим у зимолюбки зонтичной (*Chimaphila umbellata* Nutt.)). Исследовательскую деятельность студентов можно разнообразить путем организации работы по оценке экологической формы изменчивости у особей одного вида из двух соседних ценопопуляций (по 10-30 штук из каждой), расположенных в различных фитоценозах. Это позволит определить степень влияния факторов среды на уровень изменчивости количественных и меристических (счётных) признаков вида. Анализ изменчивости также позволяет выявлять наиболее полиморфные ценопопуляции. На практике по экологии можно познакомиться с полиморфизмом подземных органов у некоторых дикорастущих многолетников. Например, в ценопопуляции клевера люпиновидного (клевер пятилистный – *Trifolium lupinaster* L.) при раскопках, проводимых в одной ценопопуляции часто обнаруживаются особи, принадлежащие к разным жизненным формам (с аллоризной и с вторично гоморизной корневой системами. Подобные вариации можно встретить и в соседних ценопопуляциях данного вида – в лесу, и на лугу. Кстати в соответствии с нашими исследованиями в лесных ценопопуляциях преобладают особи с аллоризной корневой системой (стержне корнеклубневая форма), а в луговых ценопопуляциях вида больший процент составляют особи с вторично гоморизной корневой системой (корневищно корнеклубневая жизненная форма). В период массового цветения в пределах одной или нескольких соседних ценопопуляций есть смысл сравнить генеративные органы (у 10-100 особей). Если это одиночные цветки, то реально подсчитать размеры чашечки, венчика, андроеца и гинецея. Отдельно мы можем оценить окраску и рисунки на лепестках (например, у гвоздики разноцветной – *Dianthus versicolor* Fisch.). У видов, обладающих соцветиями это также возможно, – подсчитывается количество цветков в

соцветии, определяется их размер, выявляются структурные особенности краевых и/или верхушечных цветков, и т.д. Проводимые нами на Среднем Урале исследования свидетельствуют о том, что наиболее многочисленные вариации в структуре цветков встречаются в ценопопуляциях Лютиковых (например, лютик едкий – *Ranunculus acris* L.) и Розоцветных (например, лапчатка гусиная – *Potentilla anserina* L.). У близкородственных растений вариации в структуре цветков идентичны. Что указывает на наличие параллельных или гомологических рядов изменчивости, существующей в природных ценопопуляциях видов.

Проведение полевой практики по экологии определяется ее программой и учебным планом специальности. В ходе данного конкретного дня, когда студенты изучают тему «Ценопопуляция», они делают рабочие записи в тетрадях, ведут подсчеты и выявляют целый ряд общебиологических закономерностей. В последний день практики, на итоговом занятии все материалы полевых исследований находят отражение в групповом отчете, который защищает каждая бригада, представляя свою ценопопуляцию. Мы глубоко убеждены, что полевая практика, – это лучший способ закрепления знаний в области изучения биоразнообразия, после знакомства с теоретической частью курса «Экология».

ПРИМЕЧАНИЯ

Комплексная экологическая практика школьников и студентов. Программы. Методики. Оснащение. Учебно-методическое пособие / под ред. проф. Л.А. Коробейниковой. СПб.: Крисмас+. 2002. 268 с.

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1973. 284 с.

Полевая геоботаника / Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение. М., 1964. Т. 3. С. 146–205.

Таршис Л. Г., Мещеряков П. В., Таршис Г. И., Беляев А. Ю. Экологический практикум. Екатеринбург: Изд-во УрГПУ, 2009. 124 с.

УДК 631.53.011

Теплых А. А.¹, Гнутова Т. Г.²

*¹Центр защиты леса Республики Марий Эл
Марийский государственный университет
г. Йошкар-Ола, Россия*

²ООО «Лесхоз»

п. Сернур, Республика Марий Эл, Россия

СЕМЕНОШЕНИЕ И ПОСЕВНЫЕ КАЧЕСТВА СЕМЯН ЕЛИ В РЕСПУБЛИКЕ МАРИЙ ЭЛ

Представлены данные о семеношении и посевных качествах семян ели, заготовленных в Республике Марий Эл. Семеношение ели в разные годы

различается, выделяются годы с обильным и низким семеношением. В годы с различным семеношением посевные качества семян различаются, в годы с низким семеношением посевные качества семян ниже. В годы с обильным семеношением ели необходима заготовка семян исходя из потребности не меньше, чем на четыре года.

Ключевые слова: ель, семена, энергия прорастания, всхожесть, масса 1000 штук семян.

Teplykh A. A.¹, Gnutova T. G.²

¹Forest Protection Center Republic of Mari El

Mari State Universit

Yoshkar-ola, Russia

ООО «Leskhoz»

²Sernur, Republic of Mari El, Russia

SEED PRODUCTION AND SOWING QUALITIES OF SPRUCE SEEDS IN REPUBLIC OF MARI EL

Data on the seed production and sowing qualities of spruce seeds harvested in the Republic of Mari El are presented. The seed production of spruce varies from year to year, years with abundant and low seed production are distinguished. In years with different seed production, the sowing qualities of seeds differ, in years with low seed production, the sowing qualities of seeds are lower. In years with abundant seed production of spruce, it is necessary to harvest seeds based on the need for at least four years.

Key words: spruce, seeds, germination energy, germination, weight of 1000 pieces of seeds.

За последние полвека в Республике Марий Эл площадь еловых насаждений снизилась на 71,9 тыс. га, особенно сильно снизилась площадь спелых и перестойных насаждений (Смыков, 2008). Аномально засушливое лето 2010 года послужило причиной ослабления и частичного усыхания ельников. Комплексное воздействие засухи и насекомых вредителей лесных ресурсов привело к массовому усыханию ельников. На 1 ноября 2012 года площадь гибели еловых насаждений составила 12 тыс. га (Головенкина, 2013).

Для части погибших насаждений требуется искусственное восстановление, вследствие чего необходима заготовка большого количества семян ели.

Методика исследования

Учет семеношения проводился на лесосеменных плантациях ели, созданных посадкой привитых саженцев в 1997 году на территории Сernурского лесничества и в 1979 году на территории Куженерского лесничества Республики Марий Эл.

Определение технической всхожести семян проводилось на аппарате для проращивания семян лесных растений ПЛЮС.441352.001 РЭ по ГОСТ 13056.6-

97 при температуре воды 24 °С (ночной режим) и 36 °С (дневной режим). Учет всхожести семян (по 100 шт в четырех повторностях) проводился на 7, 10 (энергия прорастания) и 15 дни проращивания. Класс качества семян определяли в соответствии с ГОСТ 14161-86. Массу 1000 шт. семян ели определяли по ГОСТ 13056.4-67.

Шишки ели, заготовленные на территории Республики Марий Эл, перерабатывались на шишкосушилке типа Каппера, при температуре 40–45 °С. Обескряпывание семян проводилось с помощью машины МОС-1.

Результаты и обсуждение

На примере Архангельской области за 50-летний период не выявлено четкой периодичности семеношения ели (Барабин, Федотов, 2012), поэтому запланировать заготовку семян ели на несколько лет вперед сложно. В связи с этим, в годы с высоким семеношением необходимо проводить заготовку семян исходя из потребностей не меньше, чем на 3-4 года вперед (Брынцев, Мерзленко, 1998).

Известно, что у ели четко выражены семенные годы и годы с низким семеношением, в Республике Марий Эл неурожайные годы могут длиться до 4 лет. В годы с обильным семеношением ели необходима заготовка семян исходя из потребности не меньше, чем на четыре года (Теплых, Прохорова, 2017). Хранение семян ели более 6 лет нецелесообразно, поскольку при длительном хранении семян снижаются их посевные качества (Теплых, Прохорова, 2018).

На рисунках 1-2 показано среднее количество шишек на дереве на лесосеменных плантациях в разные годы.

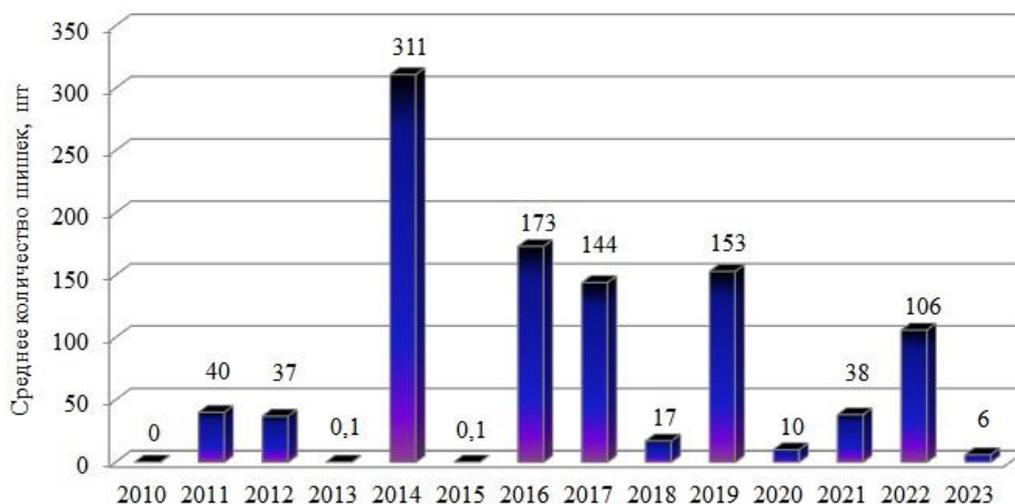


Рис. 1. Среднее количество шишек на дерево на ЛСП 1979 г. по годам

Как можно видеть из рисунков, на весь период исследования наибольшее семеношение было отмечено в 2014 году.

Большой вред шишкам и семенам ели наносят энтомофиты. В период 2010-2016 гг. в годы с низким семеношением поврежденность энтомофитами на лесосеменной плантации 1997 г. значительно выше (88-

100%) по сравнению с 2014 годом (34%), на лесосеменной плантации 1979 г. также прослеживается такая закономерность (Теплых, Прохорова, 2017).

В таблице 1 показана средняя всхожесть семян ели в разные дни проращивания в различные годы. Наибольшая всхожесть в разные дни проращивания наблюдается в 2014 году, в котором отмечается наиболее высокое семеношение.

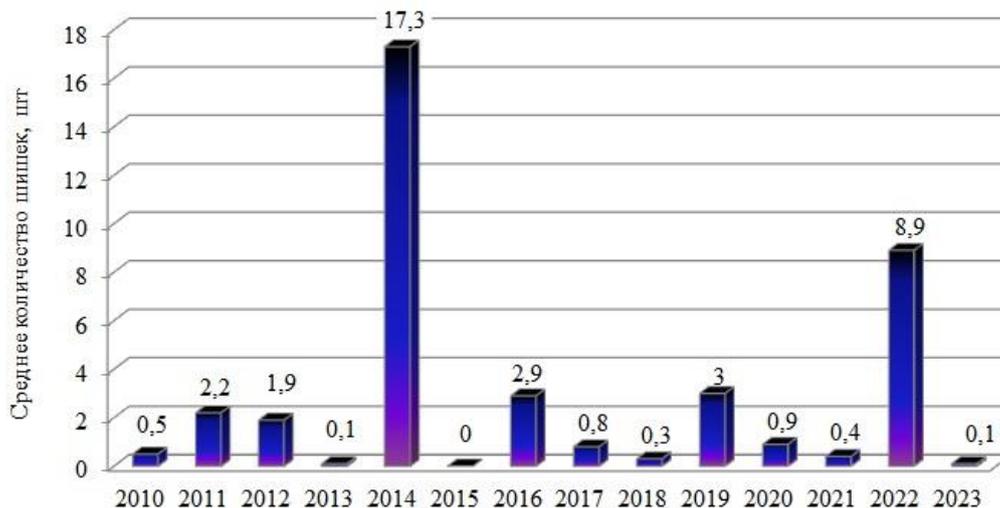


Рис. 2. Среднее количество шишек на дерево на ЛСП 1997 г. по годам

Таблица 1

Всхожесть и масса 1000 шт семян ели разных лет

| год | кол-во анализов | средняя всхожесть, % | | | из непроросших семян | | | масса 1000 шт, г |
|------|-----------------|----------------------|----|----|----------------------|-----------|--------|------------------|
| | | 7 | 10 | 15 | пустые | загнившие | другое | |
| 2011 | 1 | 40 | 79 | 82 | 9 | 5 | 4 | 5,02 |
| 2014 | 40 | 76 | 82 | 84 | 13 | 3 | 0 | 4,58 |
| 2019 | 11 | 72 | 81 | 83 | 15 | 2 | 0 | 4,62 |
| 2020 | 1 | 26 | 53 | 64 | 24 | 3 | 9 | 4,83 |
| 2021 | 2 | 37 | 68 | 71 | 21 | 5 | 3 | 4,18 |

Максимальное количество анализов на посевные качества семян были проведены с семенами урожая 2014 года, в котором было самое высокое семеношение за время исследования. Всхожесть семян довольно высокая, уже на 7 день проращивания всхожесть у 8 партий достигла значения 85% и выше, что соответствует I классу качества, на 10 день проращивания таких партий было уже 21 шт. Семена II класса (75-85%) и некондиционные по всхожести (менее 60%) в основном за счет большого количества пустых семян. Абсолютная всхожесть семян довольно высокая, от 94% до 100%, среднее – 97%. Как показал дисперсионный анализ, всхожесть разных партий семян ели различается ($p < 10^{-15}$). Не выявлено различий по всхожести семян между 10 и 15 днем проращивания ($p = 0,17$), но высоко статистически значимы различия этих дней с 7 днем проращивания (Шеффе-тест, $p < 10^{-15}$). Всхожесть семян на

7 день проращивания связана со всхожестью на 10 (энергия прорастания) и 15 дни ($r_s = 0,86$ и $r_s = 0,83$, соответственно), всхожесть на 10 день также тесно связана со всхожестью на 15 день ($r_s = 0,96$) (Теплых, Иванова, Гнутова 2017).

Высокие показатели энергии прорастания (92% и 96%) свежесобранных семян ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) были отмечены П. П. Поповым (1999). Аналогичная зависимость между энергией прорастания и всхожестью за весь период прорастания была отмечена для ели сибирской, при высоких коэффициентах корреляции (0,77-0,79). Между показателями всхожести по дням (нарастающим итогом) и на конец периода проращивания имелась положительная корреляция разного уровня, но во всех случаях прямолинейность ее статистически достоверна. Высокие показатели энергии прорастания семян свидетельствуют о соответствующей всхожести за весь период проращивания. Определить ее можно с точностью $\pm 2\%$ уже на 7 день, снижая, таким образом, срок проращивания (Попов, 1999).

В среднем за все годы из числа непроросших семян наибольшее число составили пустые – 16%, меньше загнивших – 4% и другое (запаренные, ненормально проросшие и тд.) – 3%. У семян с низкой всхожестью на 15 день проращивания 64% (2020 год) и 71% (2021 год) наибольшее количество пустых семян – 24% и 21%, соответственно.

Одним из важных показателей качества семян ели является масса 1000 шт. семян.

Средняя масса 1000 шт. семян ели изменяется в разные годы от 4,18 до 5,02 г (табл. 1).

Наименьшая масса 4,09 г. у партии семян урожая 2014 года с всхожестью 37%, из оставшихся невсхожих семян 58% было пустых, за счет которых масса 1000 шт. семян у данной партии с самым низким показателем, поскольку пустые семена меньшей массы. Наибольшая масса семян 5,35 г наблюдалась у партии семян также урожая 2014 года.

Распределение семян по классам качества показано в таблице 2. В 2011 году семена были отнесены ко 2 классу качества. В 2014 году максимальное количество семян было отнесено к 1 классу качества – 67,6%, ко 2 классу качества было отнесено 31,7% и 0,8% семян – некондиционные по всхожести за счет большого количества пустых семян.

Таблица 2

Посевные качества семян ели урожая разных лет

| год | кол-во анализов | класс качества | | | | | | | | Всего, кг |
|------|-----------------|----------------|------|-----|------|----|------|-----------------|-----|-----------|
| | | 1 | | 2 | | 3 | | неконди-ционные | | |
| | | кг | % | кг | % | кг | % | кг | % | |
| 2011 | 1 | 0 | 0 | 24 | 100 | 0 | 0 | 0 | 0 | 24 |
| 2014 | 40 | 1285 | 67,6 | 602 | 31,7 | 0 | 0 | 15 | 0,8 | 1902 |
| 2019 | 11 | 224,5 | 49,4 | 180 | 39,6 | 50 | 11 | 0 | 0 | 454,5 |
| 2020 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 11 | 100 | 0 | 0 | 11 |
| 2021 | 2 | 0 | 0 | 1,5 | 6,7 | 21 | 93,3 | 0 | 0 | 22,5 |

В 2019 году наибольшее количество семян было отнесено к 1 классу качества (49,4%), меньше – ко 2 и 3 классам (39,6% и 11%, соответственно). В 2020 году была заготовлена 1 партия семян и по результатам анализа отнесена к 3 классу качества. В 2021 году проверку прошли 2 партии семян, из которых 1 партия отнесена ко 2 классу качества (6,7%) и 1 партия семян к 3 классу качества (93,3%).

Таким образом, у ели четко выражены семенные годы и годы с низким семеношением. В Республике Марий Эл неурожайные годы могут длиться до 4 лет. Учитывая это, в годы с обильным семеношением необходимо проводить заготовку семян из расчета в потребности не менее, чем на 4 года. Заготовленные семена ели в годы с высоким семеношением характеризуются более хорошими посевными качествами.

ПРИМЕЧАНИЯ

Барабин А. И., Федотов В. В. 50-летний опыт по заготовкам семян хвойных в Архангельской области // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений. 2012. Т. 1. № 1. С. 3–5.

Брынцев В. А., Мерзленко М. Д. Интенсивность семеношения ели как биологическая основа формирования резервных фондов семян // Лесохозяйственная информация. 1998. Вып. 9–10. С. 12–15.

Головенкина И. А. Последствия аномального лета 2010 года // Современное состояние окружающей среды в Республике Марий Эл и здоровье населения. Материалы VI научно-практической конференции. Йошкар-Ола: Национальная библиотека им. С. Г. Чавайна, 2013. С. 46–49.

ГОСТ 13056.4-67 Семена деревьев и кустарников. Методы определения массы 1000 семян.

ГОСТ 14161-86. Семена хвойных древесных пород. Посевные качества. Технические условия. М.: Издательство стандартов, 1986.

ГОСТ 13056.6-97 Семена деревьев и кустарников. Метод определения всхожести. Минск: Издательство стандартов, 1998.

Попов П. П. Статистическая оценка всхожести семян ели // Лесное хозяйство. 1999. № 2. С. 40–42.

Смыков А. Е. Закономерности пространственно-временной динамики основных параметров лесного фонда Республики Марий Эл: автореф. дисс. канд. с.-х. наук. Йошкар-Ола, 2008. 23 с.

Теплых А. А., Прохорова Е. В. Семеношение и хозяйственно-возможный сбор семян ели на лесосеменных плантациях в Республике Марий Эл // Проблемы популяционной биологии. Материалы XII Всероссийского популяционного семинара памяти Н. В. Глотова. Йошкар-Ола: ООО ИПФ «СТРИНГ», 2017. С. 229–231.

Теплых А. А., Иванова В. С., Гнутова Т. Г. Анализ посевных качеств семян ели в Республике Марий Эл // Сохранение лесных экосистем: проблемы и пути их решения: материалы всероссийской научно-практической конференции. Киров: ООО «Изд-во Радуга-ПРЕСС», 2017. С. 118–122.

Теплых А. А., Прохорова Е. В. Влияние сроков хранения семян ели на их техническую всхожесть // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2018. № 2 (38). С. 19–28.

УДК 595.2

Тимченко А. И.

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

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ БОЖЬИХ КОРОВОК НА ЮГЕ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

По материалам кафедры биоразнообразия и биоэкологии УрФУ за 3 года был проведён анализ динамики численности божьих коровок (*Coccinellidae*). На изучаемой местности обнаружено 25 видов кокцинеллид, среди них выявлено 4 доминантных вида, приведён обзор динамики их численности.

Ключевые слова: Кокцинеллиды, божьи коровки, динамика численности, видовое разнообразие, сообщество, виды-доминанты, редкие виды, Свердловская область.

Timchenko A. I.

*Institute of plant and animal ecology UB RAS
Ekaterinburg, Russia*

NUMBER DYNAMICS OF LADYBUGS IN THE SOUTH OF THE SVERDLOVSK REGION

Based on materials from the Department of Biodiversity and Bioecology of UrFU, an analysis of the population dynamics of ladybugs (*Coccinellidae*) was carried out over 3 years. In the study area, 25 species of coccinellids were discovered, among them 4 dominant species were identified, and an overview of their population dynamics is given.

Key words: Coccinellids, ladybugs, population dynamics, species diversity, community, dominant species, rare species, Sverdlovsk region.

Введение

Божьи коровки (*Coleoptera, coccinellidae*) – небольшие ярко окрашенные легкоузнаваемые жуки. Преимущественно они охотятся на мелких малоподвижных незащищённых сосущих насекомых, обычно тлей, то есть являются афидофагами. Информация о населении божьих коровок есть по ряду регионов, однако о видовом составе и динамике численности кокцинеллид

Свердловской области сведений почти нет (Хабибуллин и др., 2004; Пекин, 2007; Немков, 2011; Хабибуллин, Муравицкий, 2011; Тюмасева, 2013; Балахонова, 2015; Христина, Украинский, 2016; Ухова, Ольшванг 2014; Горбунов, Ольшванг, 2008). Мы изучили эти аспекты популяции божьих коровок на юге Свердловской области, в окрестностях п. Двуреченск.

Материал и методика

Исследование проведено на основе энтомологического материала, собранного студентами департамента биологии УрФУ в ходе практики по зоологии беспозвоночных с 2021 по 2023 гг. Практика проходила в окрестностях п. Двуреченск, на биостанции УрФУ и прилежащих к ней территориях, в одно и то же время, с последней декады июня до конца первой декады июля. Материал был собран методами ручного сбора и энтомологического кошения.

Определение кокцинеллид проводилось по определителям А. О. Беньковского (Беньковский, 2020) и Ф. Б. Хабибуллина (Хабибуллин, Муравицкий, 2011).

Сравнение характера динамики проводилось методами кластерного анализа (критерий сравнения 1 – *r* Пирсона, метод агрегации Complete Linkage). Все расчеты выполнены в программах Microsoft Excel 2010 и Statistica 8.0.

Результаты и обсуждение

Всего в 2021-2023 гг. была обнаружена 881 особь жуков-кокцинеллид, принадлежащих 25 видам (таблица), которые относятся к 4 подсемействам: *Scymninae* (4%), *Chilocorinae* (4%), *Coccinellinae* (88%), *Epilachinae* (4%).

Таблица

Видовой состав и относительное обилие божьих коровок (в процентах) в практических материалах 2021-2023 гг.

| Вид | Год | | | Всего |
|---|------|------|------|-------|
| | 2021 | 2022 | 2023 | |
| <i>Adalia bipunctata</i> (Linnaeus, 1758) | 0,8 | 0,0 | 2,8 | 1,2 |
| <i>Adonia variegata</i> (Goeze, 1777) | 6,7 | 1,8 | 0,4 | 4,3 |
| <i>Anatis ocellata</i> (Linnaeus, 1758) | 0,0 | 0,0 | 5,2 | 1,5 |
| <i>Bulea lichatschovi</i> (Hummel, 1827) | 0,2 | 0,0 | 0,0 | 0,1 |
| <i>Calvia decemguttata</i> (Linnaeus, 1767) | 0,2 | 0,0 | 0,8 | 0,3 |
| <i>C. quatuordecimguttata</i> (Linnaeus, 1758) | 1,3 | 1,8 | 0,0 | 1,0 |
| <i>C. quindecimguttata</i> (Fabricius, 1777) | 0,2 | 0,0 | 0,0 | 0,1 |
| <i>Coccinella hieroglyphica</i> (Linnaeus, 1758) | 1,1 | 0,0 | 0,0 | 0,7 |
| <i>C. quinquepunctata</i> (Linnaeus, 1758) | 13,8 | 2,8 | 1,6 | 9,0 |
| <i>C. septempunctata</i> (Linnaeus, 1758) | 21,6 | 21,1 | 21,3 | 21,5 |
| <i>Coccinula quatuordecimpustulata</i> (Linnaeus, 1758) | 19,3 | 45,9 | 18,9 | 22,5 |
| <i>Exochomus quadripustulatus</i> (Linnaeus, 1758) | 0,2 | 0,0 | 1,6 | 0,6 |
| <i>Halyzia sedecimguttata</i> (Linnaeus, 1758) | 1,0 | 0,9 | 3,2 | 1,6 |
| <i>Harmonia quadripunctata</i> (Pontoppidan, 1763) | 1,1 | 0,9 | 4,0 | 1,9 |
| <i>Hippodamia septemmaculata</i> (De Geer, 1775) | 2,3 | 0,0 | 0,0 | 1,4 |
| <i>H. tredecimpunctata</i> (Linnaeus, 1758) | 6,3 | 0,0 | 0,4 | 3,9 |
| <i>Myrrha octodecimguttata</i> (Linnaeus, 1758) | 0,2 | 0,9 | 0,0 | 0,2 |

| | | | | |
|--|------------|------------|------------|------------|
| <i>Myzia oblongoguttata</i> (Linnaeus, 1758) | 0,2 | 0,0 | 0,0 | 0,1 |
| <i>Platynaspis luteorubra</i> (Goeze, 1777) | 0,4 | 0,0 | 0,0 | 0,2 |
| <i>Propylea quatuordecimpunctata</i> (Linnaeus, 1758) | 7,1 | 5,5 | 7,6 | 7,0 |
| <i>Psyllobora vigintiduopunctata</i> (Linnaeus, 1758) | 7,6 | 11,0 | 28,9 | 14,1 |
| <i>Scymnus frontalis</i> (Fabricius, 1787) | 0,0 | 0,0 | 0,4 | 0,1 |
| <i>Semiadalia notata</i> (Laicharting, 1781) | 7,8 | 4,6 | 1,6 | 5,7 |
| <i>Subcoccinella vigintiquatuorpunctata</i> (Linnaeus, 1758) | 0,6 | 0,0 | 2,8 | 0,3 |
| <i>Tytthaspis lineola</i> (Linnaeus, 1758) | 0,0 | 2,8 | 0,4 | 0,7 |
| Общее количество видов | 22 | 12 | 16 | 25 |
| Общее количество особей | 523 | 109 | 249 | 881 |

Наибольшее число видов и особей было собрано в 2021 г. (523 жука, 22 видов), в 2022 г. количество особей и видов было наименьшим (109 жуков, 12 видов). Массовыми и обычными были 9 видов, остальные были редки или встречались единично.

У всех видов хорошо выражена динамика относительного обилия. Во все годы доминировали *C. septempunctata*, *C. quatuordecimpustulata*, *C. quinquepunctata*, *P. vigintiduopunctata*.

В 2021 г. было 3 доминантных вида: *C. septempunctata* – 21% от всех особей в сборах за этот год, *C. quatuordecimpustulata* – 19%, *C. quinquepunctata* – 13%. В 2022 г. доминантными видами были *C. septempunctata* – 21%, *C. quatuordecimpustulata* – 45%, *P. vigintiduopunctata* – 11%. В 2023 г. доминировали *C. septempunctata* – 21%, *C. quatuordecimpustulata* – 19% и *P. vigintiduopunctata* – 29%.

Во все три года на исследуемой территории доминирует *C. septempunctata* – её доля в сборах остаётся стабильно высокой. *C. septempunctata* и *C. quatuordecimpustulata*, по-видимому, составляют основу сообщества кокциnellид на исследуемой территории. Семиточечная коровка – одна из самых крупных и многочисленных на юге Свердловской области, обладает высокой экологической пластичностью, широким спектром видов тлей, на которых охотится и длительным периодом активности имаго (Тюмасева, 2013). Доля *C. quatuordecimpustulata*, в целом, также остаётся достаточно высокой, однако в 2022 г. она значительно выросла и составила почти половину от всех пойманных коровок. После этого, в 2023 г. она снизилась примерно до уровня 2021 г. Этот вид самый мелкий из распространённых на юге Свердловской области видов кокциnellид. Он также является многорядным хищником тлей, как *C. septempunctata* (Тюмасева, 2013; Хабибуллин и др., 2004). *P. vigintiduopunctata* можно считать доминантным только в 2022 и 2023 гг. Численность этого вида в сборах заметно выросла в 2023 г. и эта коровка стала самой массовой в этот год. Вид *C. quinquepunctata*, наоборот, доминировал только в 2021 г., его доля в сборах составила 13%. В 2022 и 2023 гг. его доля сократилась до 2% и 1%, соответственно.

Анализ сходства кокциnellид по характеру трехлетней динамики относительного обилия показал, что выделяются три группы видов (рисунок).

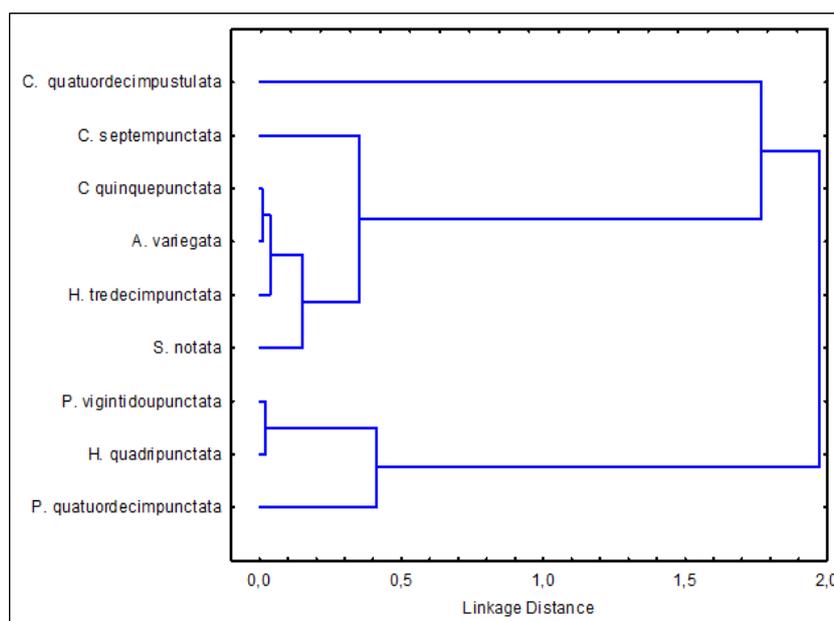


Рисунок. Анализ сходства массовых и обычных видов кокциnellид по особенностям межгодовой динамики относительного обилия

Основная группа, куда входят 5 видов, характеризуется либо стабильностью, либо некоторым уменьшением относительного обилия от 2021 к 2023 г. Вторая группа – 3 вида – характеризуется минимумом относительного обилия в 2022 г. И наконец, один вид, *C. quatuordecimpustulata*, продемонстрировал резкий рост в 2022 г, став абсолютно доминирующим видом. Возможно, этот резкий рост его численности связан со спадом у второй группы.

На нашем материале пока сложно говорить о факторах динамики в сообществах кокциnellид. Можно лишь предположить, что аномально сухая и жаркая погода в 2021-23 гг. существенно повлияла на тлей – кормовую базу кокциnellид, что и вызвало наблюдаемую динамику.

Выводы

На данный момент можно заключить, что в сообществе кокциnellид на юге Свердловской области доминируют два вида – *C. septempunctata* и *C. quatuordecimpustulata*. Виды *P. vigintidoupunctata* и *C. quinquepunctata* в сборах многочисленны, но их численность не стабильна.

ПРИМЕЧАНИЯ

Балахонова В. А. Эколого-фаунистический обзор божьих коровок (*Coleoptera, Coccinellidae*) южного Зауралья // Вестн. Курган. гос. ун-та. Сер.: «Естеств. науки». 2015. № 1. С. 16–19.

Беньковский А. О. Определитель божьих коровок (*Coleoptera, Coccinellidae*) европейской части России и Северного Кавказа. Ливны: Издатель Мухаметов Г. В., 2020. 140 с.

Горбунов П. Ю., Ольшванг В. Н. Жуки Среднего Урала. Екатеринбург: издательство «Сократ», 2008. 384 с.

Немков В. А. Энтомофауна степного Приуралья (история формирования и изучения, состав, изменения, охрана). М.: 2011. 315 с.

Пекин В. П. Эколого-фаунистический обзор кокциnellид (Coleoptera, Coccinellidae) Урала и юга Западной Сибири // Вестн. Челяб. гос. ун-та. 2007. № 6. С. 95–107.

Тюмасева З. И. Кокциnellиды Урала и сопредельных территорий. Челябинск: Изд-во гос. пед. ун-та, 2013. 248 с.

Ухова Н. Л., Ольшванг В. Н. Беспозвоночные животные Висимского заповедника. Екатеринбург: «СК Ресурс», изд-во «Раритет», 2014. 284 с.

Хабибуллин В. Ф., Муравицкий О. С. Атлас-определитель кокциnellид (божьих коровок) (Coleoptera: Coccinellidae) и жуков-листоедов (Coleoptera: Chrysomelidae) Башкортостана. Уфа: РИЦ – БашГУ, 2011. 126 с.

Хабибуллин В. Ф., Степанова Р. К., Хабибуллин А. Ф. Жуки-коровки (Coleoptera: Coccinellidae) Республики Башкортостан. Уфа: РИО БашГУ, 2004. 100 с.

Христина К. А., Украинский А. С. Обзор фауны божьих коровок (Coleoptera: Coccinellidae) Оренбургской области // Евразият. энтомол. журн. 2016. Т. 15. Вып. 3. С. 277–287.

УДК 581.552

Тихменев Е. А.¹, Тихменев П. Е.²

¹Ботанический сад УрО РАН
г. Екатеринбург, Россия

²Северо-Восточный государственный университет
г. Магадан, Россия

К АНТЭКОЛОГИИ СЕВЕРНЫХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

Рассматриваются вопросы адаптации в генеративной сфере северных видов зональных и горных тундр, лиственничной тайги и редколесий к экстремальным условиям среды. Излагаются результаты сравнительных исследований экологии цветения и опыления типичных видов зональных растительных сообществ.

Ключевые слова: растительные сообщества, тундра, лесная зона, антэкология, половая сфера, цветок, соцветие, адаптация.

Tikhmenev E. A.¹, Tikhmenev P. E.²

Botanical Garden of the UB RAS
Ekaterinburg, Russia

North-Eastern State University
Magadan, Russia

ON THE ANTHECOLOGY OF NORTHERN ANGIOSPERMS

The issues of adaptation of northern species of zonal and mountain tundra, larch taiga and sparse forests to extreme environmental conditions in the generative sphere are considered. The results of comparative studies of the ecology of flowering and pollination of typical species of zonal plant communities are presented.

Key words: plant communities, tundra, forest zone, anthecology, flower, inflorescence, pollination ecology, adaptation.

Видовое разнообразие и структура северных растительных сообществ в значительной степени определяется репродуктивным потенциалом составляющих их видов, особенно видов-эдификаторов фитоценозов. Успех семенного размножения растений определяет сохранение биоразнообразия и равновесного состояния растительных сообществ, а также темпы восстановления нарушенных растительных комплексов. Такое ключевое значение семенного размножения для функционирования северных экосистем предопределяет особую актуальность изучения репродуктивной биологии растений. Цветение и плодоношение растений всегда являлась предметом пристального внимания со стороны исследователей (Пономарев, 1960, 1970; Первухина, 1970; Faegri, Pijl, 1979; Левина, 1981; и др.). В экстремальных природных условиях познание тонких взаимоотношений растений со средой, изучение роли антофильных насекомых, динамической анемофилии в эколого-географическом и биоценотическом аспектах важны для познания экологических адаптации покрытосеменных. Значительный вклад в изучение экологии цветения и опыления растений тундровой зоны сделан В. Ф. Шамуриным (1966), проводившим исследования на севере Якутии в районе бух. Тик и положившим начало планомерному изучению антэкологии растений северных территорий России. Немногим позже антэкологические наблюдения были проведены на Полярном Урале (Кайгородова, 1976). Отдельные аспекты репродуктивной биологии арктических растений изучались на Таймыре Е. Ходачек (1978), фауну антофильных насекомых и их значение в опылении северных сообществ изучал Ю. И. Чернов (1966, 1978). Взаимоотношения растений и опылителей, а также оценку роли антофильных насекомых в процессе семенной репродукции покрытосеменных в условиях высокоширотной Арктики изучались канадским ученым П. Г. Кевана (Kevan, 1972; Kevan, Baker, 1983 и др.) на о. Эльсмира Канадского Арктического архипелага.

Исследования антэкологических адаптаций растений Северо-Востока России нами были начаты в арктических тундрах о. Врангеля, одном из наиболее крупных остатков древней суши Берингии, в 1967, 1970-1975 гг. (Шамурин, Тихменев, 1969, 1971, 1978 и др.). В последующие годы эксперименты были продолжены в бассейне р. Индигирка в интразональных степных сообществах (Тихменев, Тихменева, 1980), в Охотско-Колымском нагорье и Северном Приохотье (Tikhmenev, 1997, Тихменев, 1999, 2010, 2011 и

др.). Исследования проводились в естественных растительных сообществах горных тундр и горно-таежных редколесьях бассейна р. Колыма и ее притоков. Были выполнены наблюдения в условиях техногенеза в долине р. Берелех, интенсивно нарушенной горными работами. В течение нескольких полевых сезонов в 1975-1979 гг. сравнительное изучение антэкологии злаков, имеющих общий ареал, было проведено на Камчатке (Левковский, Тихменев, 1982), в 1991 и 1993 годах – в канадской провинции Онтарио (Кеван, Тихменев, 1996).

Методика и объекты исследований

Антэкологические наблюдения осуществлялись по методике, разработанной А. Н. Пономаревым (1960, 1970). В наших исследованиях основное внимание уделялось доминантам растительного покрова территории Северо-Востока Азии. Современный растительный покров рассматриваемой территории, входившей в единую систему флористического обмена, содержит значительное число общих видов с циркумполярным или почти циркумполярным распространением (Юрцев, 1974).

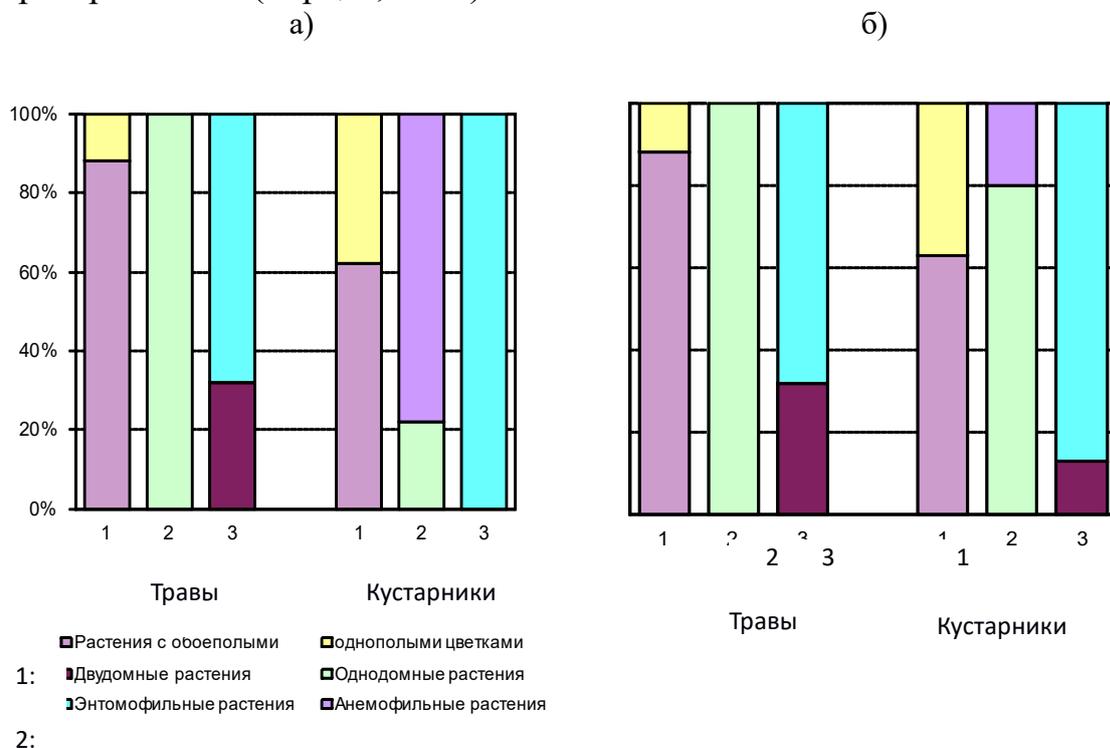


Рис. 1. Опылительные системы и половая структура растительных сообществ арктических тундр о. Врангеля (а) и горных тундр Охотско-Колымского нагорья (б)

Результаты и их обсуждение

Анализ флористического состава экосистем различных районов Северо-Востока Азии, где проводились антэкологические исследования, показывает (Хохряков, 1985; Юрцев и др., 2010), что травы и кустарники зональных и горных тундр мерзлотных ландшафтов сходны по морфологии цветка и особенностям функционирования опылительных систем (рис. 1, 2).

Установлено, что более, чем 70% видов травянистых цветковых обладают цветками и соцветиями энтомофильной организации, имеют обоеполые цветки (1), они гермафродитны (2). Среди кустарниковых видов арктической тундры о. Врангеля возрастает число видов с однополыми цветками (1, 2), а сами растения двудомные и нуждаются в опылителях для успешного плодоношения. У кустарников горных тундр доля обоеполых растений несколько увеличивается (2), и среди них примерно 10% анемофильных видов. Можно видеть, что имеются некоторые различия в опылительных системах трав и кустарников горнотундровых и лиственничных комплексов.

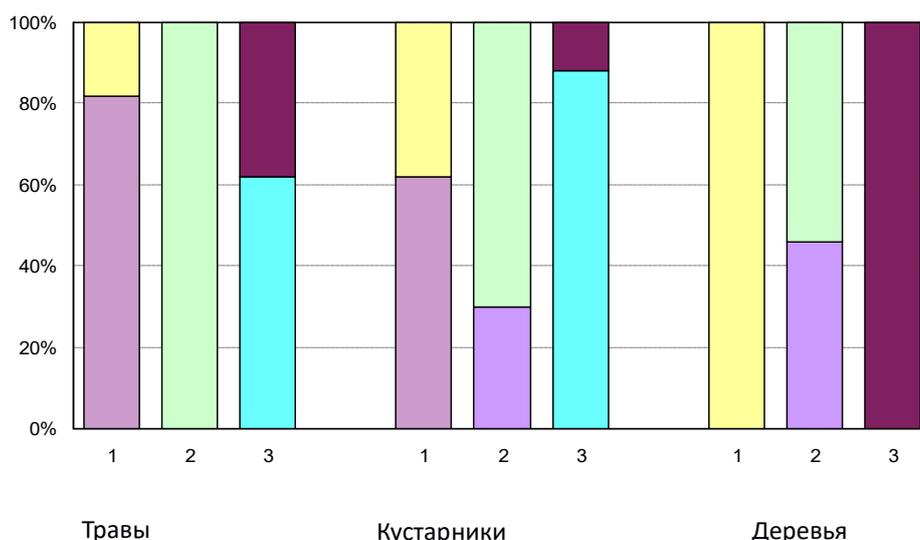


Рис. 2. Опылительные системы и половая структура лиственничных сообществ Охотско-Колымского нагорья (условные обозначения те же, что и на рис. 1)

Антоэкология энтомофильных растений. В природных сообществах четко выделяется группа видов, не приносящая семена без участия насекомых-опылителей. Это бобовые (Fabaceae), норичниковые (Scrophulariaceae), ивы (Salicaceae), а также отдельные виды из других систематических групп (табл. 1).

Таблица 1
Опылительные системы типичных видов растительных сообществ Северо-Востока Азии

| Опылительные системы | Арктические тундры | | Горные тундры | | Лиственничные сообщества | |
|---|--------------------|----|---------------|----|--------------------------|----|
| | I | II | I | II | I | II |
| Облигатная ксеногамия | 3 | 22 | 3 | 17 | 4 | 18 |
| Факультативная ксеногамия | 22 | 18 | 16 | 22 | 23 | 17 |
| Преимущественные автогамы (или апомикты?) | 3 | 8 | 4 | 8 | 7 | 3 |
| Облигатные автогамы | - | - | - | - | - | - |
| Всего | 28 | 48 | 23 | 47 | 34 | 38 |

Примечание: I – анемофильные, II – энтомофильные виды.

Виды с энтомофильной организацией цветка составляют не менее 2/3 флористических списков для территории Северо-Востока России. Наиболее сложным опылительным механизмом обладают бобовые (Fabaceae) и норичниковые (Scrophulariaceae), имеющие зигоморфные цветки, приспособленных к опылению специализированными антофильными насекомыми. Облигатные энтомофилы характеризуются высоким уровнем фертильности генеративных элементов цветка и обычно обладают крупными, яркими цветками и соцветиями, обильно продуцируют нектар и/или пыльцу. Они произрастают обширными группами и клонами, что существенно повышает привлекательность таких видов для насекомых-опылителей. Исследованиями установлено, что в растительном покрове Северо-Востока от опылительной деятельности насекомых-опылителей, главным образом перепончатокрылых (Hymenoptera) и двукрылых (Diptera) зависит благополучие не менее 35% изучавшихся видов, формирующих почти треть суммарной фитомассы природных сообществ (Берман, Тихменев, 1980; Kevan, et al., 1993; Пугачев, Тихменев, 2017).

Структура и функционирование генеративной сферы цветка (соцветий) обеспечивает удивительную лабильность опылительного процесса, что обеспечивает и высокий уровень завязывания плодов и семян. Экспериментально установлено, что даже в условиях северных территорий существуют все предпосылки для реализации ксеногамии, т. е. перекрестного опыления. Самоопыление в форме генетически эквивалентных авто- и гейтоногамии будучи надежным резервом, обеспечивает успех опылительного процесса. Оно широко распространено среди различных семейств цветковых и является действенным фактором поддержания биоразнообразия северных растительных сообществ.

Плодоношение представителей родов *Astragalus*, *Oxytropis* и *Hedysarum* в растительных сообществах практически всецело зависит от опылительной активности пчел и шмелей (Шамурин, Тихменев, 1971; Кайгородова, 1978; Берман, Тихменев, 1980; Тихменев, 1981, 1984; Tikhmenev, 1995). Такие особенности присущи северным видам этой группы и в других районах Арктики (Шамурин, 1966; Kevan, 1972; Kevan, Baker, 1983), хотя некоторые исследователи отмечали случаи самоопыления отдельных видов бобовых (Чернов, 1978; Swales, 1979;). Используя антэкологические и эмбриологические методики, мы достаточно подробно изучили уровень реализации наследственных свойств популяции на примере полиморфного вида *Vicia multicaulis* Ledeb. в Охотско-Колымском нагорье. Исследования фертильности генеративной сферы рассматриваемого вида свидетельствуют об ее высоком уровне (Вишнякова и др., 2000). Полученные данные указывают, что исследованная популяция обладают частичной самонесовместимостью, цитологические картины которой наблюдались во всех вариантах эксперимента. Отмеченное многоуровневое проявление реакции самонесовместимости может свидетельствовать о полигенном контроле процессов опыления и оплодотворения у данного вида. Анализ количественных характеристик

семенного размножения рассматриваемого вида показал, что уровень плодообразования составил у вики 63%, в то время как семяобразование существенно ниже и не превышает 33,3%. Установлено также, что в жестких условиях среды обитания у вида реализуется не более 21% потенциальной семенной продуктивности популяции. Основная причина столь значительных различий в потенциальной и реальной семенной продуктивности может быть объяснена неэффективностью перекрестного опыления в малых по размерам популяциях и экстремальностью условий мест произрастания, а также формированием перекрестной несовместимости в процессе видообразования.

Другая группа типично энтомофильных растений представлена вересковыми (Ericaceae), характерной и широко распространенной на Северо-Востоке Азии группой покрытосеменных. Виды родов *Rhododendron*, *Loiseleuria*, *Phyllodoce*, *Cassiope*, *Arctous* и *Vaccinium* являются факультативными гейтоногами, опыление которых эффективно осуществляется специализированными антофилами, такими как пчелы и шмели (Hymenoptera), а также сирфидами (Diptera) (Tikhmenev, 1997). Репродуктивная биология вересковых, группы широко представлена в регионе и нуждается в более глубоком изучении, включая и применение цитозмбриологических методов.

Менее специализированные опылительные системы имеют виды из семейств Caryophyllaceae, Brassicaceae, Primulaceae, Rosaceae и Saxifragaceae, составляют большую группу факультативных и преимущественных автогамов (апомиктов), тем не менее, их цветки сохраняют привлекательность для антофильных насекомых и активно ими посещаются (Kevan and others, 1995).

Перекрестному опылению в северных растительных сообществах благоприятствуют такие особенности биологии цветка (соцветия), как диогогамия и диэция, и длительное сохранение ими фертильности половых элементов. При этом у изученных энтомофильных видов длительность функционирования цветков (соцветий) составляет не менее 4-5 суток при благоприятной погоде и увеличивается до 8-10 суток при погодной депрессии и пониженной температуре воздуха.

Большинству видов свойственны низкие температурные пределы активности цветков, составляющие 3,5-6,0 °C – для тундровых, и 5,5-8,0 °C – для лесных видов (Шамурин, 1966; Kevan, and others, 2019). При более высоких температурах воздуха и тела самого растения цветение и опыление может протекать на протяжении значительной части суток и даже круглосуточно. Такой характер цветения северных покрытосеменных способствует поддержанию плотности цветущих растений. При этом большое количество одновременно функционирующих цветков повышает рентабельность посещений опылителей, что значительно увеличивает шансы на перекрестное опыление. Изучение жизнеспособности пыльцы массовых видов энтомофильных растений показывает, что у большинства изученных видов микроспорогенез протекает нормально, уровень фертильности пыльцы достаточно высокий, чтобы обеспечить процесс переопыления растений (Тихменев, 1984, 1999, 2010, 2017; Kevan, and others, 1993, Пугачев, Тихменев,

2011). Данные о фертильности пыльцы некоторых кустарников и кустарничков приводятся в таблице 2.

Таблица 2

Жизнеспособность пыльцы некоторых типичных видов

| Виды растений | Повторность | Прорастание пыльцы, % | Длина пыльцевых трубок, мкм | Продолжительность жизни, час. |
|-------------------------------|-------------|-----------------------|-----------------------------|-------------------------------|
| <i>Salix pulchra</i> | 15 | 90,5 | 375 | 96 |
| <i>S. schwererii</i> | 10 | 84,3 | 600 | 120 |
| <i>Lonicera edulis</i> | 8 | 78,7 | 540 | 120 |
| <i>Rhododendron aureum</i> | 15 | 93,2 | 2800 | 120 |
| <i>Vaccinium vitis-idaea</i> | 15 | 66,2 | 660 | 72 |
| <i>Loiseleuria procumbens</i> | 15 | 92,8 | 270 | 144 |
| <i>Phyllodoce caerulea</i> | 10 | 96,4 | 1200 | 72 |
| <i>Cassiope ericoides</i> | 15 | 91,2 | 198 | 48 |
| <i>Ledum decumbens</i> | 8 | 90,2 | 1050 | 96 |
| <i>L. palustre</i> | 10 | 96,5 | 750 | 96 |
| <i>Dushekia fruticosa</i> | 15 | 67,0 | 200 | 72 |
| <i>Chosenia arbutifolia</i> | 10 | 98,7 | 1260 | 42 |

Основными группами антофильного блока на Северо-Востоке Азии являются представители Hymenoptera и Diptera, в то время как Coleoptera и Lepidoptera не играют какую-либо заметную роль в опылительном процессе (Чернов, 1978; Kevan, and others, 1993).

Наблюдения показали, что, учитывая соотношение плотности антофилов и количество одновременно раскрывшихся цветков энтомофильных растений в период массового цветения, скорее можно предположить недостаток пищи для шмелей, чем дефицит опылителей для растений. Об этом же свидетельствуют данные исследователей в других северных сообществах (Kevan, 1972; Чернов, 1978; Kevan, and others, 1993). Успех семенного размножения не менее 35% видового состава северных цветковых зависит от опылителей активности антофилов, причем на долю облигатных и преимущественных энтомофильных растений приходится около 1/3 запасов фитомассы (Берман, Тихменев, 1980).

Антоэкология анемофильных растений. Интенсивность процесса цветения и опыления анемофильных видов всецело определяется факторами абиотической среды, главным образом уровнем теплообеспеченности местообитаний. Динамическая анемофилия растений имеет очень высокую биологическую ценность, являясь действенным фактором симпатрического видообразования (Пономарев, Прокудин, 1975). Четко выраженная суточная ритмичность процесса опыления, столь характерная для анемофилов южных широт (Пономарев, 1964; Кеван, Тихменев, 1996), которая в жестких условиях районов исследований редко реализуется (Шамурин, 1966; Тихменев, Левковский, 1973; Левковский, Тихменев, 1977, 1982; Левковский, 1978 и др.).

Эффективность процесса опыления анемофилов во многом зависит от состояния пыльцы в момент цветения. Изучение жизнеспособности пыльцы

северных анемофилов показало, что у целой группы исследованных видов злаков (*Alopecurus alpinus*, *Hierochloe alpina*, *H. pauciflora*, *Poa abbreviata*, *Dupontia fisheri*, *Arctagrostis latifolia* и *A. arundinaceae* и *Deschampsia borealis*) этот показатель высокий и на искусственных средах прорастание пыльцы колебалось от 43 до 78% (Тихменев, 1974, 1976, 1981). В полной мере высокая фертильность пыльцы сохраняется и у анемофилов техногенных мест произрастания (Пугачев, Тихменев, 2011).

Эмбриологические исследования показали, что для мятликов, пыльца которых плохо прорастала, характерен апомиксис (Левковский, 1981). Облигатные перекрестники у северных анемофилов гораздо более редки, чем среди энтомофильных видов (Тихменев, Левковский, 1973; Тихменев, 1976, 1989; Левковский, 1978; Тихменев, Тихменева, 1978). Кроме того, для группы арктических злаков нами установлены частые случаи факультативной клейстогамии, точнее, криоклейстогамии (Левковский и др., 1981). Установлено, что такие злаки, как *Poa abbreviata* и *Phippisia algida*, в отдельные годы могут плодоносить дважды (Левковский, 1978; Левковский, Солнцева, 1979). Изучение состояния зародышевых мешков 14 видов злаков показало, что 6 видам злаков о. Врангеля свойственна полигаметофитная полиэмбриония, когда в семяпочках развиваются несколько зародышевых мешков, а у двух мятликов обнаружен апомиксис. Эти особенности генеративной сферы следует рассматривать как прогрессивную адаптацию к экстремальным условиям среды. Вероятнее всего, число апомиктических видов среди тундровых и горнотундровых злаков намного больше, чем сейчас установлено (Юрцев и др., 2010). Апомиксис, по нашему мнению, может быть результатом формирования полиплоидов, часто встречающихся среди северных видов, когда нарушается нормальный диплоидный механизм размножения растений. Тем более, что кариологические различия, обнаруженные во многих семействах северных покрытосеменных, не выделяются в популяциях растений ни морфологически, ни экологически. При этом число сформировавшихся семян у анемофильных, как и у энтомофильных видов, часто высокое, но достигает 100% только у апомиктических растений.

Таким образом, особенностью семенного размножения северных покрытосеменных являются высокая фертильность генеративной сферы, низкие пороговые температуры активности цветков и наличие резервных способов опыления. Самоопыление в форме генетически эквивалентных авто- и гейтоногамии как резерв в опылительном процессе, широко распространено среди северных покрытосеменных и является действенным фактором поддержания численности и объема популяций. Эти особенности структуры и функционирования цветка и соцветий позволяют растениям в известной мере компенсировать неблагоприятные условия среды и приносить, хотя и не всегда регулярно, зрелые семена, содействуя сохранению биоразнообразия растительного покрова, обеспечивая устойчивость экосистем северных территорий.

ПРИМЕЧАНИЯ

Берман Д. И., Тихменев Е. А. О взаимоотношении энтомофильных растений и антофильных насекомых горной тундры хребта Большой Анначаг // Горные тундры хребта Большой Анначаг (верховье Колымы). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 128–151.

Вишнякова М. А., Киликовская Т. В., Тихменев Е. А. Семенная репродукция *Vicia multicaulis* Ledeb. (Fabaceae) Охотско-Колымского нагорья // Экология. № 2. 2000. С. 140–143.

Кайгородова М. С. Антэкология растений тундр Полярного Урала // Экология опыления: межв. сб. науч. трудов. 1978. С. 3–22.

Кеван П. Г., Тихменев Е. А. Динамическая анемофилия и репродуктивная изоляция широко распространенных злаков Онтарио (Канада) // Экология. № 4. 1996. С. 268–274.

Kevan P. G., Tikhmenev E. A., Patricia Nunes-Silva. Temperatures within flowers & stems: possible roles in plant reproduction in North // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2019. № 1. С. 38–47.

Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений. М.: Наука, 1981. 95с.

Левковский В. П. Состояние и жизнеспособность пыльцы арктических злаков в фазе цветения // Экология опыления: межвуз. сб. науч. трудов. 4. 1979. С. 98–109.

Левковский В. П., Солнцева М. П. Экология опыления и эмбриология мятликов (*Poa* L.) на о. Врангеля // Экология опыления: межвуз. сб. науч. трудов. 4. Пермь: Пермский ун-т. 1979. С. 32–50.

Левковский В. П., Тихменев Е. А. Антэкология некоторых злаков южной части Камчатского полуострова // Экология опыления растений: межвуз. сб. науч. трудов. Пермь: Пермский ун-т, 1982. С. 41–48.

Левковский В. П., Тихменев Е. А., Левковский Е. П. Клейстогамия арктических злаков // Ботан. журн. 1981. Т. 66. № 1. С. 49–55.

Левковский В. П., Тихменев Е. А. Экология опыления арктических овсяниц (*Festuca* L.) // Ботан. журн. 1977. № 62. С. 35–42.

Пономарёв А. Н. О постановке и направлении антэкологических исследований // Учен. записки Перм. ун-та. 1970. № 206. С. 5–9.

Пономарев А. Н., Прокудин Ю. Н. Динамическая анемофилия злаков и ее значение для таксономии и видообразования // Бюлл. Москов. общества испытателей природы. Серия Биология. Т.80 (4). С. 93–104.

Пугачев А. А., Тихменев Е. А. Структурно-функциональная организация и динамика почвенно-растительного покрова Крайнего Северо-Востока России. Монография. Магадан: изд-во СВГУ, 2011. 197 с.

Пугачев А. А., Тихменев Е. А. Консервация растительного органического вещества и почвообразование в экосистемах зональных тундр Крайнего Северо-Востока Азии // Arctic Environmental Research. 2017. Т. 17. №. 3. С. 255–264.

Тихменев Е. А., Тихменева И. Б. О цветении и опылении некоторых растений степных сообществ бассейна Верхней Индигирки // Экология опыления: межвуз. сб. науч. трудов. Пермь: Пермский ун-т, 1978. С. 31–37.

Tikhmenev E. A. (Тихменев Е. А.). Reproductive features of the northern angiosperms as a factor of the plant diversity and community stability // Opera Botanica (Copenhagen). № 132. 1997. P. 67–76.

Тихменев Е. А. Антэкологические особенности северных покрытосеменных как фактор биоразнообразия и стабильности растительных сообществ // Наука на Северо-востоке России (К 275-летию Российской Академии наук). Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1999. С. 226–234.

Тихменев Е. А. Семенная репродукция и особенности формирования растительных сообществ Северо-Востока Азии // Известия Самарского научного центра Российской Академии наук. Т. 12. №1 (3). 2010. С. 226–234.

Тихменев Е. А. Репродуктивный потенциал северных цветковых в условиях техногенных нарушений // На перекрестке Севера и Востока (методологии и практики регионального развития)»: Материалы II Междунар. науч.-практ. конф. (30 ноября – 01 декабря 2016 г., Магадан). Красноярск: Научн.-инновацион. центр, 2017. С. 184–187.

Ходачек Е. А. Семенная продуктивность растений Западного Таймыра // Структура и функции биогеоценозов таймырской тундры. М.: Наука, 1978. С. 166–198.

Хохряков А. П. Флора Магаданской области. М.: Наука, 1985. 398 с.

Чернов Ю. И. Комплекс антофильных насекомых в тундровой зоне СССР // Вопр. географии. 1966. Т. 69. С. 76–97.

Чернов Ю. И. Антофильные насекомые подзоны типичной тундры Западного Таймыра // Структура и функции биогеоценозов таймырской тундры. М.: Наука, 1978. С. 254–290

Шамурин В. Ф. Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии // Растительность Крайнего Севера и ее освоение. М.; Л.: Наука, 1966. Вып. 8. С. 5–125.

Шамурин В. Ф., Тихменев Е. А. Цветение и плодоношение бобовых (Leguminosae) и норичниковых (Scrophulariaceae) на острове Врангеля // Ботан. журнал. 1971. Т. 56. № 3. С. 403–413.

Шамурин В. Ф., Тихменев Е. А. Взаимосвязи между энтомофильными растениями и антофильными насекомыми в биогеоценозах Арктики // Журн. общ. биологии. 1974. Т. 35. № 2. С. 243–250.

Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 160 с.

Юрцев Б. А., Королева Т. М., Петовский В. В., Полозова Т. Г., Жукова П. Г., Катенин А. Е. Конспект флоры Чукотской тундры. СПб, 2019. 628 с.

Faegri K. and Pijl van der. The Principles of pollination ecology. Pergamon: Oxford. 1979. 349 p.

Kevan P. G., Tikhmenev E. A., Usui M. Insects and plants in the pollination ecology of the Boreal zone // Ecological Research. Vol. 8. 1993. P. 247–267.

Тихонова И. В.

*Западно-Сибирское отделение Института леса имени В. Н. Сукачева
СО РАН – филиал ФИЦ «Красноярский научный центр» СО РАН
Новосибирск, Россия*

ОБ ОДНОМ ИЗ ПРИМЕРОВ ПОЛЕЗНОСТИ МЕТОДОВ ПОПУЛЯЦИОННО-БИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ДЛЯ СМЕЖНЫХ ОБЛАСТЕЙ НАУКИ

Описан пример возможности использования в синтетической биохимии данных об индивидуальной изменчивости состава терпеноидов хвои в популяциях сосны обыкновенной. Показана значительная коррелированность содержания всех выделенных соединений хвои и возможность использования статических данных, полученных на больших выборках деревьев для предварительного изучения процессов взаимопревращений терпеноидных соединений у хвойных растений, отличающихся сложностью их исследования химическими методами. Предложены способы повышения информативности результатов для обозначенной цели. Работа вызвала большой интерес у химиков и будет интересна популяционным биологам.

Ключевые слова: внутривидовая изменчивость, корреляционная структура, летучие терпеноиды хвои, процессы взаимопревращения, сосна обыкновенная.

Tikhonova I. V.

*West Siberian Branch of the Sukachev Institute of Forest SB RAS – Branch of
the Federal Research Center «Krasnoyarsk Science Center»
Novosibirsk, Russia*

ABOUT ONE EXAMPLE OF THE USEFULNESS OF POPULATION BIOLOGICAL RESEARCH METHODS FOR RELATED FIELDS OF SCIENCE

An example of the possibility of using data on individual variability in the composition of needle terpenoids in populations of Scots pine in synthetic biochemistry is described. A significant correlation between the content of all isolated compounds in needles and the possibility of using static data obtained on large samples of trees for a preliminary study of the processes of interconversion of terpenoid compounds in coniferous plants, characterized by high reactivity and the complexity of their study by chemical methods, have been shown. Methods are proposed to increase the information content of the results for the designated purpose. The work has aroused great interest among chemists and will be of interest to population biologists.

Key words: intrapopulation variability, correlation structure, volatile terpenoids in needles, interconversion processes, *Scots pine*.

Хвойные растения синтезируют большое число терпеноидов, играющих важную роль в метаболизме растений: в защитных и адаптационных реакциях деревьев, в гормональной регуляции роста, репродукции, сигнальной системе (Пентегова и др., 1987; Pallardy, 2008). Они широко используются в производстве лекарств, фунгицидов, инсектицидов, пестицидов. Они являются объектом исследований для систематиков, популяционных экологов, генетиков (Hanover, 1992; Фуксман и др., 1997; Тараканов, 2003; Ламоткин и др., 2008; Домрачев и др., 2011). Отмечается сложность изучения процессов синтеза терпеноидов химическими методами (Ткачев, 2008) и необходимость развития принципиально новых методов исследования и анализа данных, а также то, что большая часть синтезируемых молекул получена копированием или модификацией идентифицированных природных веществ (Черкасов, 2000).

Цель нашего исследования – анализ корреляционной структуры всех выделенных из хвои моно- и сесквитерпенов, а также проверка возможности использования результатов анализа одновременно собранных данных для изучения процессов их образования и взаимопревращения.

Образцы отбирали в популяциях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающих в условиях лесостепи на юге Сибири: в сосняке разнотравно-злаковом, (10С, бонитет II-III) и в сосняке каменисто-лишайниковом (7С2Б1Л, бонитет V-Va). Выборки составили 75-100 деревьев. Образцы хвои собирали у каждого дерева отдельно в средней части кроны непосредственно перед анализом с 10-20 побегов текущего года роста и непродолжительное время хранили в специальных герметично закрытых пробирках в холодильнике. Состав летучих соединений в образцах определяли на хромато-масс-спектрометре «Agilent 5975С-7890А».

Всего было обнаружено 80 отчетливых пиков легких терпеноидов – 22 общих компонента для всех деревьев двух популяций и 20 редких, которые встречались с частотой менее 5% (в дальнейшем они не учитывались). Список компонентов включал 53 моноерпена и их предшественника и 28 сесквитерпенов. Идентифицированы 34 компонента, остальным присвоены порядковые номера в соответствии со временем их удерживания на хроматограмме. В образцах по относительной массе преобладали монотерпены (79-90%), их изменчивость внутри выборок составила 4-9%, изменчивость сесквитерпенов – 35-38%. В лучших условиях произрастания массовая доля и количество компонентов-сесквитерпенов (они относятся к ростовым и аллелопатическим веществам) были выше, в худших наоборот (монотерпены преобладают в живице).

В результате корреляционного анализа относительной массы 57-59 компонентов было установлено, что в обеих популяциях все компоненты тесно взаимосвязаны и образуют единую мощную корреляционную структуру. Подобные тесные связи, где все признаки вошли бы в одну плеяду, редко можно

увидеть при исследовании морфологических и анатомических признаков деревьев. Отметим, что мы принимали во внимание только наиболее тесные связи со значениями коэффициентов корреляции $r \geq 0,87$ (с условием $p = 0,05-0,01$ для наиболее редких соединений из учтенных). В лучших условиях роста обнаруживается более простая и более тесно связанная в «ядре» из 32 компонентов структура с ключевым компонентом «ядра» – предшественником монотерпенов № 6. В худших условиях роста ключевым компонентом «ядра плеяды» было наиболее тяжелое соединение № 80, также единая структура отличалась слабой коррелированностью между компонентами внутри «ядра» плеяды и более тесной – между всеми компонентами «ядра» плеяды и дополняющими ее соединениями. При этом соединения № 2, 12, 20 и 24, образующие большое число связей (18-30), оказались вне «ядра» плеяды, не связанными между собой и с ключевым компонентом (рисунок).

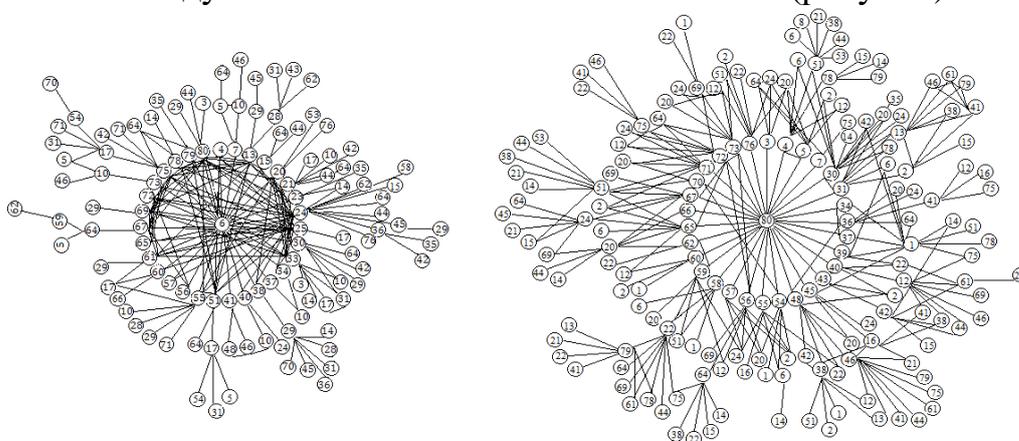


Рисунок. Корреляционная структура относительного содержания легколетучих соединений хвои (номера) двух популяционных выборок сосны обыкновенной (первая из лучших, вторая – худших условий роста) на плоскости

Согласно результатам многофакторного анализа данных, первые 4 главные компоненты с суммарной дисперсией 64 и 54% в двух выборках характеризуются как факторы взаимосвязи между тремя группами соединений: предшественники и монотерпены № 1-33; вторая группа из компонентов № 34-51; третья № 52-80. Компоненты внутри групп положительно взаимосвязаны, компоненты второй группы отрицательно коррелируют с 1-й и 3-й группами, что подтверждают результаты корреляционного анализа.

Таким образом, все легколетучие терпеноиды в хвое сосны обыкновенной тесно взаимосвязаны и образуют единую корреляционную структуру. В разных условиях произрастания ее внутреннее устройство изменяется, единство и полнота плеяды сохраняется. В лучших условиях обнаруживается более простая и централизованная структура, в худших – децентрализованная с несколькими центрами. Сделано предположение о том, что наиболее вероятно преобразование компонентов 2-й группы монотерпенов (от терпинена до борнеола) в более тяжелые сесквитерпены либо более легкие терпеноиды и их предшественники. Это согласуется со сведениями из химической литературы о

способности к глубоким изменениям структуры соединений второй группы в присутствии органических кислот (Ткачев, 2008; Degenhardt et al., 2010). Наблюдаемые нами структуры и предложения по применению полученных сведений на практике нашли подтверждение в работах по методам пространственного моделирования, теоретической гистологии, комбинаторной топологии, в анализе сложных химико-технологических процессов, в квантовой физике, программировании и автоматизации (Кафаров, Дорохов, 1979; Черкасов, 2000; Хатчер, 2011). Представляется, что более полную информацию при таком подходе можно получить, используя сборы в популяциях вида из других условий произрастания, в разные годы и сезоны года, используя сравнительный анализ корреляций у близкородственных видов. Подробнее с работой можно ознакомиться в (Тихонова, 2022).

Благодарности. Автор благодарит Анискину А. А. (ИЛ СО РАН) за помощь в работе.

ПРИМЕЧАНИЯ

Домрачев Д. В., Карнова Е. В., Горошкевич С. Н., Ткачев А. В. Сравнительный анализ летучих веществ хвои пятихвойных сосен Северной и Восточной Евразии // Химия растительного сырья. 2011. № 4. С. 89–98.

Кафаров В. В., Дорохов И. Н. Системный анализ процессов химической технологии: Топологический принцип формализации. М.: Наука, 1979. 394 с.

Ламоткин С. А., Шпак С. И., Скаковский Е. Д., Гайдукевич О. А., Тычинская Л. Ю., Ламоткин А. И., Рыков С. В., Котов А. А. Анализ состава эфирных масел хвои сосен различных видов // Биополимеры, биосистемы и биомедицинские объекты. М.– Йошкар-Ола: МарГТУ, 2008. С. 120–121.

Пентегова В. А., Дубовенко Ж. В., Ралдугин В. А., Шмидт Э. Н. Терпеноиды хвойных растений. Новосибирск: Наука СО, 1987. 97 с.

Тараканов В. В. Структура изменчивости, селекция и семеноводство сосны обыкновенной в Сибири: дис. ... д-ра с.-х. наук. Новосибирск, 2003. 457 с.

Тихонова И. В. О возможности изучения сопряженности процессов взаимопревращений легколетучих соединений хвои у хвойных растений на основе статических данных в популяционных выборках // Известия РАН, 2022. № 4. Т. 22. С. 339–350.

Ткачев А. В. Исследование летучих веществ растений. Новосибирск: Офсет, 2008. 969 с.

Фуксман И. Л., Шредер С. М., Канючкова Г. К., Чиненова Л. А., Пойхалайнен Я. Физиолого-биохимическая индикация состояния сосны обыкновенной в связи с воздействием промышленных поллютантов // Экология. 1997. № 3. С. 213–217.

Хатчер А. Алгебраическая топология. М.: МЦНМО, 2011. 688 с.

Черкасов А. Р. Трехмерный корреляционный анализ - новый способ количественного описания эффектов заместителей в химии органических и элементоорганических соединений: дис. ... д-ра хим. наук. Казань, 2000. 387 с.

Degenhardt J., Kollner T. G. and Gershenzon J. Monoterpene and sesquiterpene synthases and the origin of terpene skeletal diversity in plants // *Phytochem.* 2010. Vol. 70. P. 1621–1637.

Hanover J. W. Applications of terpene analysis in forest genetics // *New Forests.* 1992. № 6. P. 159–178.

Pallardy S. G. Physiology of woody plants. Amsterdam; Boston: Academic Press, 2008. 454 p.

УДК 577.24

***Тужилкин А. Н.¹, Мартусевич А. К.¹, Чистякова Ю. В.², Соколовская С. В.¹,
Каширина А. О.¹, Нежкина Н. Н.²***

¹*Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет имени Н. И. Лобачевского
г. Нижний Новгород, Россия*

²*Ивановский государственный медицинский университет
г. Иваново, Россия*

ОЦЕНКА ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДЕТЕРМИНАЦИИ ГЕМОДИНАМИЧЕСКОГО ОТВЕТА НА ФИЗИЧЕСКУЮ НАГРУЗКУ У ПОЖИЛЫХ ЛИЦ

Цель исследования – оценить сопряженность полиморфизмов ряда метаболических генов с гемодинамическими показателями нагрузочного тестирования у пожилых людей. В исследовании приняли участие 99 пожилых людей. Исследование проходило в два этапа. Выявлена связь полиморфизмов большинства и указанных генов с показателями системной гемодинамики и после нагрузочного тестирования.

Ключевые слова: физические упражнения, нагрузочное тестирование, генетические полиморфизмы, гены SYT 10, BCAT 1, SNCAIP and NDUFA 11.

***Tuzhilkin A. N.¹, Martusevich A. K.¹, Chistyakova Y. V.², Sokolovskaia S. V.¹,
Kashirina A. O.¹, Nezhkina N. N.²***

¹*The National Research Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod
Nizhny Novgorod, Russia*

²*«Ivanovo SMU» of MOH of Russia
Ivanovo, Russia*

ASSESSMENT OF THE GENETIC DETERMINATION OF THE HEMODYNAMIC RESPONSE TO PHYSICAL ACTIVITY IN THE ELDERLY

The aim of the study is to evaluate the conjugation of polymorphisms of a number of metabolic genes with hemodynamic parameters of stress testing in the elderly. 99 elderly people participated in the study. The study took place in two stages. The relationship of polymorphisms of the majority and these genes with indicators of systemic hemodynamics and after performing stress testing was revealed.

Key words: physical exercises, stress testing, genetic polymorphisms, genes SUT 10, BCAT1, SNCAIP and NDUFA 11.

Генетические факторы играют важнейшую роль в продолжительности и детерминации качества жизни, а также в формировании темпов старения (Rutten-Jacobs et al., 2018). Существуют значимые различия в возможностях конкретных пожилых людей к занятиям спортом, уровне их физической выносливости, а также скоростно-силовых параметрах (De Almeida et al., 2022).

Связь метаболизма с эффективностью физических нагрузок характеризует состояние генов трансаминазы аминокислот с разветвленными цепями BCAT (She et al., 1985; Lynch et al., 2015). Данные экспериментальных исследований свидетельствуют о том, что нарушение трансаминирования аминокислот с разветвленными цепями у мышечных вызывает нарушение обмена малата/аспартата, что приводит к снижению образования аланина и глутамина, увеличению соотношения лактата и пирувата, а также аммиака в скелетных мышцах (She et al., 1985). Другой фактор связан с полиморфизмом гена ангиотензин-1-превращающего фермента (Wong et al., 2012). Известно, что полиморфизм I/D гена ACE в значительной степени связан с уровнем физической активности индивида (Yoshihara et al., 2009). Так же генетические полиморфизмы эндотелиальной NO-синтазы (Esposti et al., 2011; Teixeira et al., 2016) и альдегиддегидрогеназы (изофермент 2) (DeAlmeida et al., 2022), вносят существенный вклад в поддержание физической работоспособности. В литературе представлены данные о целесообразности учета у них полиморфизма генов, ответственных за экспрессию параоксоназы 1 (Manresa et al., 2004) и катехол-метилтрансферазы (Ronkainen et al., 2008).

При этом роль полиморфизмов генов, кодирующих рецепторные структуры, остается дискуссионной. В частности, A. Bjor et al. (2019) не обнаружено сопряжения физической активности и экспрессии рецептора витамина D у пожилых лиц, однако в исследовании P. Józków et al. (2011) выявлено преобладающее значение некоторых полиморфизмов гена рецептора меланокортина-4 в детерминации физической выносливости. Кроме того, продемонстрирована связь полиморфизма гена аполипопротеина E с физической работоспособностью у лиц старше 60 лет (Colovati et al., 2020).

Цель исследования – оценка сопряженности полиморфизмов ряда метаболических генов с гемодинамическими показателями нагрузочного тестирования у пожилых людей.

Материалы и методы исследования

Получены образцы крови пожилых людей (возраст от 60 до 67 лет включительно, соотношение мужчин и женщин – 33 : 66, соответственно),

занимающихся регулярными физическими тренировками в условиях физкультурно-оздоровительного комплекса для проведения генетического профилирования методом полимеразной цепной реакции. Выделены полиморфизмы четырех генов-мишеней: *синаптоагмина* (SYT 10, rs6488162), *гена трансаминазы I аминокислот с разветвленной цепью* (BCAT 1, rs4963772), *гена, кодирующего белок, взаимодействующий с альфа-синуклеином* (SNCAIP, rs4836027), *гена субъединицы A11 убихиноноксидоредуктазы* (NDUFA11, rs12974440). Проведено тестирование всем обследуемым лицам с применением методики шестиминутной ходьбы (Nezhkina et al., 2022), включавшей задание по выполнению ходьбы непрерывно в максимальном темпе в течение 6 минут. До начала и сразу после завершения нагрузочного тестирования фиксировали частоту сердечных сокращений и уровень систолического и диастолического артериального давления методом неинвазивной тонометрии. На основании гемодинамических показателей оценен преобладающий характер ответа на стандартную физическую нагрузку.

Статистическая обработка полученных данных, а также корреляционный анализ, включающий данные полиморфизмов изученных генов, выполнен в пакете программ Excel for Windows 2016 и Statistica 10.1.

Результаты исследования и их обсуждение

На основании выполненного нагрузочного тестирования выявлено, что большая часть обследованных лиц (около 80% от общей группы) была отнесена к категории симпатотоников. С учетом четкого разделения испытуемых лиц по преобладающему контуру регуляции была сформирована гипотеза о возможном сопряжении типа реакции на физическую нагрузку и полиморфизма генов метаболической направленности.

Нами изучено потенциальное сопряжение выявленных генетических полиморфизмов с функциональными гемодинамическими показателями пожилых лиц как в исходном состоянии, так и после выполнения функциональной пробы в форме методики шестиминутной ходьбы (табл. 1). Менее существенную роль в обеспечении гемодинамического ответа на функциональную пробу играли полиморфизмы генов белка, связанного с альфа-синуклеином и гена субъединицы A11 убихиноноксидоредуктазы, причем последний не обнаруживал никаких статистически значимых корреляций с параметрами системной гемодинамики у пожилых испытуемых после проведения нагрузочного тестирования.

Выводы

Проведенное исследование позволило показать, что полиморфизмы генов метаболического профиля играют существенную роль в формировании функционального ответа. С одной стороны, некоторые генотипы генов SYT 10, BCAT 1, SNCAIP и NDUFA 11 участвуют в детерминации характера вегетативного ответа на физическую нагрузку у пожилых людей. С другой стороны, установлена связь полиморфизмов большинства и указанных генов как с показателями системной гемодинамики в спокойном состоянии, так и их

динамикой после выполнения нагрузочного тестирования в форме шестиминутной ходьбы.

Таблица 1

Оценка сопряжения генетического полиморфизма с параметрами гемодинамики в процессе выполнения теста с шестиминутной ходьбой (коэффициент корреляции)

| Ген | До теста | После теста |
|---------|---|---|
| SYT 10 | Диастолическое артериальное давление ($r = -0,35$), частота сердечных сокращений ($r = -0,37$) | Диастолическое артериальное давление ($r = -0,33$), частота сердечных сокращений ($r = -0,34$) |
| BCAT 1 | Диастолическое артериальное давление ($r = -0,35$), систолическое артериальное давление ($r = -0,43$) | Диастолическое артериальное давление ($r = +0,32$), систолическое артериальное давление ($r = -0,31$) |
| SNCAIP | Частота сердечных сокращений ($r = -0,32$) | Частота сердечных сокращений ($r = -0,34$) |
| NDUFA11 | Диастолическое артериальное давление ($r = +0,31$) | - |

ПРИМЕЧАНИЯ

Colovati M. E. S., Novais I. P., Zampol M., Mendes G. D., Cernach M. C. S. & Zanesco A. Interaction between physical exercise and APOE gene polymorphism on cognitive function in older people // *Braz J. Med. Biol. Res.* 2020. 54 (2).

De Almeida K. Y., Saito M., Homma H., Mochizuki Y., Saito A., Deguchi M., Kozuma A., Okamoto T., Nakazato K. & Kikuchi N. ALDH2 gene polymorphism is associated with fitness in the elderly Japanese population // *J. Physiol Anthropol.* 2022. 41 (1). 38.

Esposti R. D., Sponton C. H., Malagrino P. A., Carvalho F. C., Peres E., Puga G. M., Novais I. P., Albuquerque D. M., Rodovalho C., Bacci M. & Zanesco A. Influence of eNOS gene polymorphism on cardiometabolic parameters in response to physical training in postmenopausal women // *Braz. J. Med. Biol. Res.* 2011. 44 (9). P. 855–863.

Józków P., Słowińska-Lisowska M., Łaczmanski Ł., Jakubiec, D. & Mędraś, M. Melanocortin-4 receptor gene polymorphism and the level of physical activity in men (HALS Study) // *Endocrine.* 2011. 39 (1). P. 62–68.

Lynch C. J., Kimball S. R., Xu Y., Salzberg A. C. & Kawasawa Y. I. Global deletion of BCATm increases expression of skeletal muscle genes associated with protein turnover // *Physiol. Genomics.* 2015. 47 (11). P. 569–580.

Manresa J. M., Tomás M., Ribes E., Pi-Figueras M., Aguilera A., Sentí M., Marrugat J. Paraoxonase 1 gene 192 polymorphism, physical activity and lipoprotein in women // *Med. Clin. (Barc).* 2004. 122 (4). P. 126–129.

Martusevich A., Bocharin I., Guryanov M., Romanova E., Kolokoltsev M., Vyazovichenko Yu., Lobastova R., Smirnov S., Balashkevich N. & Redi E. Metabolic monitoring to assess the response of the body to physical loads // *Journal of Physical Education and Sport.* 2023. 23 (6). P. 1401–1406.

Nezhkina N., Sokolovskaia S., Fomin F., Chueva T., Fomin E., Bocharin I., Balashkevich N., Kolokoltsev M., Romanova E. & Martusevich A. The state of vegetative status and adaptive reserve to physical activity in the elderly // Journal of Physical Education and Sport. 2022. 22 (11). P. 2688–2693.

Ronkainen P. H., Pöllänen E., Törmäkangas T., Tiainen K., Koskenvuo M., Kaprio J., Rantanen T., Sipilä S. & Kovanen V. Catechol-o-methyltransferase gene polymorphism is associated with skeletal muscle properties in older women alone and together with physical activity. PLoS One, 2008. 3.

Rutten-Jacobs L. C., Larsson S. C., Malik R., Rannikmäe K., Sudlow C. L., Dichgans M., Markus H. S. & Traylor M. Genetic risk, incident stroke, and the benefits of adhering to a healthy lifestyle: cohort study of 306 473 UK Biobank participants. BMJ, 2018. 363 p.

She P., Zhou Y., Zhang Z., Griffin K., Gowda K. & Lynch C. J. Disruption of BCAA metabolism in mice impairs exercise metabolism and endurance // J. Appl Physiol. 1985 108 (4). P. 941–949.

УДК 574.34

Фардеева М. Б., Токарев С. А.

*Казанский (Приволжский) федеральный университет
г. Казань, Россия*

ОЦЕНКА ВОЗОБНОВЛЕНИЯ *PICEA FENNICA* (REGEL) КОМ. И *PINUS SYLVESTRIS* L. В УСЛОВИЯХ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ (РЕСПУБЛИКА ТАТАРСТАН)

Picea fennica (Regel) Ком. и *Pinus sylvestris* L. на территории Татарстана произрастают в хвойно-широколиственных лесах, находящихся на южной границе ареала, поэтому испытывают как антропогенное давление, так и воздействие климатических факторов. Для оценки возобновления деревьев и определения структурно-функциональных особенностей популяций, изучалась их динамика за 2004-2023 гг. Выявили связь численности подроста с климатическими факторами: положительная с суммой осадков (0,52) и отрицательная – со средними температурами (-0,63) за период май-сентябрь. В целом за 20 лет отмечается положительный прирост. По результатам определения абиотических условий участков регенерационных ниш выяснили, что возобновление *P. sylvestris* преимущественно осуществляется в условиях открытых «окон» полога либо на верхушке вывалов, для *P. fennica* восстановление отмечается по прогалам с некоторым затенением кронами и упавшим, старым стволам. По результатам динамики численности прироста 2022-2023 гг. отмечено высыхание проростков и ювенильных особей с мая по октябрь, процент выживших *P. fennica* и *P. sylvestris* в 2022 г. составил 86% и

74% соответственно, в 2023 г. – 34% и 56%. На основе пространственного анализа деревьев выявлено, что распределение проростков, ювенильных и имматурных особей имеет контагиозный тип, с образованием скоплений прerreпродуктивных особей на участке радиусом 2-4 м.

Ключевые слова: лесообразующие деревья, динамика популяций, оценка прироста, климатические и абиотические факторы.

Fardeeva M. B., Tokarev S. A.
Kazan (Volga Region) Federal University
Kazan, Russia

ASSESSMENT OF REGENERATION OF *PICEA FENNICA* (REGEL) KOM. AND *PINUS SYLVESTRIS* L. IN THE CONDITIONS OF CONIFEROUS-DECIDUOUS FORESTS OF THE VKSBNR

Picea fennica (Regel) Kom. and *Pinus sylvestris* L. in the territory of Tatarstan grow in coniferous and broad-leaved forests, located on the southern boundary of the range, so they experience both anthropogenic pressure and climatic factors. To assess the renewal of trees and determine the structural and functional features of populations, their dynamics for 2004-2023 were studied. The number of teenagers was found to be correlated with climatic factors: positive with total precipitation (0,52) and negative with average temperatures (-0,63) over the period May-October. Overall, there has been a positive increase over 20 years. Based on the results of the determination of abiotic conditions of the regeneration niche sites, it was found that the renewal of *P. sylvestris* is mainly carried out in the conditions of open «windows» canopy or at the top of the shaft, for *P. fennica* recovery is noted in the clearings with some shading of the crowns and fallen, old trunks. According to the results of the dynamics of the growth of 2022-2023. Between May and October, *P. fennica* and *P. sylvestris* were found to have dried up in 2022, at 86% and 74% respectively in 2023, at 34% and 56%. In 2023, they were found to be dead. Based on the spatial analysis of the trees, it was found that the distribution of germinations, juveniles and immature individuals has a contagious type, with the formation of clusters of prereproductive individuals at a radius of 2-4 m.

Key words: forest-forming trees, population dynamics, growth assessment, climatic and abiotic factors.

Введение

В свете современных лесотехнических и лесоклиматических проектов, направленных на решения не столько экономических, а экологических проблем РФ, улучшение средообразующих качеств лесной растительности основано на разработке мероприятий охраны, защиты и восстановления лесов в условиях естественных и антропогенных воздействий. Актуальные и целесообразные задачи лесной фитоценологии, рационального пользования и мониторинга лесных экосистем в условиях изменения климата должны базироваться на

основе функционально-структурной оценки популяций лесообразующих деревьев (Смирнова, 2010). Хвойно-широколиственные леса, где средообразователями являются *Picea fennica* (Regel) Kom. и *Pinus sylvestris* L., на территории республики Татарстан (РТ) находятся на южной границе ареала, поэтому наряду с постоянным антропогенным давлением испытывают воздействие всех природных факторов. Особенно это сказывается на популяции *P. fennica*, произрастающей здесь по границе ареала и подвергающейся действию неблагоприятных факторов среды. Периодически возникающие в умеренно-континентальном климате сухие и жаркие летние сезоны (2009–2010; 2016; 2018; 2023 гг.), ветровалы (2007 г.), а также поражение лесных массивов короедом-типографом и усачом (2011–2013 гг.) часто приводят к усыханию либо понижению жизненности еловых древостоев (Ибрагимова и др., 2017).

Согласно Лесному плану РТ (2018), распределение площади лесов по группам древесных пород следующее: хвойные составляют 27,1%, твердолиственные – 12,3%, мягколиственные – 60,6%. Для сравнения, по данным А. Г. Гаянова (2001), при учете 1944 г. еловые насаждения занимали 41,6 тыс. га (3,9%). По данным Государственного доклада Минприроды РТ (2022) их количество на территории республики сократилось на 0,2%, что обусловлено усыханием еловых лесов в результате засухи 2010 г.

Согласно теории «цикла роста леса» (Whitmore, 1989) или «gap theory» (Yamamoto, 1992) развитие подроста деревьев отмечается в прогалах и прорывах полога леса – «окон». Образование «окна» изменяет структуру насаждения, создавая открытое пространство в пологе, которое позволяет проникать свету различной интенсивности (Marthews и др., 2008), в зависимости от размера прорыва, формы и высоты деревьев, окружающих окно. Попадающий свет влияет на факторы микросреды (Galhidy и др., 2006; Muscolo и др., 2007), такие как влажность почвы и питание (He и др., 2012), и, в конечном счете, на регенерацию деревьев (Lee и др., 2004).

Таким образом, для нормального развития проростков и успешного роста *P. fennica* и *P. sylvestris* требуется хорошее освещение с мягким затенением (Ulbrichová и др., 2018, Bednár и др., 2022). Именно такие условия создаются внутри прорывов кроны или вывалов крупных деревьев, сочетание которых можно назвать регенерационной нишей (РН) внутри лесной экосистемы (Рипа, 2017).

Цель исследования: оценить динамику возобновления *P. fennica* и *P. sylvestris* в формациях хвойно-широколиственных лесов Раифского участка Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника (ВКГБПЗ) и влияние климатических и абиотических факторов на динамику возобновления *P. fennica* и *P. sylvestris* оценивали за текущий год и период исследований с 2004 по 2023 гг.

Материалы и методы

В качестве объектов изучения были выбраны зональные хвойно-широколиственные леса на территории ВКГБПЗ и популяции лесообразующих деревьев *P. fennica* и *P. sylvestris*. Световой минимум определяется уровнем

освещённости, при котором ещё сохраняется положительный баланс между дыханием и продукционным процессом, так минимальные значения потребности в свете ель и сосна демонстрируют на начальных стадиях онтогенетического развития, а максимальные в генеративном возрасте (Восточно-европейские..., 2004). Сравнивая два этих вида по эффективности использования солнечной радиации, выявлено, что *P. fennica* и *P. sylvestris* используют разные стратегии: ель в генеративном состоянии обгоняет сосну благодаря экстенсивному способу использования света своей плотной и большой кроной (Евстигнеев, 2022). Установлено, что близкие по интенсивности транспирации сосна и ель отличаются по экономичности: сосна в 2 раза экономичнее транспирирует влагу, чем ель. Потребность во влаге сосны и ели почти одинакова, но они резко различаются между собой: сосна, благодаря глубоко разветвленной корневой системе, неприхотлива к влаге, а ель – зависима (Морозов, 1949).

Для оценки влияния климатических факторов на популяции деревьев картографировались участки леса, площадью 50*50 м. Использовался материал Базы данных популяций деревьев (Фардеева и др., 2013), собранный Фардеевой М. Б., Исламовой Г. Р., Шакировой Д. Р. (2004-2012 гг.), Ибрагимовой А. Ф., Абуталиповым А.М. (2014-2018 гг.) и лично авторами работы в 2022-2023 гг. Участки исследования приурочены к долине реки Сербулак, на супесчаных почвах. Фитоценозы описаны по общепринятым геоботаническим методам (доминантно-детерминантная классификация), давалась формула древостоя, сомкнутость крон, общий состав видов и распределение деревьев по ярусам (Смирнова и др., 1990). В ходе изучения были описаны 3 фитоценоза: сосняк с елью бруснично-чернично-зеленомошный (пробная площадь (ПП) № 8, N55.893056, E48.754722), ельник с сосной чернично-бруснично-мшистый (ПП 9, N55.893583, E48.755167) и сосняк бруснично-вейниковый (искусственная посадка сосны 1950 г.) (ПП 10, N55.896570, E48.738470). Оценки масштабов пространственной неоднородности особей получены с помощью парной корреляционной функции – pcf (Wiegand et al., 2007), использующей местоположения индивидов растений (их групп) и разобранный в предыдущих статьях (Fardeeva and Chizhikova, 2019). В рамках заложенных площадей выделены 13 участков активного лесовосстановления (регенерационных ниш), где определялись абиотические условия: освещенность в lx, температура воздуха в °C, влажность воздуха в %. Оценивалась численность проростков, ювенильных и имматурных особей в мае и октябре текущего года, чтобы оценить характер проростков за вегетационный период. На основе климатических факторов определялась корреляционная связь пророста деревьев с погодными условиями.

Результаты и обсуждение

На основе распределения видов деревьев по ярусам экосистемы, согласно методу И. В. Смирновой (1990), можно определить возрастную структуру популяций. В первый ярус древостоя (А) входили деревья высотой 20-28 м (А1) – зрелые и старые генеративные растения, 10-18 м (А2) – молодые генеративные

особи, в ярус подроста и подлеска (В) входили деревья высотой 4-8 м – виргинильные особи (В1), иматурные (im2) и молодые виргинильные от 1 до 3 м (В2) (табл. 1).

В ярус травостоя и мха (С) входили иматурные (im1) растения 0,4-0,7 м (С1), а также проростки и ювенильные особи 0,05-0,3 м (С2). Соответственно, если деревья встречаются во всех ярусах можно говорить о полночленной структуре популяции *P. fennica* и *P. sylvestris*. Наряду с хвойными видами отмечались и лиственные деревья: *Betula pendula* – отмечалась единично в ярусе древостоя, *Tilia cordata* – преимущественно в ярусе подроста, единично в древостое.

Таблица 1

Распределение *P. fennica* и *P. sylvestris* по ярусам в разных эколого-фитоценологических условиях ВКГПБЗ (Раифа) 2022-2023 гг.

| Учетная площадь | Формула древостоя и сомкнутость крон | Число регенерационных ниш | Численность в шт. и плотность деревьев ос/м ² | Распределение деревьев по ярусам фитоценоза | |
|-----------------|--------------------------------------|---------------------------|--|---|----------------------|
| | | | | <i>P. fennica</i> | <i>P. sylvestris</i> |
| № 8 | 7С3Е; 0,5 | 7 | 396 0,15 | <i>P. fennica</i> | A1A2B1B2C1C2 |
| | | | | <i>P. sylvestris</i> | A1A2B2C1C2 |
| № 9 | 6С2Е2Б; 0,7 | 4 | 424 0,17 | <i>P. fennica</i> | A1A2B1B2C1C2 |
| | | | | <i>P. sylvestris</i> | A1A2B1B2C2 |
| № 10 | 9С1Б+Е; 0,4 | 2 | 266; 0,11 | <i>P. fennica</i> | A2B1B2C1C2 |
| | | | | <i>P. sylvestris</i> | A1A2B1B2C2 |

С использованием существующей базы данных (2004-2018 гг.) и полевых сборов 2020-2022 гг. определена динамика численности *P. fennica* и *P. sylvestris* в изучаемых фитоценозах (рис. 1; 2).

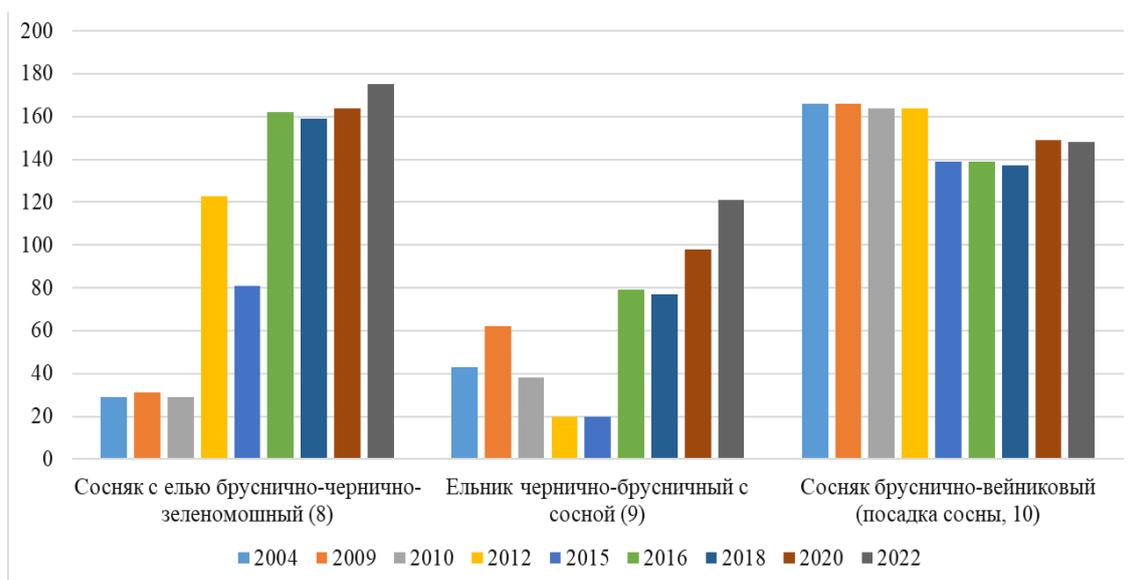


Рис. 1. Динамика численности *P. sylvestris* на пробных площадях

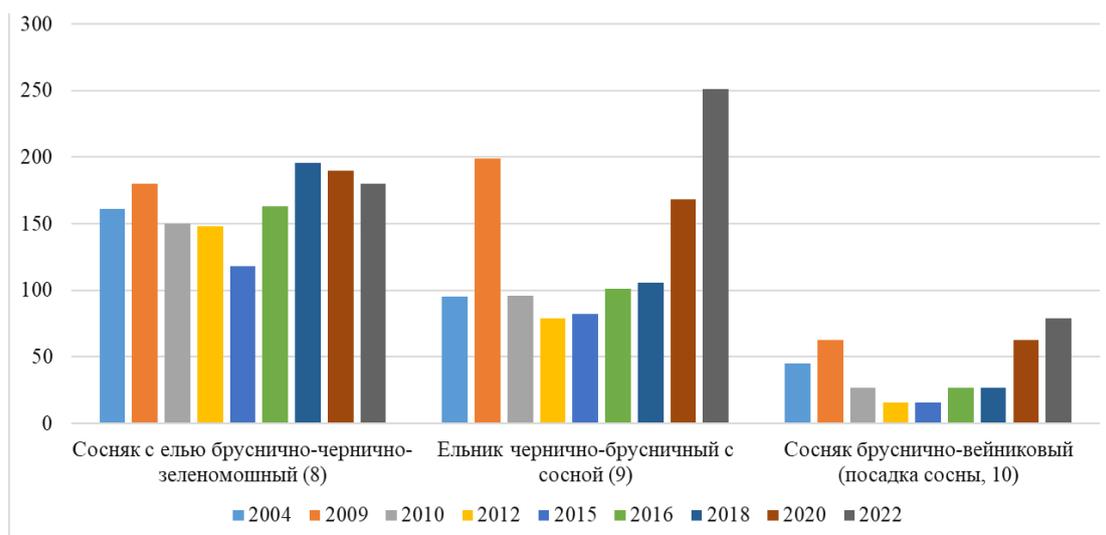


Рис. 2. Динамика численности *P. fennica* на пробных площадях

На всех участках исследования хвойно-широколиственных сообществ отмечается снижение численности *P. fennica* и *P. sylvestris* в период катастрофической засухи (2010 г.). Однако увеличение численности *P. sylvestris* отмечается уже с 2012 г. в сосняке с елью (ПП 8) зеленомошном, находящимся в понижении к сфагновому болоту, и в целом имеет положительный прирост вплоть до 2023 г. С повышением ландшафта в ельнике с сосной мшистом (ПП 9) численность сосны снижалась до 2015 г., в искусственной посадке сосны (ПП 10) – до 2018 г., и только с 2020 г. численность подроста сосны увеличивается на всех участках.

Численность *P. fennica* резко снизилась в 2010-2015 гг., что обусловлено засухой 2010 г. и последующем заражением короедом-типографом ослабленных особей, в результате которых произошло выпадение деревьев всех возрастов. Промывные вегетационные периоды 2015; 2017; 2019 гг. (сумма осадков май-сентябрь составляла 270-300 мм, хотя обычно сумма осадков до 130 мм, по данным метеорологической обсерватории «Казань-университет») способствовали некоторому восстановлению численности *P. fennica*. Численность ели и сосны в исследованных фитоценозах увеличивается постепенно, что обусловлено образованием световых «окон» за счет вывалов крупных деревьев и некоторого высыхания подроста липы и ели. Вследствие этого создались благоприятные условия для возобновления *P. sylvestris* и *P. fennica*.

В сосняке с елью (ПП 8) средняя численность *P. fennica* за период 2004-2015 гг. составляла 151 особь (0,06 ос/м²), а за период 2016-2022 гг. возросла до 182 особей (0,07 ос/м²). В ельнике с сосной чернично-брусничном (ПП 9) средняя численность также возросла с 110 (0,04 ос/м²) до 157 (0,06 ос/м²) особей. Прирост наблюдается и в искусственной посадке сосны: за период 2004-2015 гг. средняя численность ели составляла 33 особи (0,01 ос/м²) и к 2022 г. возросла до 49 (0,02 ос/м²).

В популяционной динамике *P. sylvestris* за 2004-2022 гг. отмечается рост численности деревьев в естественных елово-сосновых сообществах: в ПП 8 с 59 особей (0,02 ос/м²) до 165 особей (0,07 ос/м²), в ПП 9 – с 37 (0,01 ос/м²) до 94 особей (0,04 ос/м²). В посадке сосны (ПП 10) отмечено снижение средней численности сосен за те же периоды с 160 (0,06 ос/м²) до 143 (0,06 ос/м²) особей, которое обусловлено выпадением деревьев и нарушением возобновления сосны из-за фрагментарности мохового покрова (5-20%), разрастанием *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. и лесолугового разнотравья.

В возрастной структуре популяций *P. sylvestris* и *P. fennica* на участках естественных елово-сосновых мшистых лесов (ПП 8 и ПП 9) возросла доля прегенеративных особей. Именно в этих сообществах было выявлено наибольшее количество РН (11 из 13), приуроченных к световым окнам. Сравнивая фитоценозы ПП 8 и ПП 9 между собой, стоит отметить, что на первой возобновление сосны и ели происходит активнее – 248 прегенеративных особей найдено на 6 регенерационных участках сообщества, в ПП 9 выявлено 140 особей на 5 регенерационных участках. Это связано с благоприятным расположением сосняка с елью (ПП 8) в условиях экотона, на границе леса и сфагновой сплавины.

Не смотря на положительную динамику численности проростков и ювенильных особей 2022-2023 гг. отмечено их высыхание за вегетационный период – с мая по октябрь (рис. 3).

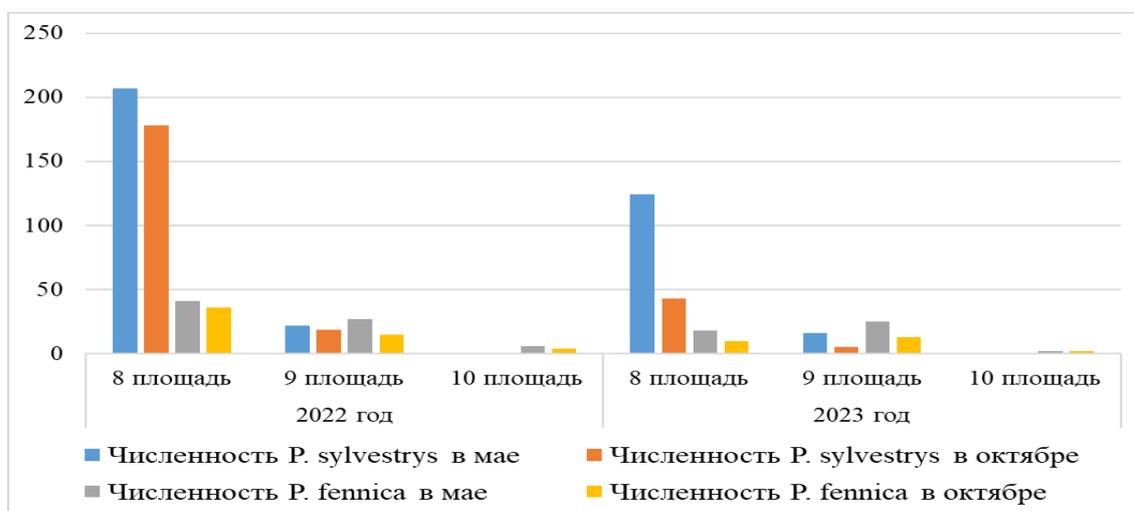


Рис. 3. Динамика численности проростков и ювенильных особей *P. fennica* и *P. sylvestris* за вегетационные периоды 2022 и 2023 гг.

Процент выживших особей сосны и ели в 2022 году составил 86% и 74% соответственно, а в 2023 году – 34% и 56%. Также наблюдается снижение числа прегенеративных особей обоих видов в сравнении 2022 и 2023 гг., предположительно это связано с активной деятельностью кабанов на территории исследуемых участков и погодных условий (ранняя сухая весна и жаркое сухое лето 2023 г.). Чтобы убедиться в этом, нами был проведен корреляционный анализ между показателями численности особей и климатическими факторами (табл. 2).

Таблица 2

Влияние климатических факторов на численность прегенеративных групп *P. fennica* и *P. sylvestris* за вегетационный период 2022 и 2023 года

| Климатические факторы | Год | <i>P. sylvestris</i> в условиях ПП 8 | <i>P. sylvestris</i> в условиях ПП 9 | <i>P. fennica</i> в условиях ПП 8 | <i>P. fennica</i> в условиях ПП 9 | <i>P. fennica</i> в условиях ПП 10 |
|----------------------------|------|--------------------------------------|--------------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|------------------------------------|
| Среднемесячная температура | 2022 | -0,63 | -0,66 | -0,63 | -0,61 | -0,61 |
| | 2023 | 0,16 | -0,08 | 0,02 | -0,01 | -- |
| Сумма осадков | 2022 | 0,23 | 0,27 | 0,12 | 0,16 | 0,08 |
| | 2023 | 0,51 | 0,52 | 0,52 | 0,53 | -- |

Связь численности подроста *P. fennica* и *P. sylvestris* с климатическими факторами выявила отрицательную корреляцию численности со среднемесячными температурами лета 2022 г. Напротив, за 2023 г. с ранней весной и сухим летом, отмечается положительная связь численности подроста с суммой осадкой (май-август), хотя и незначительная. Снижение численности проростков и ювенильных особей *P. fennica* и *P. sylvestris* за вегетационный период 2022 г. вызвано жарким летом (средняя температура 16,9 °С, сумма осадков 256,9 мм), а в 2023 г. снижение численности подроста, в большей степени, обусловлено засушливым летом (средняя температура 18,2 °С и сумма осадков 135,8 мм).

С целью выявления подходящих для восстановления ели и сосны условий проводились измерения абиотических факторов 25.05.2023 г. в полдень в регенерационных нишах на трех ПП (табл. 3).

Таблица 3

Усредненные абиотические факторы в окнах распада и под пологом леса, влияющие на возобновление *P. sylvestris* и *P. fennica*

| № | ПП мхов | Положение | Средняя освещенность, lx | Температура, °С | Влажность, % | <i>P. sylvestris</i> | <i>P. fennica</i> |
|----|---------|-----------|--------------------------|-----------------|--------------|----------------------|-------------------|
| 8 | 70% | Полог | 8000 | 30 | 20 | 6j 5im | 3j 2im |
| | | Окно | 27667 | 31 | 22 | 30j 14im | 52j 7im |
| 9 | 80% | Полог | 4767 | 30 | 26 | — | 3p 9j 14im |
| | | Окно | 35000 | 30 | 24 | — | 7j 17im |
| 10 | 10% | Полог | 1970 | 23 | 22 | 1j 2im | 2im |
| | | Окно | 30433 | 20 | 16 | — | 1im |

На основе анализа поведения парной корреляционной функции (PCF) выявлены четкие закономерности в пространственном распределении прегенеративных особей, что в целом подтверждает скопления подроста деревьев в «окнах» полога. Как пример, представим два варианта пространственного размещения подроста *P. sylvestris* и *P. fennica* (рис. 4).

В светлых сосняках (ПП8) подрост *P. sylvestris* формирует 2 повторяющиеся агрегации (до 4 м) на площади радиусом до 12 м (рис. 4 А), в более затененных ельниках с сосной (ПП9) – образуются единичные мелкие агрегации радиусом

до 2 м. Подрост *P. fennica* в светлых сосняках образуют скопления радиусом до 4 м, расположенные случайно на площади радиусом до 12 м (рис. 4 Б), напротив, в условиях ельника с сосной формируются 2-3 агрегации, повторяющиеся в радиусе 12 м.

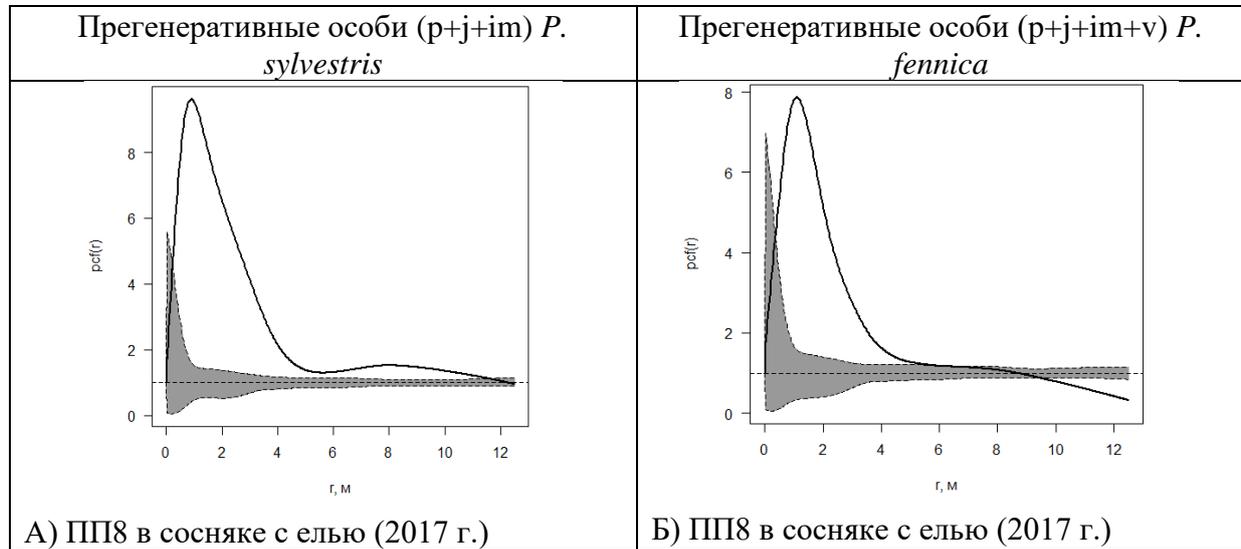


Рис. 4. Типы поведения РСФ: взаимное распределение прегенеративных особей *Pinus sylvestris* и *Picea fennica*

Заключение

На Раифском участке ВКГБПЗ в хвойно-широколиственных лесах динамика численности *P. fennica* и *P. sylvestris* за 18 лет – положительная. Прирост проростков, ювенильных и иматурных особей *P. sylvestris* с 2012 г., *P. fennica* с 2016 г. По оценке приростов за вегетационный период 2022-23 гг. отмечается высыхание проростков за лето, что обусловлено климатическими факторами и подтверждено корреляционным анализом.

На восстановление хвойных видов большое влияние оказывает наличие окон возобновления в пологе, наибольшее их количество отмечено в условиях экотона, на границе леса и сфагновой сплавины (ПП 8 сосняк с елью бруснично-чернично-зеленомошный), как для *Picea fennica*, так и для *Pinus sylvestris*. В искусственной же посадке напротив, количество регенерационных ниш мало: выявлено 2 участка возобновления *P. fennica* и *P. sylvestris*, что обусловлено фрагментарным и незначительным моховым покровом (5-20%), преобладанием *Calamagrostis epigeios* и лесолугового разнотравья. На основании собранных в 2022 и 2023 гг. данных была создана база данных в Microsoft Excel (Excel) и дополнена сертифицированная существующая база в Microsoft Access.

ПРИМЕЧАНИЯ

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность, М.: Наука, 2004. Т.1. 479 с.

Государственный доклад о состоянии природных ресурсов и об охране окружающей среды Республики Татарстан в 2021 году. Казань, 2022.

Гаянов А. Г. Леса и лесное хозяйство Республики Татарстан – Казань: Идеал-Пресс, 2001. 240 с.

Евстигнеев О. И. Отношение деревьев к свету: онтогенетический аспект. Москва, 2022. 36 с.

Ибрагимова А. Ф., Фардеева М. Б. Особенности популяционной динамики *Picea fennica* (Regel) Ком. в хвойно-широколиственных лесах на южной границе ареала // Вестник Удмуртского университета. 2017. Т. 27. № 1. С. 22–32.

«Лесной план Республики Татарстан» от 24.12.2018 № N УП-880 // Министерство лесного хозяйства Республики Татарстан. 2018 г.

Морозов Г. Ф. Учение о лесе / Г. Ф. Морозов; под ред. В. Г. Нестерова. Изд. 7-е. Москва; Ленинград: Гослесбумиздат, 1949. 451 с.

Рипа С. И. Роль ветровально-почвенных комплексов в возобновлении древесных видов и в поддержании биологического разнообразия природных буковых и темнохвойно-буковых лесов Украинских Карпат / С. И. Рипа // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2017. Т. 2. № 2. С. 1–33.

Смирнова О. В., Чистякова А. А., Попадюк Р. В., Евстигнеев О. И., Коротков В. Н., Митрофанова М. В., Пономаренко Е. В. Популяционная организация растительного покрова лесных территорий (на примере широколиственных лесов европейской части СССР). Пушкино: Изд-во АН СССР, 1990. 92 с.

Смирнова О. В. Основные понятия экологии экосистем с позиций популяционной парадигмы // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Мат. IV-ой Всерос. конф. с межд. участием. Йошкар-Ола, 2010. С. 46–48.

Фардеева М. Б., Чижикова Н. А., Рогова Т. В. Свидетельство о государственной регистрации базы данных «Пространственно-онтогенетическая структура популяций растений» № 2013620622 от 20.05.2013.

Bednár Pavel, Jirí Souček, Jan Krejza, Jakub Cerný. Growth and Morphological Patterns of Norway Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) Juveniles in Response to Light Intensities // Forests. 2022. № 13.

Fardeeva M. B., Chizhikova N. A. Features of Spatial and Temporal Dynamics of Tuberos Orchid Populations // Contemporary Problems of Ecology. 2019. Vol. 12. № 1. P. 71–82. DOI: 10.1134/S1995425519010062.

Galhidy L, Mihok B, Hagyo A, Rajkai K, Standovar T. Effects of gap size and associated changes in light and soil moisture on the understorey vegetation of a Hungarian beech forest // Plant Ecology. 2006. 183 P. 133–145.

Iva Ulbrichová, Vladimír Janeček, Jan Vitamvas, Lukáš Bílek Shelterwood regeneration of scots pine (*Pinus sylvestris* L.) with respect to site and stand conditions // Zpravy Lesnickeho Vyzkumu. 2018. № 3. С. 153–164.

Lee C. S., Kim J. H., Yi H., You Y.H. Seedling establishment and regeneration of Korean red pine (*Pinus densiflora* S. et Z.) forests in Korea in relation to soil moisture // Forest Ecology and Management. 2004. 199. P. 423–432.

Marthews T. R., Burslem D. F., Phillips R. T., Mullins C. E. Modelling direct radiation and canopy gap regimes in tropical forests // *Biotropica*. 2008. 40. P. 676–685.

Musco A., Sidari M., Mercurio R. Influence of gap size on organic matter decomposition, microbial biomass and nutrient cycle in Calabrian pine (*Pinus laricio*, Poiret) stands // *Forest Ecology and Management*. 2007. 242. P. 412–418.

Whitmore T. Canopy gaps and the two major groups of forest trees // *Ecology*. 1989. 70. P. 536–538.

Wiegand T., Gunatilleke S., Gunatilleke N., Okuda T. Analyzing the spatial structure of a Sri Lankan tree species with multiple scales of clustering // *Ecology*. 2007. Vol. 88 (12). P. 3088–3102. DOI:10.1890/06-1350.1

He Z. S., Liu J. F., Wu C. T., Zheng S. Q., Hong W., Su S. J., Wu C. Z. Effects of forest gaps on some microclimate variables in *Castanopsis kawakamii* natural forest // *Journal of Mountain Science*. 2012. 9. P. 706–714.

Yamamoto S. I. The gap theory in forest dynamics // *Botanical Magazine-Tokyo*. 1992. 105. P. 375–383.

УДК 374.71; 58.007

Федорова С. В.

*Казанский (Приволжский) федеральный университет
г. Казань, Россия*

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ: ОТ УЧЁНОГО К ОБЩЕСТВУ

Информация разлетается по миру моментально. Учёные обязаны передавать достоверные научные и исторические факты в доступной для детей и взрослых литературной форме. Учёный из Казанской геоботанической научной школы делает это. Как? Ответ здесь.

Ключевые слова: история, Казанская геоботаническая школа, наследие, научно-практическая деятельность, патриотическое воспитание, просвещение, общество, ученый.

Fedorova S. V.

*Kazan (Volga Region) Federal University
Kazan, Russia*

POPULATION ECOLOGY OF PLANTS: FROM SCIENTIST TO SOCIETY

Information spreads around the world instantly. Scientists are obliged to convey reliable scientific and historical facts in a literary form accessible to children and

adults. A scientist from the Kazan Geobotanical Scientific School does this. How? The answer is here.

Key words: education, heritage, history, patriotic education, Kazan geobotanical school, scientist, scientific and practical activities, society.

С сентября 2023 года я публикую художественные произведения на основе научных и исторических фактов на Российском литературном портале «Проза.ру». В данный момент страница автора «Светлана Федорова-Роблес» содержит 287 произведений, включая тематические каталоги, а количество читателей, определяемое по особой формуле автоматически около 6500 человек (Страница автора URL: <https://proza.ru/avtor/svfedorova>).

Данный литературный портал открыт на бесплатной основе в рамках пользовательского договора для любого автора, соблюдающего его устав (правила публикации и правовые нормы). Публикация произведения сопровождается автоматическим оформлением авторского «Свидетельства о публикации» и размещением текста произведения и иллюстрации, если она необходима, в открытом доступе. От момента записи текста в электронную форму до того, как первый читатель его увидит, проходит пара секунд, ведь предварительно текст проверяет модератор. Мои тексты проверяет кто-то из членов Союза писателей России, и это обстоятельство даёт преимущество: все произведения, по мере их отправки, попадают в рубрику «Колонка редактора» со списком рекомендуемых произведений. Любопытный читатель может пополнять копилку биологического или исторического знания без проволочек. Первоначальные тексты не обходятся без опечаток, ошибок и неточностей. В любое время можно это исправить через опцию «Редактировать». Передавая свои знания и опыт через указанный портал, я делаю это и для совершенно конкретных целей.

Работа по оформлению произведений на «Проза.ру» – путь к редактированию и согласованию отдельных частей книг и книжных серий. В больших книгах, и тем более тематических книжных сериях, неизбежны ошибки и несогласования. Каждое из произведений на моей авторской странице, несмотря на его самодостаточность – это фрагмент чего-то большего. Я уже могу начать компоновку книг. Структура многих книг проработана. Необходимо будет только подогнать визуальный материал (фотографии, сканы и фото документов и предметов из домашних и других архивов, коллекций, фондов) и тексты (рассказы, повести, очерки, эссе, комментарии) на страницах макетов. Формат «Книга на заказ» в любой момент может иметь дубликаты в неограниченном количестве.

Порции знания, добытого в процессе многочисленных научных экспериментов с растениями, и в процессе проведения реконструкции поведения растения на основе общепринятых ботанических моделей в рамках научного направления «Популяционная экология растений», я размещаю в самых разных произведениях. Мои читатели преданные. Они следят за новинками и со страстью дополняют свою картину мира через призму моего

мировосприятия и достоверного знания. Круг читателей расширяется с каждым днём. Эти обстоятельства делают просветительскую работу ответственной настолько, что никакой непроверенный материал не должен попасть в текст произведения. Иначе доверие читателей может уйти, а сеть Интернет замусорится. А ведь, такого «мусора» и сейчас чрезмерно много. В знании – сила.

Кто, если не мы, русские ботаники – выпускники научных школ позаботится не только о пополнении копилки знания на порталах научных произведений, но и о просвещении людей планеты? Кто расскажет людям о том, какие это самоотверженные, целеустремлённые, творческие, основательные, решительные, бесстрашные, неприхотливые, выносливые, преданные и непременно весёлые люди — учёные ботаники-первооткрыватели природы? Кто расскажет людям о том, как растут и развиваются самые разные растения родной природы и природы других стран, которые цветоводы и садоводы выращивают в России? Кто в такое беспокойное время, как сейчас поможет повысить престиж русской биологической науки и откроет историю Отечества по-новому на документальной основе через биографии выдающихся ботаников и их предков? Мне удалось передать патриотический посыл произведений на темы «Окно в природу», «По страницам истории с ботаниками из Казанского университета»... В этом сокрыта другая миссия учёного — патриотическое воспитание читателей от мала до велика.

Переводя готовые произведения на английский язык, и рассылая их своим знакомым и близким, я имею возможность повлиять на сознание людей за границами нашего Отечества настолько, что уже этот круг полюбил Россию, несмотря на лавину дезинформации на тему – «Ужасный Путин и дикие русские». Всё идёт к тому, что начну собирать макеты книг в серии «Книжная серия для просвещения: от учёного к обществу» на двух языках одновременно. Это даст информацию любопытным иностранцам и возможность изучения русского языка, желающим переехать на постоянное место жительства в Россию (в моём окружении такие люди есть).

Произведения, представленные на «Проза.ру» из цикла «Профессор Михаил Васильевич Марков – основоположник Казанской геоботанической школы», возникли в результате проведения мною историко-биографо-библиографического исследования нюансов жизни и деятельности учёных ботаников – учеников профессора Михаила Васильевича Маркова, которые разнесли учение о растениях на популяционной основе не только по регионам нашей родины, но и по всему миру.

Назову их имена: Наталья Михайловна Куликова, Юрий Захарович Кулагин, Сергей Васильевич Гойтанников, Евгений Леонидович Любарский, Анатолий Григорьевич Смирнов, Виктор Васильевич Туганаев, Татьяна Николаевна Добрецова, Аида Семёновна Казанцева, Сергей Ильич Зарубин, Валентина Николаевна Афанасьева, Татьяна Александровна Терехина, Елена Ивановна Михайлова, Земфира Басыровна Валиева, Виктор Васильевич Богачев, Фоат Закиевич Валеев, Владимир Гаврилович Папченков. Документальные рассказы

об этих ботаниках, нюансы биографий, списки трудов, анализ их научно-практической деятельности на основе современных научных тенденций представлены в семи частях серии произведений под заголовком «М. В. Марков — основоположник Казанской геоботанической школы» на портале «Проза.ру».

Многочисленные произведения посвящены профессорам ботаникам, проработавшим в Казанском (императорском до 1918 г.) государственном университете (до 2010 г.). Назову их имена: Андрей Яковлевич Гордягин, Владимир Исаакович Баранов, Михаил Васильевич Марков, Евгений Леонидович Любарский.

Часть произведений на портале «Проза.ру» дали начало научным статьям (Федорова, 2023а, 2023б), часть – появились как переработка в литературный формат научных статей (Федорова, 2019, 2021) и глав завершённых и неоконченных книг из серий «Наследие ботаников в Казанском университете», «Окно в природу», «Времена года» (Наследие..., 2021а, 2021б, 2021в; Федорова, Федорова, 2023, 2024; Федорова, 2024).

ПРИМЕЧАНИЯ

Наследие ботаников в Казанском университете. Т. 1. По страницам истории с доктором Любарским / под общ. ред. С. В. Федоровой. Казань: Казанский университет, 2021а. 90 с.

Наследие ботаников в Казанском университете. Т. 2. Евгений Леонидович Любарский: биографо-библиографический комплекс / под общ. ред. С. В. Федоровой. Казань: Казанский университет, 2021б. 128 с.

Наследие ботаников в Казанском университете. Т. 3. Евгений Леонидович Любарский: по страницам биографии / под общ. ред. С. В. Федоровой. Казань: Казанский университет, 2021в. 202 с.

Страница автора Светлана Федорова-Роблес на Российском литературном портале «Проза.ру». Москва. Союз писателей России. URL: <https://proza.ru/avtor/svfedorova> (дата обращения: 5.03.2024).

Федорова С. В. Несколько формул для определения площади проекции листовой пластинки растения // Материалы X Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых (Москва, 27-30 ноября, 2019). Москва: МПГУ, 2019. Т. 3. С. 125–130.

Федорова С. В. Методология представления интеллектуального наследия выдающихся геоботаников в Казанском университете // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2021. Т. 20. № 1. С. 452–460. DOI: 10.14258/pbssm.2021090.

Федорова С. В. Книжная серия «Наследие ботаников в Казанском университете» – основа патриотического воспитания // Систематические и флористические исследования Северной Евразии. Материалы III Всероссийской конференции с международным участием (к 95-летию со дня рождения профессора А. Г. Еленевского) (Москва, 19-21 октября 2023 г.). Москва: МПГУ, 2023а. С. 372–377.

Федорова С. В. Зимний сад в женской гимназии – основа эстетического воспитания // Систематические и флористические исследования Северной Евразии. Материалы III Всероссийской конференции с международным участием (к 95-летию со дня рождения профессора А. Г. Еленевского) (Москва, 19-21 октября 2023 г.). Москва: МПГУ, 2023б. С. 366–371.

Федорова С. В., Федорова Д. А. Окно в природу: певчие птицы. Москва: Netprint, 2023. 44 с.

Федорова С. В., Федорова Д. А. Два года в средней полосе России. Книга 1. Москва: «Netprint», 2024. 38 с.

Федорова С. В. Окно в природу: в зимнем саду (женская гимназия). Книга 1. Москва: «Netprint», 2024. 72 с.

УДК 574.34:575.134

Фрисман Е. Я.

*Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН
г. Биробиджан, Россия*

МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ, ОБЪЕДИНЯЮЩИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ И ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОДХОДЫ В МАТЕМАТИЧЕСКОЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

В статье обсуждаются исторические аспекты создания математических моделей, описывающих динамику популяций. Представлена попытка объединить «экологический подход», развиваемый в работах Р. Мея и А. П. Шапиро, с подходом эволюционистов (популяционных генетиков), развиваемом в работах Р. Фишера и других. Рассмотрен пример преобразования уравнений динамики численностей популяции путем добавления к ним уравнений динамики частот генов, характеризующих изменение генетической структуры в ходе эволюции. Исследованы сложные нелинейные модели динамики популяций с возрастной структурой. Оказалось, что увеличение средней индивидуальной приспособленности приводит к сложным динамическим режимам популяции. Разработанные модели позволяют объяснить, как возникновение, так и прекращение колебаний численности ряда видов грызунов, которое наблюдается в последнее время во многих северных популяциях Западной Европы.

Ключевые слова: популяция, математическая модель, динамика популяций, численность, частоты генов.

Frisman E. Ya.

*Institute for Complex Analyar Eastern Brannchsis of Regional Problems
FEB RAS
Birobidzhan, Russia*

MATHEMATICAL MODELS COMBINING ECOLOGICAL AND GENETIC APPROACHES IN MATHEMATICAL POPULATION BIOLOGY

The article discusses historical aspects of the creation of mathematical models describing population dynamics. An attempt to combine the «ecological approach» developed in the works of R. Mey and A. P. Shapiro with the approach of evolutionists (population geneticists) developed in the works of R. Fisher and others is presented. An example of transformation of the equations of population number dynamics by adding to them the equations of gene frequency dynamics characterising the change of genetic structure in the course of evolution is considered. Complex nonlinear models of population dynamics with age structure are investigated. It was found that an increase in average individual fitness leads to complex population dynamics regimes. The developed models allow us to explain both the occurrence and termination of fluctuations in the abundance of a number of rodent species, which has recently been observed in many northern populations of Western Europe.

Key words: population, mathematical model, population dynamics, abundance, gene frequencies.

В 1798 Томас Мальтус опубликовал свою книгу *Essay on the Principle of Population*. В этой работе он приходит к выводу, что пока достаточно средств существования численность популяции растет во времени по геометрической прогрессии (за каждую единицу времени численность популяции умножается на одну и ту же величину, называемую показателем прогрессии). Показатель геометрической прогрессии популяционного роста был впоследствии назван мальтузианским параметром.

Хорошо известно, что работа Мальтуса вызвала большую весьма содержательную, хотя и критическую дискуссию у многих различных обществоведов и политологов. Существенно меньше известно об основополагающей роли модели Мальтуса в становлении и развитии большинства современных популяционно-биологических и эволюционных концепций. Так, например, мало кто помнит или знает, что в первых главах фундаментальной основополагающей работы Чарльза Дарвина о естественном отборе проводится подробный анализ представлений Мальтуса о росте численности популяции.

В первой половине XX века начался «золотой век» математической биологии, который феерическим всплеском работ надолго определил последующее развитие теоретической экологии и математической популяционной генетики – основы синтетической теории эволюции. При этом в работах, как по динамике биологических сообществ, так и по математической популяционной генетике рассматривались, фактически, различными модификациями модели Мальтуса, в которых мальтузианский параметр не считался постоянной величиной, а зависел от различных факторов. Ряд исследователей, такие как Пьер Ферхюльст, Альфред Лотка, Вито Вольтерра, разрабатывали модели популяционной динамики и динамики биологических

сообществ. Они полагали, что мальтузианский параметр зависит как от численности данной популяции, так и от численностей других популяций, которые могут взаимодействовать с данной (например, конкурировать с ней, служить для нее пищей или быть ее хищниками). Другой ряд исследователей, основоположников синтетической теории эволюции, таких как Роберт Фишер, Сьюэлл Райт, Джон Холдейн, Сергей Сергеевич Четвериков, полагали, что мальтузианский параметр зависит от генотипической структуры популяции и от приспособленности генотипов составляющих популяцию особей.

Математической базой всех первоначальных работ по математической популяционной биологии были изящные модели, построенные на основе систем дифференциальных уравнений и удачно описывающие многие популяционные феномены, наблюдающие в природных биологических сообществах: колебания численностей, конкурентное вытеснение, полиморфное разнообразие и многое другое.

В начале 70-х годов двадцатого века, в основном благодаря базовым работам англо-американского исследователя Роберта Мэя и дальневосточного исследователя Александра Павловича Шапиро, математическая популяционная биология пополнилась достаточно простыми, но весьма эффектными моделями, основанными на рекуррентных уравнениях.

Эти модели были предназначены для описания и анализа динамики численности популяций тех биологических видов, которые имеют фиксированный небольшой сезон размножения. Как и в моделях предшественников, считалось, что рост численности экологически лимитирован: мальтузианский параметр убывает с ростом численности популяции. Наибольшее значение мальтузианского параметра: скорость роста популяции в пустоту (такой рост наблюдается, например, при интродукции вида на новую благоприятную территорию – кролики в Австралии) называется репродуктивным потенциалом популяции.

Неожиданно оказалось, что «простенькие» модели, построенные Мэем и Шапиро, обладают колоссальным разнообразием возможных динамических режимов. Исследование моделей показало, что для видов, у которых малый репродуктивный потенциал, изменение численности популяции происходит монотонно и стремится к некоторому устойчивому равновесному значению. Для видов, у которых репродуктивный потенциал чуть больше, переход к равновесию происходит путем затухающих колебаний. Если репродуктивный потенциал еще больше, то равновесие численности популяции оказывается неустойчивым и возникают колебания с периодом в два года.

При дальнейшем увеличении репродуктивного потенциала возникают колебания с периодом в 4 года, затем возникают колебания с периодом в 8 и т. д. При еще больших значениях репродуктивного потенциала поведение численности популяции теряет сколько-нибудь регулярный характер и становится хаотическим. Однако зоны значений репродуктивного потенциала с хаотическим поведением численности перемежаются с «окнами» периодического, т.е. регулярного поведения.

В наших исследованиях мы попытались объединить «экологический поход», развиваемый в работах Р. Мея и А. П. Шапиро, которые рассматривали **динамику численности** экологически лимитированных популяций, с подходом эволюционистов (популяционных генетиков), развиваемом в работах Р. Фишера и др., которые описывали **эволюцию** «свободных» нелимитированных популяций. Мы рассмотрели модельный пример, когда репродуктивный потенциал определяется генетически и, преобразовав уравнения динамики численностей популяции, добавили к ним уравнения динамики частот генов, характеризующие изменение генетической структуры в ходе эволюции.

Мы показали, что все перечисленные типы динамики численности: переход к равновесию, возникновение регулярных колебаний численности, выход на хаотический режим – могли бы последовательно возникать в эволюции лимитированной популяции под действием плотностно-независимого естественного отбора. Такой отбор приводит к изменению частот аллелей и повышает среднюю приспособленность популяции в соответствии с фундаментальной теоремой естественного отбора Р. Фишера.

Затем мы исследовали более сложные нелинейные модели динамики популяций с возрастной структурой. Оказалось, что увеличение средней индивидуальной приспособленности приводит к весьма сложным динамическим режимам популяции (согласно современной научной терминологии: к возникновению хаотических аттракторов, вид и размерность которых меняются при изменении параметров модели).

Принципиально новым является обнаруженная здесь возможность возникновения устойчивых колебаний не только численности, но и частот генов.

Эколого-генетический подход открывает большие перспективы для изучения эволюции естественных популяций, а также прогнозирования изменений, связанных с антропогенным воздействием. В частности, разработанные нами модели позволили объяснить происхождение различий в генетической структуре у смежных поколений тихоокеанской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*. Такие различия выявлены биологами у многих локальных субпопуляций горбуши. Также наши модели хорошо объясняют полиморфизм (существующего генетического разнообразия) по размеру помета в различных (естественных и искусственных – фермерских) популяциях песцов *Alopex lagopus*.

Кроме того, разработанные нами модели позволяют объяснить, как возникновение, так и прекращение колебаний численности ряда видов грызунов, которое наблюдается в последнее время во многих северных популяциях Западной Европы (например, исчезновения популяционных циклов полевков в ряде популяций Финляндии и Швеции).

Мы представили результаты наших исследований в ряде статей в Российских научных журналах «Известия РАН. Серия биологическая», «Биофизика», «Генетика», Математическая биология и биоинформатика»,

«Компьютерные исследования и моделирование», а также в международных журналах «Journal of Theoretical Biology», «Ecological modeling», «Ecological Complexity», «Mathematics», «Nonlinear Dynamics», «Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation».

Следует отметить, что для дальнейшего развития эколого-генетического подхода просматриваются серьезные сложности, связанные с качественной верификацией и калибровкой (привязкой к конкретным природным популяциям и сообществам) исследуемых моделей. Для оценки используемых экологических и генетических параметров необходимы данные как экологического, так и генетического мониторинга за естественными биологическими популяциями на длительном временном промежутке. Получить такие данные удовлетворительного объема и содержания крайне сложно. Вместе с тем достигнутые предварительные результаты позволяют определить вектор будущих исследований и со сдержанным оптимизмом надеяться на достойное их продолжение.

УДК 574.3:599

Хляп Л. А.

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

**УРОВЕНЬ АНАЛИЗА: ОТ ВИДОВОГО К ПОПУЛЯЦИОННОМУ
(НА ПРИМЕРЕ ВОПРОСОВ СИНАНТРОПИИ, БИОЛОГИЧЕСКИХ
ИНВАЗИЙ И СОХРАНЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ
СРЕДИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ)**

На основе собственного опыта териологических работ и литературных данных рассматривается применение различных уровней (видового, подвидового, популяционного) при освещении вопросов синантропии, биологических инвазий и сохранения биоразнообразия. Традиционно и чаще в публикациях, особенно зарубежных, используют видовой уровень, хотя реальное проявление этих экологических феноменов – популяционный. Отмечается положительный переход от видового уровня к популяционному при создании Красной книги Российской Федерации.

Ключевые слова: формы синантропии, инвазионные чужеродные виды, Красная книга Российской Федерации, популяционный подход.

Khlyap L. A.

*A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS
Moscow, Russia*

LEVEL OF ANALYSIS: FROM SPECIES TO POPULATION (USING THE EXAMPLE OF HIGHLIGHTING PROBLEMS OF SYNANTHROPY, BIOLOGICAL INVASIONS AND BIODIVERSITY CONSERVATION AMONG MAMMALS)

The based on our own experience in theriological work and literature data, the use of various levels (species, subspecies, population) is considered when covering issues of synanthropy, biological invasions and biodiversity conservation. Traditionally and more often in publications, especially foreign ones, the species level is used, although the real manifestation of these environmental phenomena is the population level. There is a positive transition from the species level to the population level during the creation of the Red Book of the Russian Federation.

Key words: forms of synanthropy (commensalism), invasive alien species (IAS), Red Book of the Russian Federation, population approach.

В отличие от 1960-1970-х гг., когда в российской биологической науке популяционному подходу уделялось много внимания (Беклемишев, 1960; Наумов, 1963; 1971; Шварц, 1967; 1969; Дубровский, Кучерук, 1971; Тимофеев-Ресовский и др., 1973 и мн. др.), в наши дни он всё чаще уходит на второй план. Занимаясь различными аспектами териологии (в т. ч. вопросами синантропии, биологических инвазий, сохранения биоразнообразия), приходится сталкиваться с применением видового уровня для явлений, которые проявляются на популяционном уровне. Задачей текущей публикации – обсудить почему так происходит и в каких случаях это оправдано.

Сообщение основано на собственном опыте с учетом литературных данных.

Синантропия. Синантропия здесь понимается в рамках ранее опубликованного определения: «к синантропным животным следует относить виды, которые регулярно обитают на территории населенных пунктов или в сооружениях человека и образуют там постоянные или периодически возникающие популяции, которые В. Н. Беклемишев (1960) называл независимыми или полузависимыми» (Kucheruk, 1965; Кучерук 1988, стр. 168). Такая трактовка подчеркивает формирование животного населения во всём комплексе урбоценоза (здесь: экосистемы как городских, так и сельских населенных пунктов), а не в отдельных, хотя и преобладающих элементах (например, в постройках). При этом нет противопоставления «синантропных» животных «дикоживущим», что важно, так как все синантропные животные существуют самостоятельно (дики), хотя и в зависимости от человека. Уже в самом определении сказано, что синантропия проявляется на популяционном уровне. Кроме того, среди грызунов нет облигатных синантропов, и у каждого из видов, обитающих в урбоценозах России, имеются популяции, существующие вне населенных пунктов (экзоантропные популяции). Для обитателей населенных пунктов было предложено различать 6 форм синантропии (Kucheruk, 1965, 1988; Кучерук, Карасева, 1992; Кучерук, 2000), которые ниже перечислены в порядке уменьшения степени связи с человеком:

облигатная (без экзоантропных популяций, у грызунов отсутствует); настоящая; ограниченная географически; ограниченная экологически; внепостроечная; ложная.

Пояняя, кого можно относить к настоящим синантропам, В. В. Кучерук (1988, стр. 170) приводит признаки, среди которых есть такие, которые относятся к атрибутам популяции: «зверьки обитают во всех типах строений, вплоть до современных многоэтажных зданий» (топический признак), а также те, которые присущи виду: «ареал, сформировавшийся благодаря использованию жилищ человека, по площади в несколько раз превосходит естественный, исходный ареал вида». В этом прослеживается некоторый дуализм учения о формах синантропии, что отчасти, на наш взгляд, впоследствии проявилось в трактовке основных форм синантропии «настоящие синантропы» и «полусинантропы» (остальные формы) как характеристики вида (Суров и др., 2011; Тихонова и др., 2012 и др.).

Следует иметь в виду, что разные популяции одного и того же вида могут проявлять разнообразные формы синантропии. Например, восточноевропейские полевки (*Microtus rossiaemeridionalis*) могут существовать вне населенных пунктов (экзоантропные популяции), в черте города на газонах и в парках (внепостроечные популяции), на овощебазах (популяции экологически ограниченных синантропов). В каждом из перечисленных биотопов могут формироваться независимые популяции этих полевок, поскольку в городских условиях они обычно значительно разобщены, а участки обитания полевок группы «arvalis» небольшие (Карулин и др., 1974). Этот факт подтверждает, что форму синантропии нельзя считать видовым признаком.

С другой стороны, дикоживущие виды различаются по склонности к синантропии. Мы охарактеризовали её наивысшей формой синантропии, которую могут достигать популяции того или иного вида, и проанализировали возможность такой трактовки для грызунов фауны СССР (таблица 1).

Пояним на следующих двух примерах. Популяции восточноевропейской полевки не могут существовать в многоэтажных каменных домах, если в них нет постоянного источника сочных растительных кормов, т. е. для этого вида высшая форма синантропии – экологически ограниченная. Поселения евразийского (речного) бобра (*Castor fiber*) известны в черте города, но не в строениях человека (максимально: внепостроечный синантроп). Предложенный подход позволил нам оценить разнообразие грызунов различных семейств по степени их синантропности. Всего в населенных пунктах СССР отмечено обитание 72 видов грызунов, что составляет 40,4% списка родентофауны этой территории. Большинство из этих видов может достигать лишь среднего уровня синантропии (ограниченной экологически или внепостроечной), в основном, за счет представителей семейства хомяковых. Оценка разнообразия синантропных грызунов с таксономической точки зрения показала, что первое место по степени синантропизма и второе по доле видов, встречающихся в населенных

пунктах, занимает сем. Мышиные. Представителей 4 из 12 семейств в населенных пунктах не отмечали (таблица 1).

За счет сложности урбоценозов и практически обязательного наличия в черте населенных пунктов биотопов, близких к природным, фауна грызунов урбоценозов довольно разнообразна. Урбоценозы резко отличаются от природных экосистем по доминирующим в них видам. Здесь среди грызунов явно преобладают настоящие синантропы, которые в застроенных частях могут оставаться единственной группой, способной выдержать столь мощную антропогенную нагрузку.

Таблица 1

Степень проявления синантропии в различных семействах грызунов фауны СССР (по Хляп и др., 2000 с изменениями)

| Семейство | Количество видов | | | | | | | |
|----------------------|------------------|-------------------|----------------------------|---------------------------|----------------|--------|------------------------------|------------------------|
| | в семействе | формы синантропии | | | | | Всего склонных к синантропии | |
| | | настоящая | ограниченная географически | ограниченная экологически | внепостроечная | ложная | абс. | % от видов в семействе |
| Мышиные | 18 | 3 | 2 | 7 | -- | -- | 12 | 66,7 |
| Хомяковые | 78 | | 2 | 18 | 11 | 8 | 39 | 50 |
| Беличьи | 23 | | | 2 | 5 | -- | 7 | 30,4 |
| Песчанковые | 10 | | | 1 | 7 | -- | 8 | 80 |
| Тушканчики пятипалые | 10 | | | 1 | -- | -- | 1 | 10 |
| Сониевые | 6 | | | | 2 | 1 | 3 | 50 |
| Мышовковые | 12 | | | | 1 | -- | 1 | 8,3 |
| Бобровые | 2 | | | | 1 | | 1 | 50 |
| Дикобразовые | 1 | | | | | | 0 | 0 |
| Нутриевые | 1 | | | | | | 0 | 0 |
| Тушканчики настоящие | 9 | | | | | | 0 | 0 |
| Слепышовые | 8 | | | | | | 0 | 0 |
| Отряд грызуны | абс. | 178 | 3 | 2 | 29 | 27 | 9 | 72 |
| | % | 100 | 1,7 | 1,1 | 16,3 | 14,6 | 5,1 | 40,4 |

Биологические инвазии. Применительно к биологическим инвазиям обычно, в т. ч. в рамках международных программ по сохранению биоразнообразия (Decision..., 2022; Kunming-Montreal..., 2022), чужеродными (инвазионными) называют **виды**. Однако по факту ни один вид (на этом уровне организации) нельзя считать чужеродным (инвазионным), т. к. у любого вида существует территория (акватория), где он нативен. Не случайно в монографии, посвященной 100 самым опасным инвазионным видам России (Самые ..., 2018), говорится о нативной и инвазионной частях ареала. Виды чужеродны (инвазионны) не везде, а лишь в тех регионах (экосистемах), где оказались благодаря человеку (преднамеренная или случайная интродукция, самостоятельное расселение по антропогенным биотопам) или в результате климатических изменений, которые также чаще происходят не без участия

человека (Петросян и др., 1923; Petrosyan et al., 2023a, b). Следовательно, статус инвазионности не может быть рассмотрен без отрыва от региона, в котором отмечена инвазия. Вполне естественно, если ранее в этом регионе пришлого вида не было, то, когда появился он стал для этого региона новым видом, независимо от структурного ранга поселения, которое образовали вселившиеся особи: будь то пионерные особи или натурализовавшаяся независимая популяция. Возможно поэтому, применение чужеродный (инвазионный) в сочетании с рангом «вид», как правило, не вызывает терминологических недоразумений.

Однако бывают и сложные случаи. Для такой обширной территории, как Россия, они нередко возникают, когда нативная часть ареала лежит в её пределах, а вид появился в другом регионе России, удаленном от нативного региона на тысячи километров. Корректно ли считать, например, серую крысу (*Rattus norvegicus*) инвазионным **видом** России? Ведь она издревле жила на Дальнем Востоке, а в Европейской России появилась лишь в XVII веке. В наши дни во многих регионах страны этот вид инвазионный, а как для России в целом? Одновременно нельзя принять решение, что подобные виды не следует в России относить к инвазионным, т.к. ущерб от популяций, образовавших население инвазионной части ареала, может быть достаточно велик. Наглядный пример – борщевик Сосновского (*Heraclium sosnowskyi*), нативная часть ареала которого тоже лежит в России.

В случае биологических инвазий сочетание «чужеродный (инвазионный) вид» стало своеобразным международным термином, при этом проявляется это явление, конечно, на популяционном уровне. Возможно, некоторым обоснованием для описания этого явления на видовом уровне может служить факт, что инвазионные популяции формируются благодаря особым биологическим свойствам вида (способности быстро расселяться, быстро наращивать численность, успешность в межвидовой конкуренции, экологическая пластичность и пр.) или привлекательности вида для человека (расселение как пушной ресурс, как объект охоты и др.).

Сохранение биоразнообразия. Одновременно с описанной выше тенденцией к расширению ареала некоторыми видами, существует иная, нередко связанная с теми же факторами, но ведущая к сокращению ареала видов другой группы. При этом сокращение ареала обычно сопровождается фрагментацией ареала, что неизбежно ведет к популяционной дифференциации. Не случайно современная концепция метапопуляций сформировалась при изучении видов, имеющих фрагментированный ареал и нуждающихся в сохранении (Hanski, Simberloff, 1997; Hanski, 1998).

Один из инструментов сохранения биоразнообразия – создание Красных книг. Понимание, что состояние многих, особенно широко распространённых видов может различаться в пределах ареала, стало причиной занесения в Красную книгу не только видов, но и подвидов, и даже отдельных популяций.

Мы проанализировали млекопитающих, занесенных в Красную книгу Российской Федерации (2021) (таблица 2).

В последнее издание Красной книги РФ включено 69 видов млекопитающих из них 14 представлены двумя-тремя (один вид – 4) подвидами или популяциями из-за чего общее количество объектов охраны, представленное млекопитающими, составило 87 (таблица 2).

В ранге вида в КК РФ – 45 объектов охраны, в ранге подвида – 23 объекта, в ранге популяций – 19. В небольшом количестве случаев, один объект составляют несколько популяций. К ним относится, например, европейский подвид северного оленя (*Rangifer tarandus tarandus*), в который, как в единый объект охраны включены мурманская западная, мурманская восточная, карельская, коми-архангельская и вятско-камская популяции. Сюда же мы относили случаи, когда подвид или популяция охраняется не повсеместно. Таких случаев три: западносибирский подвид речного бобра (*Castor fiber pohlei*) – охраняется за исключением алтайской популяции; сибирский лесной подвид северного оленя (*R. t. valentinae*) – алтае-саянская и ангарская популяции за исключением Республики Тыва; сибирский горный козел (*Capra sibirica*) – восточно-саянская популяция за исключением Республики Тыва.

Таблица 2

Распределение млекопитающих (видов, подвидов, популяций), занесенных в Красную книгу Российской Федерации (КК) (2021), по отрядам

| Отряд | К-во видов в России | К-во видов в КК РФ | % видов в КК от видов в отряде | Объектов* в КК | % объектов в КК |
|-----------------|---------------------|--------------------|--------------------------------|----------------|-----------------|
| Насекомоядные | 40 | 1 | 2,5 | 1 | 1,1 |
| Рукокрылые | 51 | 9 | 18 | 10 | 11,5 |
| Зайцеобразные | 13 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Грызуны | 117 | 7 | 6 | 10 | 11,5 |
| Хищные | 53 | 21 | 40 | 26 | 29,9 |
| Непарнокопытные | 3 | 2 | 67 | 2 | 2,3 |
| Парнокопытные | 26 | 11 | 42 | 15 | 17,2 |
| Китообразные | 32 | | 56 | 23 | 26,4 |
| Всего | 335 | 69 | 21 | 87 | 100 |

* суммарно объектов разного уровня организации (видов, подвидов, популяций), принятых в КК за объект охраны.

Занесение в Красную книгу объектов охраны разного уровня организации живого – важный и нужный шаг. Тем не менее, наверняка, в публикациях, не посвященных детальным вопросам сохранения биоразнообразия и структуры Красной книги РФ, зачастую будут использовать словосочетания: «краснокнижные виды» или «виды, занесенные в Красную книгу», и это будет понятно широкому кругу читателей.

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (РНФ) № 21-14- 00123.

ПРИМЕЧАНИЯ

Беклемишев В. Н. Пространственная и функциональная структура популяций // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1960. Том 65. № 2. С. 41–49.

Дубровский Ю. А., Кучерук В. В. Пространственная структура среднеазиатско-казахстанской части ареала большой песчанки (*Rhombomys opimus*) // Зоол. журн. 1971. Том 50. № 2. С. 173–183.

Карулин Б. Е., Никитина Н. А., Хляп Л. А., Литвин В. Ю., Охотский Ю. В., Сушкин Н. Д., Альбов С. А. Некоторые итоги и дальнейшие перспективы использования радиоактивных изотопов для изучения мелких млекопитающих – носителей инфекций // В сб. Териология т. 2 / ред. Н.Н. Воронцов. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение, 1974. С. 218–226.

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

Кучерук В. В. Грызуны – обитатели построек человека и населенных пунктов различных регионов СССР // Общая и региональная териогеография: Сб. науч. тр. / ред. А.Г. Воронов. М.: Наука, 1988. С. 165–238.

Кучерук В. В., Карасева Е. В. Синантропия грызунов // Синантропия грызунов и ограничение их численности. М.: РАН, 1992. С. 4–36.

Кучерук В. В. Синантропия – некоторые понятия // Животные в городе. Мат-лы науч.-практ. конф. М.: ТСХ, 2000. С. 112 – 115.

Наумов Н. П. Экология животных М.: Высшая школа, 1963. 619 с.

Наумов Н. П. Пространственные структуры вида млекопитающих // Зоол. журн. 1971. Том 50, № 7. С. 965-980.

Петросян В. Г., Осипов Ф. А., Варшавский А. А., Дергунова Н. Н., Хляп Л. А. Влияние глобального изменения климата в XXI веке на динамику ареалов самых опасных инвазионных видов России // В сб. Тезисы докладов международной конференции «Изменения климата: причины, риски, последствия, проблемы адаптации и регулирования. Климат–2023». 2023. М.: Физматкнига, 2023. С. 162.

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

Суров А. В., Тихонова Г. Н., Тихонов И. А., Богомоллов П. Л. Адаптации мелких млекопитающих к городской среде // Животные в городе: экология и эволюция. Чтения памяти В. Н. Сукачева. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 3–48.

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

Тихонова Г. Н., Тихонов И. А., Суров А. В., Богомоллов П. Л., Котенкова Е. В. Экологические аспекты формирования фауны мелких млекопитающих урбанистических территорий Средней полосы России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 372 с.

Хляп Л. А., Кучерук В. В., Тушикова Н. В., Варшавский А. А. Оценка разнообразия грызунов населенных пунктов // Животные в городе. Мат-лы науч.-практ. конф. М.: ТСХ, 2000. С. 26–29.

Шварц С. С. Популяционная структура вида // Зоол. журнал. 1967. Том 46. № 10. С. 1456–1469.

Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Свердловск: АН СССР. 1969. 198 с.

Decision adopted by the conference of the parties to the convention on biological diversity. 15/27. Invasive alien species. CBD/COP/DEC/15/27. 19 December 2022. Montreal, Canada. 22 pp. URL: <https://www.cbd.int/decisions/cop/?m=cop-15> (дата обращения 19.03.2023).

Hanski I. Metapopulation dynamics // *Nature*. 1998. Vol. 396. P. 41–49.

Hanski I., Simberloff D. The metapopulation approach, its history, conceptual domain and application to conservation // In *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics, and Evolution* / I. Hanski, M. E. Gilpin (Eds.). Academic Press, 1997. P. 5–26.

Kucheruk V. V. Synanthropic Rodents and their Significance in the Transmission of Infections // In: *Theoretical Questions of Natural Foci of Diseases, Proceedings of a Symposium held in Prague* / Eds. B. Rosicky and K. Heyberger, Prague, 1965. P. 353–366.

Kunming-Montreal Global biodiversity framework CBD/ COP/15/L25. 18 December 2022. Montreal, Canada. 13 pp. URL: <https://www.cbd.int/article/cop15-final-textkunming-montreal-gbf-221222> (дата обращения 19.03.2023).

Petrosyan V., Osipov F., Feniova I., Dergunova N., Warshavsky A., Khlyap L., Dzialowski A. The TOP-100 most dangerous invasive alien species in Northern Eurasia: invasion trends and species distribution modeling // *NeoBiota*. 2023a. Vol. 82. P. 23–56. <https://doi.org/10.3897/neobiota.82.96282>

Petrosyan V., Dinets V., Osipov F., Dergunova N., Khlyap L. Range Dynamics of Striped Field Mouse (*Apodemus agrarius*) in Northern Eurasia under Global Climate Change Based on Ensemble Species Distribution Models // *Biology*. 2023b. Vol. 12. P. 10–34. <https://doi.org/10.3390/biology12071034>

УДК 599.323.43:57.017.642

Чаринцева К. Я., Кшнясев И. А., Давыдова Ю. А.
Институт экологии растений и животных УрО РАН
г. Екатеринбург, Россия

ФАКТОРЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПЛОДОВИТОСТИ САМОК РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ

Исследовали влияние режима/фазы динамики на потенциальную (количество желтых тел в яичниках) и реализованную (количество эмбрионов в матке) плодовитость рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*). Определяющие факторы реализованной плодовитости – потенциальная плодовитость и возраст самок, а не режим/фаза популяционного цикла.

Ключевые слова: грызуны, динамика и структура популяций, воспроизводство, потенциальная и фактическая плодовитость.

*Charintseva K. Ya., Kshnyasev I. A., Davydova Yu. A.
Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS
Ekaterinburg, Russia*

FACTORS OF VARIABILITY IN FERTILITY OF FEMALE BANK VOLES

The influence of regime and phase on the potential (number of yellow bodies in ovaries) and the realized (number of embryos in uterus) fertility of bank vole, *Clethrionomys glareolus*. The determining factors of realized fertility are the potential fertility and female's age, but not the regime or phase of the population cycle.

Key words: rodents, population dynamics and structure, reproduction, potential and realized fertility.

Циклический режим колебаний численности – известный феномен, характерный для популяций грызунов северных экосистем (Krebs, 1996; Stenseth, 1999; Krebs et al., 2019). Регулярные циклы грызунов с чередованием пиков и спадов численности могут сменяться «нециклическими» периодами, в которых сезонная компонента выражена сильнее, чем межгодовая (Кшнясев, Давыдова, 2021).

Плодовитость – количественная репродуктивная характеристика, которая описывает способность биологического вида к размножению и ее реализацию (Пианка, 1981; Бигон и др., 1989). Различают потенциальную и реализованную (или фактическую) плодовитость: первую оценивают по числу желтых тел (свидетельству овуляции – выходу зрелой яйцеклетки из фолликула яичника в брюшную полость с образованием желтого тела), вторую – по числу эмбрионов и/или плацентарных пятен (свидетельству имплантации – внедрению эмбриона в эндометрий матки). Параметры распределения (среднее, изменчивость и др.) плодовитости – важные показатели воспроизводства популяции, которые могут зависеть от условий среды (Krebs et al., 2019). Однако связь плодовитости с численностью популяции до сих пор дискуссионна (Евсиков и др., 1999; Ивантер, 2021).

Цель нашей работы – на основе многолетних наблюдений за мелкими млекопитающими оценить влияние режима/фазы динамики на плодовитость рыжей полевки при контроле других факторов (сезон и возраст самок).

Материал и методы

В работе использовали материалы многолетних наблюдений (1995-2023 гг.) за динамикой мелких млекопитающих, населяющих коренные пихтово-еловые леса Висимского государственного природного биосферного заповедника (Средний Урал). Учеты проводили методом ловушко-линий с помощью ловушек-плашек и деревянных трапиковых живоловок весной, летом и осенью.

Многолетняя компонента динамики численности населения мелких млекопитающих до 2006/2007 гг. представляла собой трехлетний цикл с регулярной последовательностью фаз: «депрессия», «рост» и «пик». При этом фазы популяционного цикла различались не только характерными для них уровнями численности, но и специфическими сезонной динамикой и репродуктивно-возрастной структурой. Например, в годы «роста» сезонный максимум численности наблюдали осенью, а в годы «пика» – в середине лета. Кроме того, в годы «пика» у полевок отмечали один из классических зависимых от плотности эффектов – «эффект Калела–Кошкиной» – подавление созревания сеголеток при высокой весенней плотности. С 2006/2007 гг. до 2017/2018 гг. наблюдали условно «нециклический» режим (НЦ) с более выраженной (по сравнению с трехлетним циклом) сезонной компонентой и отсутствием в популяции рыжей полевки в годы «пиков» тотальной блокировки созревания сеголеток. Таким образом, весь ряд наблюдений был разделен на отрезки с циклическим и «нециклическим» режимами динамики (Кшнясев, Давыдова, 2021).

Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780)) преобладала в учетах населения мелких млекопитающих исследуемого участка (размах доли в учетах 0,3–1,0, медиана – 0,7), что позволило данные о динамике всего сообщества мелких млекопитающих считать адекватными и для вида-доминанта. У всех пойманных самок определяли репродуктивный статус и вариант онтогенеза (созревающие и несозревающие в год рождения). У половозрелых самок ($n = 411$) – перезимовавших (старых) и сеголеток (молодых) со средней разницей в возрасте ~ 9 мес. – подсчитывали количество желтых тел (YB) в обоих яичниках и эмбрионов (Emb) в матке (табл. 1).

Таблица 1

Структура выборки и показатели плодовитости (арифметическое среднее \pm стандартная ошибка) самок рыжей полевки

| Режим динамики / Фаза цикла | Возрастная группа | |
|--------------------------------|----------------------|-----------------|
| | Перезимовавшие особи | Сеголетки |
| Депрессия | 10 | 20 |
| Рост | 15 | 82 |
| Пик | 173 | 1 |
| Нециклический режим | 47 | 63 |
| Всего | 245 | 166 |
| Количество YB на самку | $8,0 \pm 0,24$ | $5,70 \pm 0,30$ |
| Количество Emb на самку | $6,4 \pm 0,13$ | $5,2 \pm 0,21$ |

Данные (количество YB и Emb) моделировали с помощью обобщенных линейных моделей GRM/GLM, позволяющих оценить частный эффект при контроле остальных. Статистически оптимальными из набора конкурирующих признавали модели с минимальным значением критерия Маллоуза Ср. В качестве зависимых переменных принимали число желтых тел и эмбрионов. Предикторами служили бинарные признаки (возрастная группа, маркеры сезона, фазы цикла и

режима динамики). Фазы популяционного цикла («депрессия», «рост», «пик») и нециклический режим параметризовали либо как категориальный фактор с 4 уровнями, либо при помощи К-1 бинарных (0 или 1) индикаторных переменных. Анализ данных выполняли в пакете Statistica (StatSoft, Inc., 2001).

Результаты

Все оптимальные модели (1, 2, 3) для описания потенциальной плодовитости рыжей полевки включали только внешние факторы (табл. 2).

Таблица 2

Оценка параметров лучших регрессионных моделей для описания потенциальной (количество YB) и реализованной (количество Emb) плодовитости рыжей полевки

| Предиктор | b | $se(b)$ | $t(df^*)$ | $p \leq$ | $Exp(b)$ | 95% ДИ | | β |
|--|-------------|--------------|--------------|--------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| Модель 1: $\ln(YB) \sim b_0 + b_i X$; $R = 0,496$, $MS = 0,103$, $F(4; 156^*) = 12,72$ | | | | | | | | |
| b_0 | 1,64 | 0,052 | 31,42 | 0,000 | 5,2 | 4,67 | 5,74 | |
| Депрессия | 0,23 | 0,097 | 2,40 | 0,017 | 1,26 | 1,04 | 1,53 | 0,20 |
| Пик | 0,21 | 0,068 | 3,06 | 0,003 | 1,23 | 1,08 | 1,40 | 0,28 |
| Весна | 0,24 | 0,069 | 3,42 | 0,001 | 1,27 | 1,10 | 1,45 | 0,31 |
| Осень | -0,34 | 0,203 | -1,68 | 0,094 | 0,71 | -2,08 | 0,94 | -0,13 |
| Модель 2: $YB \sim b_0 + b_i X$; $R = 0,476$, $MS = 5,51$, $F(3; 157^*) = 15,37$ | | | | | | | | |
| b_0 | 5,33 | 0,38 | 13,96 | 0,00 | | 4,58 | 6,09 | |
| Депрессия | 1,34 | 0,71 | 1,90 | 0,06 | | -0,06 | 2,74 | 0,16 |
| Пик | 1,23 | 0,49 | 2,50 | 0,01 | | 0,26 | 2,21 | 0,23 |
| Весна | 1,88 | 0,50 | 3,74 | 0,00 | | 0,89 | 2,88 | 0,34 |
| Осень | -2,01 | 1,48 | -1,36 | 0,18 | | -4,93 | 0,92 | -0,10 |
| Модель 3: $YB \sim b_0 + b_i X$; $R = 0,438$, $MS = 5,69$, $F(1; 159^*) = 37,77$ | | | | | | | | |
| b_0 | 5,85 | 0,31 | 18,83 | 0,00 | | 5,23 | 6,46 | |
| Весна | 2,40 | 0,39 | 6,15 | 0,00 | | 1,63 | 3,17 | 0,44 |
| Модель 4: $\ln(Emb) \sim b_0 + b_i X$; $R = 0,519$, $MS = 0,042$, $F(2; 105^*) = 19,32$ | | | | | | | | |
| b_0 | 1,68 | 0,04 | 39,0 | 0,00 | 5,3 | 4,9 | 5,8 | |
| std(lnN $_{YB}$) | 0,11 | 0,03 | 3,9 | 0,00 | 1,11 | 1,05 | 1,18 | 0,36 |
| Перезимовавшие | 0,15 | 0,05 | 2,9 | 0,00 | 1,16 | 1,05 | 1,28 | 0,26 |
| Модель 5: $Emb \sim b_0 + b_i X$; $R = 0,54$, $MS = 1,24$, $F(2; 105^*) = 22,06$ | | | | | | | | |
| b_0 | 3,91 | 0,38 | 10,2 | 0,00 | | 3,15 | 4,67 | |
| Количество YB | 0,21 | 0,05 | 4,0 | 0,00 | | 0,10 | 0,31 | 0,35 |
| Перезимовавшие | 0,98 | 0,27 | 3,6 | 0,00 | | 0,44 | 1,51 | 0,32 |

Примечание: b_0 : самки – половозрелые сеголетки, отловленные летом в фазу «роста» или НЦ режиме; * – степени свободы t -статистики соответствуют степеням свободы знаменателя F -статистики; полужирным шрифтом выделены значимые эффекты ($p < 0,05$).

На развитие желтых тел в яичниках самок влиял сезон (весной, с увеличением светового периода, овуляция интенсивнее, чем летом и осенью) и плотность популяции. В фазе «пика» количество YB увеличивается в силу «стимуляции»

животных высокой плотностью, при популяционном крахе в фазу «депрессии» – в силу того, что все ресурсы направлены на воспроизведение прежней плотности популяции. Заметим, однако, что, хотя потенциальная плодовитость не различалась у перезимовавших самок и сеголеток, возраст все-таки «вшит» в сезон, поскольку весенние сборы состояли преимущественно из старых самок, а осенние – из сеголеток.

Реализованная плодовитость неразрывно (и очевидно) связана с потенциальной: включенное в качестве предиктора «количество YB » присутствует во всех оптимальных моделях (см. табл. 2, модели 4 и 5), а кроме того учитывает и индивидуальную изменчивость плодовитости самок. Существенное влияние на нее оказывает возраст самок: перезимовавшие самки более плодовиты, чем сеголетки. Режим/фаза популяционного цикла не влияет на реализованную плодовитость (оптимальные модели не включают этот предиктор).

Таким образом, потенциальная плодовитость (интенсивность формирования желтых тел) зависит в первую очередь от внешних причин, а фактическая (количество вынашиваемых эмбрионов) детерминируется главным образом физиологическими (возрастными) различиями перезимовавших самок и сеголеток.

Работа выполнена в рамках Государственных заданий Института экологии растений и животных УрО РАН (проекты № 122021000076-9 и № 122021000085-1).

ПРИМЕЧАНИЯ

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: в 2-х т. Т. 2: Пер. с англ. М.: Мир, 1989. 477 с.

Евсиков В. И., Назарова Г. Г., Рогов В. Г. Популяционная экология водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) в Западной Сибири. Сообщение I. Репродуктивная способность самок, полиморфных по окраске шерстного покрова, на разных фазах динамики численности популяции // Сибирский экологический журнал. 1999. № 1. С. 59–68.

Ивантер Э. В. К экологии размножения рыжей полевки *Myodes (Clethrionomys) glareolus* Schreb. на северной периферии ареала. Сообщение 2. Половое созревание, плодовитость взрослых и молодых полевок // Известия РАН. Сер. биологич. 2021. № 2. С. 211–224.

Кшнясев И. А., Давыдова Ю. А. Популяционные циклы и синдром Читти // Экология. 2021. № 1. С. 51–57.

Пианка Э. Эволюционная экология. Пер. с англ.; Под ред. и с предисл. М.С. Гилярова. М.: Мир, 1981. 400 с.

Krebs C. J. Population cycles revisited // J. Mammal. 1996. Vol. 77. P. 8–24.

Krebs C. J., Boonstra R., Gilbert B. S., Kenney A. J., Boutin S. Impact of climate change on the small mammal community of the Yukon boreal forest // Integrative Zoology. 2019. Vol. 14. № 6. P. 528–541.

Stenseth N. C. Population cycles in voles and lemmings: density dependence and phase dependence in a stochastic world // Oikos. 1999. Vol. 87. P. 427–461.

*Шарапов Е. С., Демаков Ю. П., Шейкина О. В., Королев А. С.
Поволжский государственный технологический университет
г. Йошкар-Ола, Россия*

ПЛОТНОСТЬ ДРЕВЕСИНЫ В ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*PINUS SYLVESTRIS* L.) НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ МАРИЙ ЭЛ

Показано, что базисная плотность заболонной древесины варьирует у деревьев в зависимости от их возраста и генотипа в пределах от 291 до 660 кг/м³. Ранг особи в ценопопуляциях, условия произрастания, густота и происхождение насаждений не оказывают существенного влияния на величину базисной плотности.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, ценопопуляции, древесина, хвоя, физические параметры, зольный состав, вариабельность, причины.

*Sharapov E. S., Demakov Yu. P., Sheikina O. V., Korolev A. S.
Volga State University of Technology
Yoshkar-Ola, Russia*

WOOD DENSITY IN COENOPOPULATIONS OF SCOTS PINE (*PINUS SYLVESTRIS* L.) ON THE TERRITORY OF THE MARI EL REPUBLIC

It was found that the basic density of pine sapwood varied among trees depending on their age and genotype in the range from 291 to 660 kg/m³. The rank of individual tree in coenopopulations, growing conditions, origin and stand density of tree plantations had no significant influence on the wood basic density.

Key words: Scots pine, coenopopulation, wood, pine straw, wood physical properties, ash composition, variability.

Актуальность исследования обусловлена необходимостью совершенствования приемов и методов отбора деревьев по целевым хозяйственно-ценным параметрам, одним из которых является базисная плотность древесины, с целью рационального использования и повышения эколого-ресурсного потенциала лесов России. Для успешного решения этой задачи необходимо, прежде всего, детально изучить характер влияния на величину значений этого параметра внешних и внутренних факторов, а также режимов выращивания насаждений, используя новейший арсенал аппаратуры и методов неразрушающей оценки его у живых деревьев.

Несмотря на давний интерес исследователей к вопросу о причинах изменчивости базисной плотности древесины сосны обыкновенной, основной целевой функцией которой является обеспечение устойчивости ствола дерева к

механическим нагрузкам, и обширный объем накопленного материала, однозначного ответа на него до сих пор не получено, что связано с разнообразием лесных биогеоценозов и методических подходов к решению задачи. Так, по данным одних авторов величина этого параметра изменяется в зависимости от условий произрастания деревьев, по мере улучшения которых она либо увеличивается (Жилкин, 1936; Бюсген, 1961; Краснов, Гурский, 2007), либо снижается (Петруша, 1959), либо практически не изменяется (Полубояринов, 1976; Коновалов, 2007; Щекалев, 2021). Не обнаружено также различий между естественными и искусственно созданными древостоям (Оводов, 2010). Далеко неоднозначны также результаты влияния на плотность древесины исходной густоты лесных культур (Рябокоть, Литаш, 1981; Мелехов и др., 2003; Ревин и др., 2009; Ломов, Сухоруков, 2009; Данилов, Степаненко, 2014; Kimberley et al., 2016; Ломов, 2018; Демаков и др., 2019; Šilinskas et al., 2020; Демаков, 2022; Sharapov et al., 2024) и рангового положения деревьев в ценопопуляциях (Жилкин, 1936; Полубояринов, 1976; Данилов, Смирнов, 2014; Тюкавина и др., 2017; Зайцев, 2018; Fabisiak, Fabisiak, 2021).

Данный признак закреплен, по мнению ряда авторов (Konofalska et al., 2021; Szaban et al., 2023), в генотипе деревьев, проявляясь у них по-разному в зависимости от сложившихся условий их роста, что подтверждено результатами исследований в географических культурах, заложенных в различных регионах России. Так, в Брянской области плотность древесины сосны обыкновенной оказалась наиболее высокой у липецкого и пензенского климатипов, а самые же низкие значения отмечены у литовского, эстонского, гродненского и витебского (Лацевич, 2001), в Сибири и Калужской области семенные потомства популяций из южных регионов превзошли местные климатипы (Мельник и др., 2007; Кузьмин, Ваганов, 2007; Кузьмин, Роговцев, 2017; Кузьмин, 2018), которые в Казахстане значительно уступали деревьям из Карагандинской, Оренбургской и Курганской областей (Марущак, 2007; Марущак, Максимов, 2014).

Объекты и методы

Исследования проведены в чистых по составу одновозрастных древостоях сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) естественного и искусственного происхождения, произрастающих в левобережной (Заволжской) части Республики Марий Эл. В 2023 году нами на этой территории было заложено 13 пробных площадей, на каждой из которых у деревьев на высоте 1,3 м от земли измеряли диаметр ствола в коре и брали с северной его стороны с помощью бурава Пресслера цилиндрические керны длиной 50 мм для оценки в лабораторных условиях величины базисной плотности заболонной древесины по ГОСТ 16483.7-71. Эмпирический материал, отражающий значения оцениваемых параметров у 1072 деревьев, обработан на ПК с использованием пакетов прикладных программ Excel и Statistica, позволивших провести расчет элементарных статистических показателей, а также дисперсионный, корреляционный и регрессионный анализ стандартными методами математической статистики (Дрейпер, Смит, 1973; Лакин, 1990; Зайцев, 1991; Гринин и др., 2003).

Результаты и обсуждение

Исследования показали, что величина базисной плотности заболонной древесины варьирует в сосняках Республики Марий Эл от 291 до 660 кг/м³ (табл. 1), перекрывая установленные отечественными исследователями пределы для всего ареала этой древесной породы (Полубояринов, Федоров, 1985; Лесотаксационный справочник, 1980; Справочник по древесине, 1989; Усольцев, Цепордей, 2020).

Таблица 1

Вариабельность плотности древесины в одновозрастных ценопопуляциях сосны обыкновенной на территории Республики Марий Эл

| Номер объекта | Значения статистических показателей оцениваемого параметра* | | | | | |
|---------------|---|-----------|-----------|------|----------|--------------|
| | $M \pm m$ | X_{min} | X_{max} | Sx | $CV, \%$ | $r_{\rho-d}$ |
| 1 | 432,8±3,1 | 356,0 | 491,5 | 30,5 | 7,0 | 0,110 |
| 2 | 467,2±7,2 | 369,7 | 521,8 | 39,5 | 8,5 | 0,485 |
| 3 | 469,7±4,5 | 372,1 | 660,2 | 45,3 | 9,7 | 0,379 |
| 4 | 494,8±3,7 | 431,6 | 613,0 | 35,1 | 7,1 | -0,086 |
| 5 | 483,0±3,0 | 397,3 | 596,7 | 34,2 | 7,1 | -0,339 |
| 6 | 485,5±2,8 | 397,3 | 561,8 | 32,2 | 6,3 | 0,228 |
| 7 | 496,1±3,8 | 402,6 | 628,2 | 38,8 | 7,8 | 0,115 |
| 8 | 500,1±10,3 | 424,5 | 588,1 | 45,9 | 9,2 | -0,835 |
| 9 | 451,5±9,5 | 371,6 | 594,3 | 46,7 | 10,4 | -0,512 |
| 10 | 493,9±9,7 | 429,5 | 647,7 | 47,8 | 9,7 | -0,106 |
| 11 | 489,3±5,7 | 435,6 | 570,2 | 31,6 | 6,5 | 0,318 |
| 12 | 428,6±3,7 | 368,9 | 491,2 | 28,7 | 6,7 | 0,427 |
| 13 | 357,6±1,7 | 290,6 | 446,4 | 27,8 | 7,8 | -0,172 |

*Примечание: $M \pm m$ – среднее значение параметра и его ошибки; X_{min} , X_{max} – минимальное и максимальное значения параметра; Sx – среднеквадратическое (стандартное) отклонение значений параметра; CV – коэффициент вариации значений параметра (%); $r_{\rho-d}$ – коэффициент корреляции Пирсона между рядами значений базисной плотности древесины и диаметром деревьев.

Вместе с тем зарубежными учеными установлены более широкие пределы варьирования базисной плотности древесины сосны обыкновенной: 340-783 кг/м³ со средним значением 514 кг/м³ (Konofalska и др., 2021) и 274-697 кг/м³ со средним значением 423 кг/м³ (Auty et al., 2014). Наиболее велико среднее значение параметра в сосняке черничниковом на объекте № 8, а минимально же оно на плантации клонов плюсовых деревьев в ТЛУ С₂₋₃ (объект № 13). Дерево с максимальной плотностью древесины было встречено нами в сосняке сфагновом (объект № 3), а с минимальной же на плантации клонов (объект № 13).

Дисперсионный анализ показал, что не все ценопопуляции достоверно различаются между собой по средней величине оцениваемого параметра из-за значительного внутреннего варьирования его значений. Ценопопуляция № 13 с самым низким значением плотности древесины достоверно отличается от всех остальных, а ценопопуляции № 4, 7 и 8, деревья которых имеют в среднем самые высокие значения параметра, достоверно отличается только от пяти (№ 1, 3, 9, 12 и 13). Высокое внутреннее варьирование величины параметра указывает на

возможность отбора в ценопопуляциях наиболее ценных в хозяйственном отношении деревьев.

Одним из факторов дисперсии плотности древесины является диаметр деревьев, величина которого изменялась на объектах исследования от 7 до 57 см, однако его вклад, как показали расчеты, в основном невелик, варьируя в совокупности ценопопуляций в очень больших пределах, что указывает на специфичность структуры каждой из них.

Наиболее тесная связь между значениями диаметра деревьев и плотности их заболонной древесины, которая являлась при этом отрицательной, отмечается в древостое на объекте № 8 ($r = -0,835$), в остальных же случаях величина коэффициента корреляции варьирует от $-0,512$ до $0,482$. Деревья разного рангового положения в ценопопуляциях не очень значительно различаются между собой по плотности древесины, хотя в среднем ее значение наиболее велико у особей III и IV классов Крафта (табл. 2).

Таблица 2

Среднее и максимальное значения базисной плотности древесины у деревьев разных классов Крафта в одновозрастных сосняках лишайниково-мшистых

| Объект | Базисная плотность древесины у деревьев разных классов развития, кг/м ³ | | | | | | | |
|--------|--|------------|-------------|------------|-------------|------------|-------------|------------|
| | I | | II | | III | | IV | |
| | $M \pm m$ | <i>max</i> | $M \pm m$ | <i>max</i> | $M \pm m$ | <i>max</i> | $M \pm m$ | <i>max</i> |
| № 4 | 475,2 ± 9,3 | 545 | 491,1 ± 6,1 | 601 | 508,6 ± 5,9 | 613 | 491,0 ± 9,2 | 595 |
| № 5 | 452,4 ± 8,4 | 526 | 484,1 ± 3,8 | 562 | 496,4 ± 7,0 | 662 | 497,6 ± 11 | 536 |
| № 7 | 492,2 ± 13 | 555 | 502,6 ± 9,1 | 628 | 495,9 ± 5,0 | 573 | 492,3 ± 8,7 | 566 |

Отсутствие тесной сопряженности между оцениваемыми параметрами свидетельствует о том, что естественный отбор деревьев по плотности древесины в ценопопуляциях не происходит и целевая селекция особей не приведет в итоге к снижению производимого насаждениями объема стволовой древесины.

Плотность древесины, как оказалось, не зависит и от густоты древостоя (табл. 3), увеличение которой приводит с возрастом к снижению среднего диаметра деревьев (Демаков, 2022).

Таблица 3

Вариабельность плотности древесины и характера ее связи с диаметром деревьев в 45-летних культурах сосны разной исходной густоты (объект № 1)

| Исходная густота, экз./га | Значения статистических показателей плотности заболонной древесины | | | | | |
|---------------------------|--|------------|------------|----------|---------------|--------------|
| | $M \pm m$ | <i>min</i> | <i>max</i> | <i>S</i> | <i>NCV, %</i> | $r_{\rho-D}$ |
| 500 | 436 ± 5,7 | 396 | 476 | 79,9 | 63,2 | 0,102 |
| 1 тыс. | 437 ± 10 | 378 | 579 | 200,3 | 76,6 | 0,118 |
| 3 тыс. | 428 ± 8,4 | 358 | 483 | 124,7 | 53,4 | 0,626 |
| 5 тыс. | 429 ± 6,8 | 356 | 484 | 128,2 | 41,8 | 0,132 |
| 10 тыс. | 441 ± 6,1 | 390 | 492 | 101,7 | 53,5 | -0,028 |

Причина этого связана, на наш взгляд, с тем, что этот параметр лимитируют на объекте исследования бедность и сухость почвы. Основной вклад в дисперсию оцениваемых параметров здесь, как и на других объектах, вносят также индивидуальные особенности деревьев, закрепленные, вероятно, в их геноме.

Важнейшим фактором, влияющим на изменение средней величины базисной плотности древесины (ρ , кг/м³) у всей совокупности особей в ценопопуляции является, как показали исследования, возраст деревьев (A , лет), определяющий 90% дисперсии оцениваемого параметра. Доля вклада условий произрастания деревьев и особенностей структуры ценопопуляций не превышает, таким образом, 10%. Математически эта закономерность, в которую полностью вписываются все объекты нашего исследования, в том числе культуры разной густоты и клоны плюсовых деревьев, описывает с высокой точностью ($R^2 = 0,90$; $p < 0,001$) уравнение

$$\rho = 271,2 + A^{1,474} \times \exp(-0,13 \times A).$$

Траектория изменения у деревьев оцениваемого параметра имеет в выбранной системе координат, как следует из этого уравнения, куполообразную форму с максимумом в их возрасте 100-110 лет. Недоучет или игнорирование исследователями этого фактора изменчивости базисной плотности древесины является, на наш взгляд, одной из причин противоречий, которые имеют место в работах разных авторов.

Вариабельность значений базисной плотности древесины у деревьев в ценопопуляциях с возрастом, как следует из представленных данных, не снижается, а наоборот имеет даже тенденцию к увеличению, что указывает на отсутствие естественного отбора особей по этому параметру. Не нарушается уровень разнообразия генофонда и при создании лесных культур, поскольку вариабельность значений базисной плотности древесины в древостоях естественного и искусственного происхождения одинакова.

Одним из важнейших практических результатов наших исследований явилась разработка шкалы для оценки деревьев по плотности их заболонной древесины в ценопопуляциях разного возраста, в том числе и очень молодого (табл. 4). Разработана она на основе регрессионных уравнений, описывающих траектории изменения значений оцениваемого параметра, отклоняющихся от среднего уровня на разную величину среднеквадратического отклонения (S_ρ): одинарного, двойного и тройного. Деревья, имеющие плотность древесины от $M + S_\rho$ до $M + 2S_\rho$, можно считать плюсовыми, от $M + 2S_\rho$ до $M + 3S_\rho$ – элитными, а более чем $M + 3S_\rho$ – суперэлитными.

Прямые измерения величины базисной плотности древесины в полевых условиях невозможны, поскольку образцы необходимо выдерживать некоторое время в сушильном шкафу, доводя их до абсолютно сухого состояния. В связи с этим актуален поиск эффективных методов и измерительных портативных средств косвенной экспресс-оценки этого параметра или же связанных с ним

надежных морфологических признаков деревьев, а также выявления ДНК-маркеров, что является главными задачами наших будущих исследований.

Таблица 4

Критерии для выделения деревьев разных категорий качества в ценопопуляциях сосны обыкновенной по базисной плотности их заболонной древесины

| Категория деревьев | Диапазон значений параметра в древостоях разного возраста, кг/м ³ | | | | | |
|--------------------|--|---------|---------|---------|---------|---------|
| | 30 лет | 40 лет | 50 лет | 60 лет | 80 лет | 100 лет |
| Плюсовые | 420-450 | 450-480 | 470-500 | 490-520 | 520-555 | 540-575 |
| Элитные | 451-490 | 481-515 | 501-535 | 521-555 | 556-590 | 576-615 |

Заключение

На основе анализа литературных источников и собранного эмпирического материала можно сделать следующие основные выводы:

1) базисная плотность заболонной древесины варьирует у деревьев сосны обыкновенной на территории Марийского Заволжья от 291 до 660 кг/м³, перекрывая пределы, установленные исследователями для всего ареала этой древесной породы;

2) величина плотности заболонной древесины практически не связана шириной годичных колец деревьев, долей позднелетнего слоя в ней, их рангового положения в ценопопуляциях, условий произрастания, густоты и происхождения древостоев, а зависит в основном от их возраста и индивидуальных особенностей особей, на основе которых можно проводить их целевую селекцию;

3) базисная плотность заболонной древесины закономерно изменяется с возрастом дерева, достигая максимума в 100-110 лет, что связано с изменением толщины стенок трахеид и их зольного состава, обеспечивающих повышение устойчивости ствола к механическим нагрузкам, которые возрастают по мере увеличения его длины;

4) естественный отбор деревьев по плотности древесины в ценопопуляциях не происходит, о чем свидетельствует тенденция к увеличению среднеквадратического отклонения величины этого параметра по мере старения древостоев;

5) насаждения естественного и искусственного происхождения не различаются между собой по широте изменений у деревьев величины базисной плотности заболонной древесины;

6) целевая селекция деревьев по величине базисной плотности древесины не должна привести к снижению производительности насаждений.

ПРИМЕЧАНИЯ

Боровиков А. М., Уголев Б. Н. Справочник по древесине. М.: Лесная промышленность, 1989. 296 с.

Бюсген М. Строение и жизнь наших лесных деревьев. М.: Гослесбумиздат, 1961. 424 с.

Гринин А. С., Орехов Н. А., Новиков В. Н. Математическое моделирование в экологии. М.: ЮНИТИ-ДАНА, 2003. 269 с.

Данилов Д. А., Степаненко С. М. Строение и плотность древесины ели и сосны в плантационных культурах Ленинградской области // Известия СПб лесотехнической академии. 2014. Вып. 204. С. 35–45.

Данилов Д. А., Смирнов А. П. Влияние структуры древостоя на плотность древесины сосны и ели в черничном типе леса // Лесотехнический журнал. 2014. № 4. С. 13–20.

Демаков Ю. П. Результаты многолетних опытов по созданию и выращиванию культур сосны обыкновенной в Республике Марий Эл. Йошкар-Ола: ПГТУ, 2022. 242 с.

Дрейпер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. М.: Статистика, 1973. 392 с.

Жилкин Б. Д. К вопросу о влиянии условий местопроизрастания на анатомическое строение, физические и механические свойства древесины сосны // Тр. Брянского лесн. ин-та. 1936. Т. 1. С. 29–56.

Зайцев Г. Н. Математический анализ биологических данных. М.: Высшая школа, 1991. 182 с.

Зайцев Д. А. Влияние структуры хвойных дендроценозов на строение и плотность древесины сосны и ели: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук 06.03.02. Санкт-Петербург: СПбГЛТУ, 2018. 20 с.

Коновалов Д. Ю. Качество древесины культур сосны в северной и южной подзонах тайги: автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук 06.03.01., 06.03.02. Архангельск, 2007. 16 с.

Краснов А. В., Гурский А. А. Изменение плотности древесины сосны в насаждениях государственной защитной лесной полосы Оренбургского лесхоза // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2007. № 3 (15). С. 42–44.

Кузьмин С. Р. Особенности древесины у сосны обыкновенной разного происхождения в географических культурах Западной и Средней Сибири // Строение, свойства и качество древесины – 2018: Материалы VI Международного симпозиума имени Б. Н. Уголева, посвященного 50-летию Регионального Координационного совета по современным проблемам древесиноведения. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2018. С. 126–130.

Кузьмин С. Р., Ваганов Е. А. Анатомические характеристики годичных колец у сосны обыкновенной в географических культурах Приангарья // Лесоведение. 2007. № 4. С. 3–12.

Кузьмин С. Р., Роговцев Р. В. Радиальный рост и доля поздней древесины у сосны обыкновенной в географических культурах в Западной и Средней Сибири // Сибирский лесной журнал. 2016. № 6. С. 113–125.

Курнаев С. Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука, 1973. 201 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1980. 293 с.

Лацевич А. В. Свойства древесины сосны обыкновенной разного географического происхождения // Труды Брянского государственного технологического университета. Сер.: Лесное хозяйство. 2001. Вып. IX. С. 143–146.

Лесотаксационный справочник / Б. И. Грошев, С. Г. Сеницын, П. И. Мороз, И. П. Сиперович – 2-е изд., перераб. М.: Лесная промышленность, 1980. 288 с.

Ломов В. Д., Сухоруков А. С. Особенности анатомического строения древесины сосны в культурах с разной густотой посадки // Экология-2007: Материалы конф. М: МГУЛ, 2009. С. 62–65.

Марущак В. Н. Биоэкологическая характеристика климатипов сосны обыкновенной в Казахстане: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук 06.03.03. Екатеринбург, 2007. 22 с.

Марущак В. Н., Максимов С. А. Наследуемость механических свойств у древесины у сосны обыкновенной в географических культурах // Вестник Алтайского ГАУ. 2014. № 11 (121). С. 65–69.

Мелехов В. И., Бабич Н. А., Корчагов С. А. Качество древесины сосны в культурах. Архангельск: Изд-во АГТУ, 2003. 110 с.

Мельник П. Г., Савосько С. В., Станко Я. Н., Дюжина И. А., Степанова О. В. Географическая изменчивость продуктивности и физико-механических свойств древесины сосны обыкновенной // Лесной Вестник. 2007. № 6. С. 33–38.

Оводов А. В. Качество древесины сосны, в насаждениях, созданных посевом и посадкой: автореф. дис. ... к. с.-х. наук. Архангельск, 2010. 16 с.

Петруша А. К. Технические свойства древесины основных пород БССР. Минск: Госиздат БССР, 1959. 151 с.

Подошвелев Д. А. Динамика изменения физико-механических свойств древесины сосны в зависимости от густоты // Труды Белорусского ГТУ. Серия I, Лесное хозяйство. Минск: БГТУ, 2008. Вып. XVI. С. 143–146.

Полубояринов О. И. Плотность древесины. М.: Лесн. пром-сть, 1976. 160 с.

Полубояринов О. И., Федоров Р. Б. Влияние климатических факторов на плотность древесины сосны обыкновенной в лесной зоне европейской части СССР // ИВУЗ: Лесной журнал. 1985. № 2. С. 5–9.

Ревин А. И., Смольянов А. Н., Старостюк Н. Б. Физико-механические свойства древесины культур сосны различной густоты посадки в Тамбовской области // ИВУЗ: Лесной журнал. 2010. № 2. С. 38–43.

Рябокоть А. П., Литаш Н. П. Физико-механические свойства древесины сосны в культурах разной густоты // Лесоведение. 1981. № 1. С. 39–45.

Смирнов В. Н. Почвы Марийской АССР, их генезис, эволюция и пути улучшения. Йошкар-Ола: Маркнигоиздат, 1968. 531 с.

Тюкавина О. Н., Клевцов Д. Н., Дроздов И. И., Мелехов В. И. Плотность древесины сосны обыкновенной в различных условиях произрастания // ИВУЗ: Лесной журнал. 2017. № 6. С. 6–64.

Усольцев В. А., Цепордей И. С. Квалиметрия фитомассы лесных деревьев: плотность и содержание сухого вещества. Екатеринбург: УГЛТУ, 2020. 178 с.

Щекалев Р. В. Закономерности строения и свойств древесины сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в лесонасаждениях на европейском северо-востоке: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук 06.03.02. Архангельск, 2021. 40 с.

Auty D., Achim A., Macdonald E., Cameron A.D., Gardiner B.A. Models for predicting wood density variation in Scots pine // Forestry: An International Journal of

Forest Research. 2014. Vol. 87. Iss. 3. P. 449–458.
<https://doi.org/10.1093/forestry/cpu005>

Fabisiak E., Fabisiak B. Relationship of tracheid length, annual ring width, and wood density in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees from different social classes of tree position in the stand // BioResources. 2021. Vol. 16. № 4. P. 7492–7508.
<https://doi.org/10.15376/biores.16.4.7492-7508>

Kimberley M. O., Cown D. J., McKinley R. B., Moore J. R., Dowling L. J. Modelling variation in wood density within and among trees in stands of New Zealand-grown radiata pine // New Zealand Journal of Forestry Science. 2015. Vol. 45. P. 22.
<https://doi.org/10.1186/s40490-015-0053-8>

Konofalska E., Kozakiewicz P., Buraczyk W., Szeligowski H., Lachowicz H. The technical quality of the wood of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) of diverse genetic origin // Forests. 2021. Vol. 12. № 5. P. 619. <https://doi.org/10.3390/f12050619>

Sharapov E., Demakov Y., Korolev A. Effect of Plantation Density on Some Physical and Technological Parameters of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) // Forests. 2024. Vol. 15. № 2. P. 233. <https://doi.org/10.3390/f15020233>

Šilinskas B., Varnagiryte-Kabašinskiene I., Aleinikovas M., Beniušienė L., Aleinikovienė J., Škėma M. Scots pine and Norway spruce wood properties at sites with different stand densities // Forests. 2020. Vol. 11. № 5. P. 587.
<https://doi.org/10.3390/f11050587>

Szaban J., Jelonek T., Okińczyc A., Kowalkowski W. Results of a 57-Year-Long Research on Variability of Wood Density of the Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) from Different Provenances in Poland // Forests. 2023. Vol. 14. № 3. P. 480.
<https://doi.org/10.3390/f14030480>

УДК 582.933-148:{504.5:539.16+57.045}

Шималина Н. С., Антонова Е. В., Позолотина В. Н.
Институт экологии растений и животных УрО РАН
г. Екатеринбург, Россия

ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ СЕМЕННОГО ПОТОМСТВА *PLANTAGO MAJOR* В ЗОНЕ РАДИОАКТИВНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ: ИЗЛУЧЕНИЕ И ПОГОДНЫЕ УСЛОВИЯ

Обобщены результаты 12-летних исследований жизнеспособности семенного потомства подорожника большого (*Plantago major* L.), произрастающего в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС) и на фоновых территориях, с учетом изменчивости погодных параметров. Дозовые нагрузки на материнские растения *P. major* в градиенте загрязнения составляли 14,51-165,90 мкГр/ч, что соответствует диапазону малых доз. Межгодовая изменчивость выживаемости и длины корней проростков была высокой, в большинстве случаев диапазоны изменчивости показателей в

импактных и фоновых выборках перекрывались. Количество значимых корреляций между показателями качества семян и погодными условиями было выше в группах ВУРСа, чем в фоновых популяциях. В фоновых выборках семян 88,9% зависимостей были отрицательными, а в импактных 78,5% – положительными.

Ключевые слова: подорожник большой, Кыштымская авария, радиоактивное загрязнение, семенное потомство, жизнеспособность, малые дозы, погодные условия.

*Shimalina N. S., Antonova E. V., Pozolotina V. N.
Institute of Plant and Animal Ecology UB of RAS
Ekaterinburg, Russia*

VIABILITY OF *PLANTAGO MAJOR* SEED PROGENY FROM THE RADIOACTIVELY CONTAMINATED AREA: RADIATION AND WEATHER CONDITIONS

The article summarises the results of 12-year studies of viability of seed progeny of plantain (*Plantago major* L.) growing in the zone of the East Ural Radioactive Trace (EURT) and in background areas, taking into account the variability of weather parameters. Dose loads on *P. major* mother plants in the contamination gradient were 14,51-165,90 $\mu\text{Gy/h}$, which corresponds to the low dose range. The interannual variability of seedling survival and root length was high, and in most cases the ranges of variability of the parameters in the impact and background samples overlapped. The number of significant correlations between seed quality indices and weather conditions was higher in EURT groups than in background populations. In the background seed groups, 88,9% of the correlations were negative, while in the impact groups 78,5% of the correlations were positive.

Key words: greater plantain; East Ural Radioactive Trace; radioactive contamination; seed progeny; viability; low dose; weather conditions.

Эффекты малых доз радиации, наблюдаемые в популяциях растений из радиоактивно загрязненных зон, характеризуются нестабильностью. Одной из причин повышенной изменчивости организмов в условиях хронического облучения является модифицирующее влияние погодных условий (Antonova, Pozolotina, 2020; Mousseau, Møller, 2020). Цель работы – анализ влияния погодных условий на межгодовую изменчивость качества семенного потомства *Plantago major* L., произрастающего в зоне ВУРСа, а также на фоновых территориях.

Проанализированы данные по жизнеспособности семенного потомства *P. major* за 12 лет наблюдений (временной диапазон с 2005 по 2021 гг.). Семена собирали в популяциях всех зон одновременно в конце августа, проращивали методом рулонной культуры, жизнеспособность оценивали по выживаемости 3-недельных проростков и длине корней (Позолотина, 2003). Для оценки

погодных условий в разные годы использовали метеоданные двух локальных метеостанций (№ 28541 и № 28440), расположенных вблизи зоны ВУРСа и фоновых участков. Применяли комплекс показателей: суммы эффективных температур (среднесуточные температуры выше +10 °С), суммы осадков за каждый месяц, суммы осадков при эффективных температурах за разные месяцы, гидротермический коэффициент Селянинова (ГТК). Поскольку *P. major* многолетнее растение, на качество семенного потомства оказывали влияние не только условия в год формирования семян, но и условия осенне-зимнего сезона предшествующего года.

Для проверки статистических гипотез использовали непараметрические критерии Манна-Уитни (U), Краскела-Уоллиса (H) и апостериорный критерий Данна при уровне значимости $p \leq 0,05$. При проведении корреляционного и регрессионного анализов значения коэффициентов корреляции и линейной регрессии считали значимыми при $p \leq 0,01$. Расчеты проводили в программе STATISTICA 10.0 (StatSoft Inc., 2011). Для визуализации данных использовали MS Excel и среду программирования R (R Core Team, 2017).

Средняя выживаемость проростков за 12 лет составила в фоновых выборках 32,9%, а в импактных 28,8%. Семенное потомство, собранное на одних и тех же участках в разные годы, характеризовалось высокой межгодовой изменчивостью выживаемости (рисунок). Минимальные значения в обеих зонах были отмечены в 2010 г. (сильная засуха), а максимальные в 2020 г. Коэффициенты вариации (CV) в зоне ВУРСа изменялись от 7,4 до 94,8%, а в фоновых выборках – от 13,8 до 48,4%, что свидетельствует о большей вариабельности выживаемости проростков в облучаемых выборках. Для семи лет исследования не было выявлено значимого влияния фактора «участок» на выживаемость проростков ($H_{(2-9; N=12-48)} = 3,4-16,8; p = 0,052-0,633$). Для остальных пяти лет (2005, 2011, 2016, 2019, 2020 гг.) фактор «участок» был значим ($H_{(3-7; N=12-32)} = 8,1-20,1; p = 0,005-0,043$).

Фактор «год формирования семян» оказывал значимое влияние на выживаемость проростков на всех участках ВУРСа ($H_{(1-10; N=7-54)} = 4,8-39,3; p < 0,001 - p = 0,028$). В фоновых выборках аналогичное влияние отмечено на участках Vg-2, Vg-3, Vg-9, Vg-10, Vg-11 ($H_{(1-7; N=8-57)} = 5,4-33,0; p < 0,001 - p = 0,020$). Анализ объединенных по зонам выборок показал, что выживаемость проростков 2016 г. в зоне ВУРСа была ниже (*U*-тест, $p = 0,013$), а в 2013 г. – выше (*U*-тест, $p = 0,025$) фонового уровня. В остальные годы значимых различий не выявлено. Значимой корреляции выживаемости проростков с мощностью поглощенной дозы (МПД) родительских растений не наблюдалось ($R = -0,01; p = 0,921$).

Аналогичные данные были получены по показателю «длина корня». Минимальные средние значения признака были отмечены в 2010 г. (сильная засуха) в зоне ВУРСа (5 мм) и в фоновых выборках (12 мм). Максимальные средние значения длины корней зафиксированы в 2017 г. в фоновой выборке (72 мм) и в 2020 г. в зоне ВУРСа (67 мм). Погодные условия в эти годы соответствовали средней климатической норме для региона. Значимое влияние

фактора «участок» на длину корней было выявлено в большинстве вариантов, за исключением 2010 и 2019 гг., при этом диапазоны изменчивости показателя в фоновых и импактных выборках перекрывались. Длина корней объединенной выборки ВУРСа была ниже фоновой в 2015, 2016, 2018 и 2021 гг. (U -тест, $p < 0,001 - p = 0,048$) и выше в 2005, 2013, 2020 г. (U -тест, $p < 0,001 - p = 0,026$). По длине корней также не было выявлено значимых корреляций с МПД родительских растений ($R = -0,02$; $p = 0,867$).

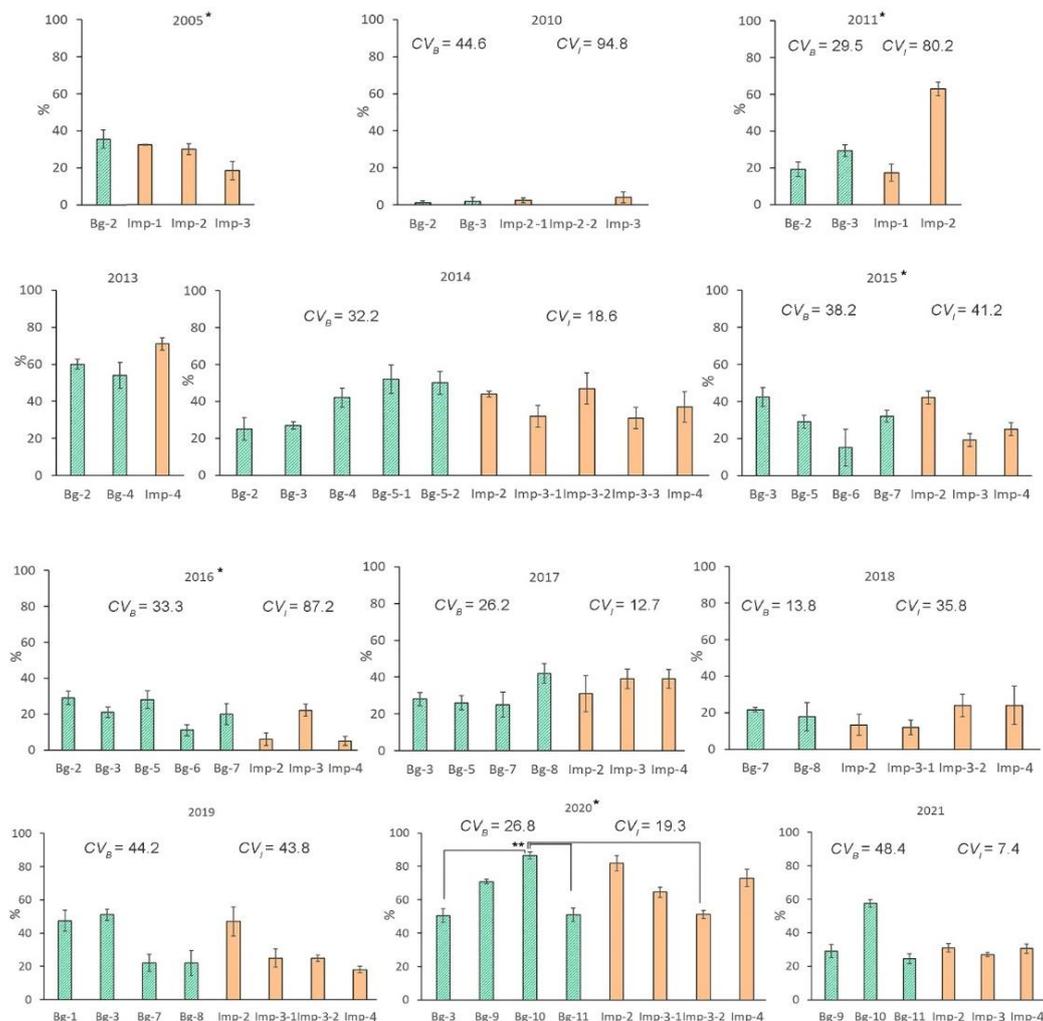


Рисунок. Изменчивость выживаемости проростков подорожника большого из импактных и фоновых выборок в разные годы ($M \pm SE$). Зелеными столбиками обозначены фоновые выборки, оранжевыми – импактные. *значимое влияние фактора «участок» ($H_{(3-7; N=12-32)} = 8,0-20,1$; $p = 0,005-0,047$); ** Тест Данна, $p = 0,022-0,026$; CV_B и CV_I – коэффициенты вариации выживаемости в фоновой и импактной зоне соответственно, исключены годы, когда в какой-либо зоне было менее двух выборок

Погодные факторы, которые оказали значимое влияние на жизнеспособность семенного потомства *P. major*, сформированного в зоне ВУРСа и на фоновых участках, представлены в таблице. Для выборок из зоны ВУРСа обнаружена положительная корреляция между суммой осадков за

август и выживаемостью проростков, а также отрицательная зависимость между суммой эффективных температур за апрель и биологическим откликом.

Таблица

Значения коэффициентов корреляции (R) погодных факторов и показателей жизнеспособности семенного потомства *P. major* из импактной и фоновой зон

| Показатель | Погодный фактор | R | p-значение | n |
|----------------------------|------------------|-------|------------|----|
| Фоновые популяции | | | | |
| Длина корня, мм | ΣP_3 | -0.44 | 0.0056 | 38 |
| | ΣP_6 | -0.52 | 0.0009 | 38 |
| | ΣP_{11} | -0.55 | 0.0003 | 38 |
| | ΣP_{12} | -0.61 | <0.0001 | 38 |
| | ΣTef_9 | -0.59 | 0.0001 | 38 |
| | $\Sigma P-Tef_6$ | -0.53 | 0.0006 | 38 |
| | $\Sigma P-Tef_9$ | -0.45 | 0.0047 | 38 |
| | ГТК ₄ | 0.81 | 0.0015 | 12 |
| | ГТК ₆ | -0.47 | 0.0029 | 38 |
| Импактные популяции | | | | |
| Выживаемость, % | ΣP_8 | 0.42 | 0.0083 | 38 |
| | ΣTef_4 | -0.50 | 0.0025 | 34 |
| | $\Sigma P-Tef_8$ | 0.47 | 0.0027 | 38 |
| Длина корня, мм | ΣP_8 | 0.51 | 0.0011 | 38 |
| | ΣP_{12} | -0.45 | 0.0042 | 38 |
| | ΣTef_9 | -0.51 | 0.0011 | 38 |
| | $\Sigma P-Tef_7$ | 0.44 | 0.0050 | 38 |
| | $\Sigma P-Tef_8$ | 0.52 | 0.0009 | 38 |
| | ГТК ₇ | 0.43 | 0.0069 | 38 |
| | ГТК ₈ | 0.56 | 0.0002 | 38 |

Примечание: ΣTef . – сумма эффективных температур, ΣP – сумма осадков, ГТК – гидротермический коэффициент Селянинова, $\Sigma P-Tef$ – суммы осадков при эффективных температурах, n – число наблюдений. Подстрочными индексами в названиях погодных показателей обозначены месяцы. Погодные показатели с сентября по декабрь характеризуют предыдущий сезон.

Длина корней в фоновых выборках отрицательно коррелировала с суммами осадков за сентябрь, ноябрь и декабрь предыдущего сезона, за март и июнь текущего сезона, а также с ГТК за июнь. ГТК за апрель положительно коррелировал со скоростью роста корней. Для выборок из зоны ВУРСа выявлена положительная корреляция между выживаемостью и суммой осадков за август, а также отрицательная зависимость между выживаемостью проростков и суммой эффективных температур за апрель.

Значения длины корней у проростков из зоны ВУРСа (в отличие от фоновых выборок) положительно зависели от суммы осадков при эффективных температурах и ГТК за июль и август. Обнаружены отрицательные зависимости длины корней от суммы эффективных температур за сентябрь и суммы осадков за декабрь предыдущего года.

Главное отличие влияния погодных условий на качество семенного потомства подорожника заключается в том, что у фоновых выборок 88,9%

эффектов были отрицательными, а у импактных 78,5% были положительными. Важно отметить, что на жизнеспособность семенного потомства *P. major* оказывали влияние не только факторы, характеризующие погодные условия текущего весенне-летнего сезона, но и условия осенне-зимнего периода предшествующего года.

В ходе 12-летних мониторинговых исследований не установлено определенной связи жизнеспособности семенного потомства *P. major* с мощностью поглощенной дозы материнских растений, что является типичным для диапазона малых доз. Была отмечена высокая межгодовая изменчивость показателей как в зоне ВУРСа, так и на фоновых территориях. Количество значимых зависимостей между показателями жизнеспособности семян и погодными параметрами в импактных выборках было выше, чем фоновых, т.е. импактные растения были более восприимчивы к погодным условиям. Количество осадков играет главную роль в комплексе погодных условий, определяющих качество семян подорожника большого. У фоновых выборок 88,9% биологических откликов отрицательно коррелировали с погодными факторами, а у импактных выборок 77,8% эффектов были положительными.

ПРИМЕЧАНИЯ

Позолотина В. Н. Отдаленные последствия действия радиации на растения. Екатеринбург: Академкнига, 2003. 243 с.

Antonova E. V., Pozolotina V. N. Interannual quality variability in motherwort (*Leonurus quinquelobatus*) seed progeny under chronic radiation exposure // Russ. J. Ecol. 2020. № 51. P. 417–429.

Mousseau T. A., Møller A. P. Plants in the light of ionizing radiation: What have we learned from Chernobyl, Fukushima, and other “hot” places? // Front. Plant Sci. 2020. № 11. P. 1–9.

УДК 595.789

Шубин Д. В.

*Нижнетагильский государственный социально-педагогический институт (филиал) «Российского государственного профессионально-педагогического университета»
г. Нижний Тагил, Россия*

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ *PARNASSIUS APOLLO* И РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА CRASSULACEAE В СРЕДНЕМ ТЕЧЕНИИ РЕКИ ЧУСОВОЙ (СРЕДНИЙ УРАЛ)

В статье представлены данные о соответствии в распространении обыкновенного аполлона и его кормовых растений, описаны условия

местообитаний парусников в долине реки Чусовой, указаны места расположения локальных популяций этого редкого вида.

Ключевые слова: редкие виды, обыкновенный аполлон, семейство толстянковые.

Shubin D. V.

*Nizhny Tagil State Social Pedagogical Institute, branch of the «Russian State Vocational Pedagogical University»
Nizhny Tagil, Russia*

DISTRIBUTION OF POPULATIONS OF *PARNASSIUS APOLLO* AND PLANTS OF THE CRASSULACEAE FAMILY IN THE MIDDLE REACHES OF THE CHUSOVAYA RIVER (MIDDLE URALS)

The article presents data on the co-occurrence in the distribution of the common apollo and its forage plants, describes the conditions of swallowtail butterfly habitats in the valley of the Chusovaya River, and indicates the locations of local populations of this rare species.

Key words: Apollo, Chusovaya River, Tolstyankovye family.

Обыкновенный аполлон (*Parnassius apollo* Linnaeus, 1758) – самая крупная бабочка на Среднем Урале и одна из самых красивых. Интересно, что, хотя это представитель преимущественно тропического семейства парусников (*Papilionidae*), его ареал заходит далеко на север. Кроме обыкновенного аполлона на Среднем Урале встречаются также черный аполлон, или мнемозина, и подалирий, но значительно реже, а также более частый вид – махаон. Обыкновенный аполлон имеет обширный ареал от Пиренеев до Забайкалья и Центральной Якутии и на всем его протяжении представлен географически обособленными популяциями, практически по всему ареалу вид является редким. В течение второй половины XX столетия происходило сокращение его численности, главной причиной которого считается изменение климата (Горбач и др., 2015). Обыкновенный аполлон повсеместно охраняется: он внесен в списки исчезающих животных Всемирного союза охраны природы (IUCN) и приложения к международной конвенции по торговле редкими видами (СИТЕС). Также включён в Красные книги разных стран и регионов, в том числе, в Красную книгу РФ (Мазин, Свиридов ..., 2001) и Красную книгу Свердловской области (Красная книга ..., 2018), как вид с сокращающейся численностью.

Изучение популяций обыкновенного аполлона в среднем течении реки Чусовой важно для планирования природоохранных мероприятий в природных парках «Река Чусовая» (Свердловская область) и «Пермский» (Пермский край).

Распространение обыкновенного аполлона связано с ареалами кормовых растений: его гусеницы являются монофагами, то есть кормятся только на одном виде растений семейства толстянковых, как правило, на различных очитках.

Довольно обширный ареал обыкновенного аполлона перекрывается с ареалами нескольких видов очитка. Гусеницы в горах Европы питаются очитком белым (*Sedum album* L.), другими видами на равнинах Европейской части России и в Средней Азии (*S. ewersii* (Ledeb.) H. Ohba и *S. hybridum* (L.) Grulich). В качестве кормовых растений отмечено еще несколько видов очитка и молодило (*Jovibarba*). На Среднем Урале, как и в Западной Сибири, из толстянковых встречаются чаще всего очитник пурпурный (*Hylotelephium purpureum* (L.) Holub), и, несколько реже, очиток едкий (*Sedum acre* L.). Очень редко встречается родиола розова (*Rhodiola rosea* L.). Кроме монофагии личинок, еще одной особенностью, ограничивающей распространение бабочек, является их малая мобильность. Обыкновенный аполлон, несмотря на хорошие летные качества, не улетает далеко от места своего появления, по некоторым данным не дальше 500 м (Рахаев-Холамханов, 2024). По-видимому, дальше 500 м бабочки перемещаются с попутным ветром. Места встреч бабочек всегда привязаны к местам произрастания кормовых растений, на которых кормятся гусеницы. В данной работе было важно сопоставить распространение растений семейства толстянковых и места встреч аполлона.

Несмотря на очень широкое распространение, локальные популяции аполлона встречаются лишь там, где есть подходящие условия: открытые, хорошо прогреваемые участки и кормовые растения. В Европейской России – сухие перелески и поляны, на Кавказе – хорошо прогреваемые участки в долинах рек, лесные поляны, субальпийские луга, в Восточной Сибири на открытых участках с ксерофитной растительностью. В горах поднимается вплоть до альпийских лугов, предпочитая при этом остепнённые участки среди скал (Мазин, Свиридов ..., 2001). В долине реки Чусовой эта теплолюбивая бабочка встречается, как правило, у подножия береговых скал, обращенных на юг и юго-запад, реже обращенных на юго-восток, или на запад. Помимо хорошей прогреваемости под лучами солнца, скалы закрывают местность от северных ветров. Надо помнить, что аполлоны – это представители семейства преимущественно тропических бабочек. Известно, что личинки и имаго активны и кормятся только в тёплую солнечную погоду, а под такими «тёплыми» скалами как раз формируется особый микроклимат, более теплый, чем в целом в долине реки. И, конечно, в таких местах обязательно должны произрастать кормовые растения. Вероятно, взрослые насекомые не улетают далеко от скал вдоль облесённого берега реки Чусовой, так как на большом отдалении от «тёплых» скал нами не встречались. В отношении распространения аполлона Х. М. Рахаев-Холамханов, изучавший популяции аполлона в Кабардино-Балкарии, называет такие места обитания в долинах рек «типично аполлоновскими» (Рахаев-Холамханов, 2024).

Специальных исследований распространения аполлона в долине реки Чусовой нами не проводилось. Редкие встречи бабочек и гусениц отмечались в ходе ботанических исследований, которые проводились с 2012 по 2023 год. На обследованном участке реки Чусовой от деревни Мартьяново до деревни Верхняя Ослянка протяженностью 157 км всего было обнаружено 10 локальных

популяций обыкновенного аполлона. В таблице ниже представлены данные о распространении бабочки и трех видов растений семейства толстянковых. В первой колонке указаны названия береговых скал, которые на Чусовой обычно называют «Камнями». Камни перечислены в том порядке как они располагаются в долине реки.

Первая локальная популяция аполлона известная нам в долине Чусовой находится в районе обнажения горных пород «Высокая гора» на левом берегу реки в 2 км выше деревни Мартьяново Свердловской области; вторая – у скалы Камень Бревенник в 39 км ниже по течению реки от первой; третья популяция – еще на 24 км ниже по течению, на правом берегу в районе бывшей деревни Романово у скалы Романов Камень; четвертая – в 22 км от Романова Камня на левом берегу реки Межевой Утки (правого притока Чусовой) в районе скалы Камень Глядень; пятая – под скалой Собачьи Камни ниже деревни Ёква; шестая – еще в 14 км ниже по течению в районе Камня Осинового, располагающегося вблизи границы Свердловской области и Пермского края; седьмая – на правом берегу Чусовой под скалой Камень Ростун в 12 км ниже по течению от предыдущей точки; восьмая – еще через 17 км под скалой Камень Великан; девятая – в 19 км ниже Великана на левом берегу Чусовой у Камня Сосун, в 3 км выше по течению от деревни Верхняя Ослянка Свердловской области; десятая – в 1 км ниже Камня Сосун у скалы Камень Ослянский по правому берегу реки (см. рисунок).



Рис. 1. Точки встреч обыкновенного аполлона на р. Чусовой (отмечены треугольником). 1 – Высокая Гора, 2 – Камень Бревенник, 3 – К. Романов, 4 – К. Гляден, 5 – Собачьи Камни, 6 – К. Осиновый, 7 – К. Ростун, 8 – К. Великан, 9 – К. Сосун, 10 – К. Ослянский

В долине реки Чусовой аполлон встречается в открытых, прогреваемых местах в районе скал южной и юго-западной экспозиции, чаще сложенных

известняком или глинистыми сланцами. Большинство выявленных локальных популяций находятся на значительном расстоянии друг от друга. Учитывая малую мобильность имаго, можно предположить, что обмен генетической информацией между популяциями не происходит.

Из трех растений семейства толстянковых в среднем течении Чусовой благодаря своей относительной эвритопности наибольшее распространение получил очиток пурпурный (*Hylotelephium purpureum* (L.) Holub). Он произрастает на скалах разной экспозиции и на тёплых южных, и западных, и на относительно тёплых восточных, и на холодных северных склонах. Вид отмечен на обнажениях горных пород как на известняках, так и на кремнистых породах (Князев, 2009). Встречается он на свежих и на зарастающих береговых галечниках в пойме реки, иногда на суходольных лугах. Среди изученных 52 скальных обнажениях он присутствует почти на всех. Судя по всему, именно этот массовый вид является кормовым растением для гусениц аполлона на Урале, что совпадает с литературными данными (Мазин, Свиридов ..., 2001).

Хотя нами наблюдались личинки, питающиеся на очитке пурпурном, интересно отметить, что почти во всех местообитаниях, за исключением Камня Осинового, для которого нет флористического описания и Камня Гляден, всегда отмечалось присутствие и очитка едкого, также указываемого в литературе в качестве кормового растения аполлона (Львовский, Моргун, 2007). Однако питание личинок на нем не было зафиксировано, и в местообитаниях этот вид очитка не столь обилен. Является ли он необходимым для аполлона или это совпадение, не ясно.

Места произрастания редкой родиолы розовой и аполлона не совпадают, кроме скалы Камень Глядень, которая, однако, имеет большую протяженность и «холодные», и «теплые» склоны. Родиола в долине Чусовой произрастает на тенистых, прохладных восточных и северо-восточных склонах, не подходящих для обитания бабочек и гусениц.

Таблица

Распространение обыкновенного аполлона и растений семейства толстянковых в среднем течении реки Чусовой

| Скала (Камень) | Экспозиция склона | Аполлон | Очиток пурпур. | Очиток едкий | Родиола розовая | Скала (Камень) | Экспозиция склона | Аполлон | Очиток пурпур. | Очиток едкий | Родиола розовая |
|----------------|-------------------|---------|----------------|--------------|-----------------|----------------|-------------------|---------|----------------|--------------|-----------------|
| Высока гора | Ю-В | + | + | + | | Дождевой | Ю | | + | | |
| Худой | Ю-З | | + | + | | Омутной | Ю-З | | + | + | |
| Еленкин | В | | + | | + | Дыроватый | Ю-В | | + | | |
| Бол.Владычный | Ю-З | | + | | | Олений | Ю-З | | + | | |
| Баба-Яга | С-З | | + | | | Собачий | З | | + | + | |
| Переволочный | Ю-З | | + | + | | Собачьи | Ю | + | + | + | |

| | | | | | | | | | | | |
|---------------|-------|---|---|---|---|----------------|------|---|---|---|--|
| Гамаюн | С-В | | + | | + | Синий и Конек | В | | + | | |
| Ямоватый | Ю | | + | + | | Столбы | С-В | | + | | |
| Львиная Пасть | Ю-В | | | | | Осиновый | Ю-З | + | | | |
| Пещерный | С-З | | + | + | | Сплавщик | В | | + | + | |
| Гребни | Ю-В | | + | + | | Дужной | Ю-З | | + | + | |
| Волегов | Ю | | | + | | Новиков | С-В | | + | | |
| Темняш | Ю | | + | | | Кобыльи Ребра | Ю-В | | + | | |
| Высокий | Ю-З | | + | | | Ростун | З | + | + | + | |
| Бревенник | Ю | + | + | + | | Рудниковая | Ю-З | | + | | |
| Илимский | С-В | | + | + | | Желтый | Ю-З | | | + | |
| Тюрик | З | | | | | Кирпичный | З | | + | + | |
| Пленичный | Ю | | + | + | | Печка | Ю | | + | + | |
| Паклин | В | | + | + | | Великан | Ю, З | + | + | + | |
| Гилевский | В | | + | + | | Гребешок | Ю | | | + | |
| Романов | Ю-З | + | + | + | | Стеновой | З | | + | | |
| Зимник | Ю-З | | + | + | | Мултык | Ю-З | | + | | |
| Толстик | С-З | | + | + | | Востряк | С | | + | | |
| Васькина гора | Ю-З | | + | + | | Сосун | Ю-В | + | + | + | |
| Гляден | Ю,З,С | + | + | | + | Кровяной берег | С | + | + | + | |
| Богородский | Ю-В | | + | + | | Ослянский | Ю-В | | + | | |

Исходя из представленной таблицы, можно заметить, что мест, подходящих для аполлона, на изученном участке реки еще относительно много. «Теплыми» открытыми скалами, на которых произрастают сразу оба вида очитка являются, например, Камень Худой, Камень Переволочный, Камень Ямоватый, Камень Зимник, Камень Омутной, Камень Дужной и Камень Кирпичный. В силу малочисленности обыкновенного аполлона в этих местах могут оставаться локальные популяции, не отмеченные нами, но если их там нет, то почему? Возможно, во времена более тёплого климата бабочки встречались и здесь, но с каждым новым похолоданием часть местных популяций могла исчезать. А в силу малой мобильности этого вида бабочек, после исчезновения вновь на те же места они уже не распространяются.

Популяции сильно разрознены, однако есть надежда, что еще удастся найти новые популяции этой бабочки, во всяком случае, места похожие по условиям обитания на реке еще есть.

ПРИМЕЧАНИЯ

Горбач В. В., Полевой, А. В., Сааринен К. О статусе популяций аполлона (*Parnassius apollo*, *Lepidoptera*, *Papilionidae*) в восточной Финноскандии // Труды Карельского научного центра РАН. № 4, 2015. С. 103–109.

Князев М. С. Петрофитная растительность в долине реки Чусовой // Ботанические исследования на Урале : Матер. регион. с междунар. участием науч. конф., посвящ. памяти П. Л. Горчаковского / Отв. ред. С. А. Овеснов. – Пермь, 2009. С. 177–182.

Красная книга Свердловской области: животные, растения, грибы / отв. ред. Н. С. Корытин. Екатеринбург: ООО «Мир», 2018. 450 с.

Львовский А. Л., Моргун Д. В. Булавоусые чешуекрылые Восточной Европы. М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. 443 с.

Мазин Л. Н., Свиридов А. В. Обыкновенный аполлон *Parnassius apollo* (Linnaeus, 1758) // Красная книга Российской Федерации (животные). М.: Астрель, 2001. С. 204–205.

Рахаев-Холамханов Х. М. Некоторые особенности среды обитания, распространения и индивидуальных характеристик *Parnassius Apollo* в Безенгийской горной долине. М., 2001. URL: http://www.bezengi.ru/sites/default/files/nekotorye_osobennosti_parnassius_apollo_v_bezengiyskoy_gornoy_doline.pdf (дата обращения: 25.02.2024).

УДК 575.174.5/582.475.4

Шуваев Д. Н.

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

ИСТОРИЧЕСКАЯ ДЕМОГРАФИЯ ПОПУЛЯЦИЙ *PINUS SIBIRICA* DU TOUR В ГОРАХ ЮЖНОЙ СИБИРИ ПО ГЕНЕТИЧЕСКИМ ДАННЫМ

Восемь ядерных микросателлитных локусов было использовано для изучения исторической демографии сосны сибирской в Южной Сибири. Установлены три группы популяций, которые дивергировали в LGM. Популяции Западного Саяна произошли из Алтая примерно 7,9 тыс. л. н.

Ключевые слова: сосна сибирская, микросателлиты, Южная Сибирь, последний ледниковый максимум, дивергенция популяций.

Shuvaev D. N.

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

DEMOGRAPHIC HISTORY OF SIBERIAN STONE PINE POPULATIONS IN SOUTH SIBERIA MOUNTAINS AS REVEALED BY GENETIC DATA

Eight nuclear microsatellite loci were used to study historical demography of Siberian stone pine in South Siberia. There were discovered three population groups that diverged during the LGM. West Sayan populations are descended from Altai about 7.9 thousand years ago.

Key words: *Pinus sibirica*, microsatellites, South Siberia, Last Glacial Maximum, population divergence.

Введение

Сосна сибирская или кедр сибирский – один из основных лесобразующих видов России, ареал которого протянулся с запада на восток от Предуралья до Алданского нагорья, а с севера на юг – от 67⁰ с.ш. в районе низовий Енисея до Монгольского Алтая на юге (Бобров, 1978). Несмотря на обширный ареал кедра, Крылов отмечал, что он по своей природе является горным видом (Крылов и др., 1983). Предполагается, что в горных системах Южной Сибири (Алтае-Саянская горная страна) расположено эдификаторное ядро сосны сибирской с оптимальными условиями произрастания (Лебединова, 1951). Позднее было показано, что в горах Алтая (А), Западного (ЗС) и Восточного Саяна (ВС), а также Кузнецкого Алатау (КА) кедр мог переживать резкие изменения климатических условий во время плейстоценовых ледниковых циклов (Shuvaev et al., 2023). Изрезанность горного рельефа, обилие рек и ледниковых озер, вероятно, способствовали формированию оптимальных микроклиматических условий, благодаря которым сосна сибирская могла пережить суровый ледниковый климат в горах Южной Сибири. Эти события были неизбежно связаны с фрагментацией ареала и генетической изоляцией вида. Впоследствии оптимальные климатические условия, установившиеся в голоцене, благоприятствовали расселению южносибирских популяций кедра.

В работе освещены вопросы демографической истории популяций кедра гор Южной Сибири, что представляется актуальным, как с точки зрения оценки влияния прошлых климатических колебаний на численность и динамику его популяций, так и для обоснования мер по сохранению генетических ресурсов при планировании генетических резерватов. Поэтому целью данного исследования является проверка ряда демографических гипотез для выяснения истории происхождения популяционных групп сосны сибирской в горах Южной Сибири и времени их дивергенции с помощью маркеров ядерной микросателлитной ДНК.

Материалы и методы

С целью исследования подразделенности и демографической истории популяций сосны сибирской (*Pinus sibirica*) из Южной Сибири использованы данные генотипических частот по 8 ядерным микросателлитным локусам из предыдущих исследований (Shuvaev and Ibe, 2021; Shuvaev et al., 2023), где также приведены протоколы лабораторных анализов. Представленность анализируемых выборок по расположению в горных системах Южной Сибири была следующей: КА (4 выборки), А (5 выборок), ЗС (6 выборок) и ВС (5 выборок). Всего исследовано 20 выборок по 30 образцов в каждой (600 деревьев). Для подготовки генетических данных (группировка популяций) к анализу демографической истории проведен анализ генетической структуры популяций в программах GenAlEx 6.5 (Peakall, Smouse, 2006), Structure 2.3.4 (Pritchard et al., 2000) и Arlequin 3.5.2 (Excoffier, Lischer, 2010).

Демографическая история популяций исследована с помощью приближенных байесовских вычислений (ABC), реализованных в программе DIYABC v. 2.1.0 (Cornuet et al., 2014). Всего было проанализировано четыре демографических сценария, для каждого из которых сгенерировано по 10⁶ коалесцентных

генеалогий на основе моделирования одновыборочных распределений следующих генетических статистик, усредненных по всем локусам: число аллелей, генное разнообразие (Nei, 1987), дисперсия размеров аллелей, индекс отношения количества аллелей к диапазону их размера (Garza and Williamson, 2001). Для двухвыборочных (попарных) распределений в анализ взяты генетические статистики: дисперсия размеров аллелей, индекс межпопуляционной дифференциации F_{ST} (Weir and Cockerham, 1984) и генетические дистанции на основе модели пошаговой мутации с оценкой аллельных повторов (Goldstein et al., 1995). Для сценария гибридного происхождения популяций оценивали коэффициент смешивания популяций (admixture) по методу максимального правдоподобия (Choisy et al., 2004). Остальные параметры моделей (скорость мутирования, диапазоны эффективной численности популяций и времени их расхождения) были заданы по умолчанию в программе DIYABC v. 2.1.0. Продолжительность генеративного цикла принята за 50 лет, как среднее от значений 40-60 лет для сомкнутых древостоев (Крылов и др., 1983). Первая модель (1) включала предположение о независимом происхождении 4 групп популяций (А, КА, ВС и ЗС) с событием изменения популяционной численности всех групп во время t_1 . Остальные три модели были следующими: во второй модели (2) КА, ВС и А независимо разделились во время t_2 и позже в t_1 произошло отделение группы ЗС от А; третья модель (3) также предполагает независимое разделение КА, ВС и А в t_2 , но с отделением группы ЗС от ВС; четвертая модель (4) вносит предположение о смешанном происхождении группы ЗС от групп ВС и А во время t_1 , при независимом происхождении ВС, А и КА во время t_2 .

Результаты и их обсуждение

Оценка дифференциации популяций сосны сибирской в горах Южной Сибири по данным анализа главных координат на основе генетических дистанций (D_A) (Nei et al., 1983) показала для первой главной координаты подразделенность согласно границам горных систем КА и ВС. Вторая главная координата соответствовала объединенной группировке популяций из А и ЗС, что может указывать на их общее происхождение. Оценка подразделенности всех популяций по методу Structure выявила соответствие предыдущему результату анализа главных координат. При этом статус популяционных групп КА и ВС не изменился. Однако выявлен значительный генетический вклад алтайских популяций в западносаянские (83,3%), что говорит об алтайском происхождении популяций кедра в ЗС. Точный тест популяционной дифференциации подтвердил наличие трех популяционных групп: КА, ВС и единой группы А вместе с ЗС ($p < 0,01$). В свою очередь, алтайские популяции не отличались от популяций кедра из ЗС ($p > 0,1$). Также отмечено возрастание примеси генного пула из восточносаянских популяций кедра в западносаянские в направлении запад-восток от 10,1%, и достигая максимального значения в районе хребта Ергаки (19,2%). Из этого следует, что популяции кедра из ЗС вторичны по отношению к алтайским популяциям и восточная часть западносаянской популяции подвержена генетическому потоку из популяций ВС. Согласно анализу AMOVA между тремя группами реализовано только 1,34% изменчивости ($p < 0,01$), а внутри популяций

сосредоточено 96,93% изменчивости. Тем не менее, характер подразделенности популяционных групп кедра неслучаен и может свидетельствовать о дизъюнкции его ареала в прошлом, что соответствует границам горных систем Южной Сибири.

Оценка демографических параметров моделей показала низкую вероятность реализации сценариев 1 (7,03%) и 3 (4,22%). Примерно равновероятными оказались модели 2 (47,71%) и 4 (41,04%). При этом оценки времени дивергенции и эффективного размера популяций данных моделей также были сопоставимы. Учет параметра генетического потока в моделировании генетической структуры популяций, как это предположено для модели 4, является грубым приближением, которое не учитывает межпопуляционный обмен генами во временной динамике (в ряду от t_1 до настоящего времени). Тем не менее, этот параметр делает модель 4 более сложной, а значит, и менее вероятной в сравнении с моделью 2, где подразумевается простое отделение группы ЗС от А. Исходя из доли кластерных генотипов группы ВС в группе ЗС, все же более правдоподобно выглядит модель 4. Согласно данной модели время расхождения (t_2) трех основных групп популяций кедра из Южной Сибири (КА, А, ВС) оценивается в 21,3 тыс. л. н. Полученный результат совпадает с оценкой времени дивергенции уральской и южносибирской групп популяций кедра (Shuvaev and Ibe, 2021) и временем последнего ледникового максимума (22 тыс. л. н.). Время отделения группы ЗС от А (t_1) с влиянием потока генов из ВС оценивается в 7,9 тыс. л. н., что уже хорошо согласуется с оценкой в 9 тыс. л. н., полученной Бляхарчук (2010) из пыльцевых данных голоцена.

В геоботанической литературе неоднократно подчеркивалось, что горы Южной Сибири могли выступать в роли убежищ для целых комплексов растительных сообществ, где последние переживали неблагоприятные периоды плейстоцена. Так, в лесах Кузнецкого Алатау и Салаира отмечены остатки реликтовой третичной липовой и пихтовой ассоциаций (Крылов, 1891; Ильин, 1941; Поляков, 1950), а также фрагменты кедровой третичной формации (доплейстоценовой) (Куминова, 1960). Фрагменты кедровой третичной формации обнаружены на юге озера Телецкое, в долине реки Кыга (Куминова, 1957). В Прибайкалье реликтовые зоны предполагаются для хребта Хамар-Дабан, в долине реки Снежная (Cheripoga et al., 2017). Кроме того, пыльцевые данные раннего голоцена (13 тыс. л. н.) свидетельствуют о присутствии кедра во время последнего оледенения в горах Алтая, Кузнецкого Алатау и в Южном Прибайкалье (Бляхарчук, 2010). В свою очередь, данные генетической дифференциации и моделирования демографии популяций сосны сибирской также указывают на рефугиумный статус горных систем Алтае-Саянской горной страны и Прибайкалья. Кроме того, установлено родство между группами популяций кедра из Алтая и Западного Саяна. Однако сложность процессов сокращения-расширения популяций в конце позднего плейстоцена и связанная с этим динамика генных потоков требуют изучения большего числа генетических маркеров, а также палеогеномных исследований.

Заключение

Проведенное исследование дополняет представление о горах Южной Сибири, как об основном рефугиуме сосны сибирской. Обнаружена генетическая

гетерогенность популяций Южной Сибири, которые подразделены на три основные группы: Кузнецкий Алатау, Алтай и Восточный Саян. Смоделированное время дифференциации выявленных генетических кластеров кедр (21,3 тыс. л. н.) соответствует времени последнего ледникового максимума. Популяции кедр из Западного Саяна отделились от алтайской группы популяций примерно 7,9 тыс. л. н., в последующем испытывая возрастающий в направлении запад-восток поток генов от популяций из Восточного Саяна.

ПРИМЕЧАНИЯ

Бляхарчук Т. А. Послеледниковая динамика растительного покрова Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области: по данным спорово-пыльцевого анализа болотных и озёрных отложений: дис. ... докт. биол. наук. Томск, 2010. 519 с.

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука. Ленингр.отд-ние, 1978. 189 с.

Ильин М. М. Третичные элементы в таежной флоре Сибири и их возможное происхождение // Мат. по истории флоры и раст. СССР. 1941. Т. 1. С. 257–292.

Крылов П. Н. Липа на предгорьях Кузнецкого Алатау // Известия Императорского Томского Университета. 1891. Т. 3. Отд. 2. С. 1–40.

Крылов Г. В., Таланцев Н. К., Козакова Н. Ф. Кедр. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 215 с.

Куминова А. В. Телецкий рефугиум третичной растительности // Известия восточных филиалов Академии Наук СССР. 1957. № 2. С. 104–108.

Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. 450 с.

Лебединова Н. С. Кедровые леса Алтайского государственного заповедника: дис. ... канд. биол. наук. Москва, 1951. 316 с.

Поляков П. П. К флоре пихтовых лесов Казахского Алтая // Бот. журн. 1950. Т. XXV. № 3. С. 301–303.

Chepinoga V. V., Protopopova M. V. and Pavlichenko V. V. Detection of the most probable Pleistocene microrefugia on the northern macroslope of the Khamar-Daban Ridge (Southern Prebaikalia) // Contemporary Problems of Ecology. 2017. Vol. 10. № 1. P. 38–42.

Choisy M., Franck P. and Cornuet J. M. Estimating admixture proportions with microsatellites: comparison of methods based on simulated data // Molecular Ecology. 2004. Vol. 13. № 4. P. 955–968.

Cornuet J. M., Pudlo P., Veyssier J., Dehne-Garcia A., Gautier M., Leblois R., Marin J. M. and Estoup A. DIYABC v2.0: a software to make approximate Bayesian computation inferences about population history using single nucleotide polymorphism, DNA sequence and microsatellite data // Bioinformatics. 2014. Vol. 30. № 8. P. 1187–1189.

Excoffier L., Lischer H. E. L. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Molecular Ecology Resources. 2010. Vol. 10. № 3. P. 564–567.

Garza J. C. and Williamson E. Detection of reduction in population size using data from microsatellite DNA // *Molecular Ecology*. 2001. Vol. 10. № 2. P. 305–318.

Goldstein D. B., Linares A. R., Cavalli-Sforza L. L. and Feldman M. W. An evaluation of genetic distances for use with microsatellite loci // *Genetics*. 1995. Vol. 139. № 1. P. 463–471.

Nei M. *Molecular Evolutionary Genetics*. New York: Columbia University Press, 1987. 512 p.

Nei M., Tajima F., Tateno Y. Accuracy of estimated phylogenetic trees from molecular data. II. Gene frequency data // *Journal of Molecular Evolution*. 1983. Vol. 19. P. 153–170.

Peakall R., Smouse P. E. GenAlEx V6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // *Molecular Ecology Notes*. 2006. Vol. 6. № 1. P. 288–295.

Pritchard J. K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics*. 2000. Vol. 155. № 2. P. 945–959.

Shuvaev D. N. and Ibe A. A. Genetic structure and postglacial recolonization of *Pinus sibirica* Du Tour in the West Siberian Plain, inferred from nuclear microsatellite markers // *Silvae Genetica*. 2021. Vol. 70. № 1. P. 99–107.

Shuvaev D. N., Semerikov V. L., Kuznetsova G. V. and Putintseva Y. A. Late Quaternary history of Siberian stone pine as revealed by genetic and paleoecological data // *Tree Genetics & Genomes*. 2023. Vol. 19. № 2. P. 1–16.

Weir B. S. and Cockerham C. C. Estimating F-statistics for the analysis of population structure // *Evolution*. 1984. Vol. 38. № 6. P. 1358–1370.

УДК:574.2

Шукруллозода Роза Шукрулло кизи

*Самаркандский Государственный университет имени Шарофа Рашидова
г. Самарканд, Узбекистан*

ВЛИЯНИЕ СТРАТИФИКАЦИИ НА ПРЕОДОЛЕНИЕ ПОКОЯ СЕМЯН И РАЗВИТИЕ ЗАРОДЫШЕЙ *TULIPA INGENS* И *TULIPA FOSTERIANA* В КУЛЬТУРЕ *IN VITRO*

Эксперименты проведены с *Tulipa fosterana* и *T. ingens* при различных периодах стратификации при +4 до +6 °С. Результаты показывают успешное устранение ФМТ и повышение прорастания с увеличением продолжительности стратификации.

Ключевые слова: стратификация, преодоление покоя семян, развитие зародышей, культура *in vitro*, тюльпаны *Tulipa ingens*, *Tulipa fosteriana*.

THE EFFECT OF STRATIFICATION ON OVERCOMING SEED DORMANCY AND THE DEVELOPMENT OF *TULIPA INGENS* AND *TULIPA FOSTERIANA* EMBRYOS IN VITRO CULTURE

Experiments were carried out with *Tulipa fosteriana* and *T. ingens* at different stratification periods at +4 to +6°C. The results show successful elimination of FMT and increased germination with increasing stratification duration.

Key words: stratification, overcoming seed dormancy, germ development, in vitro culture, tulips *Tulipa ingens*, *Tulipa fosteriana*.

В рамках исследования по доразвитию зародышей и устранению физиологического механизма торможения (ФМТ) были использованы семена 2 видов тюльпанов, которые подверглись как одноэтапной, так и двухэтапной стратификации (Андросова, 2021). Этот процесс предполагал выдерживание семян в условиях сниженной переменной температуры в диапазоне от +4 до +6 °С.

В результате месячного пребывания семян в таких условиях, наблюдалось успешное доразвитие и устранение ФМТ у *T. fosteriana* и *T. ingens*. Дополнительно, при увеличении периода стратификации до трех месяцев при той же температуре (+4 ÷ +6°C), были получены положительные результаты доразвития и устранения ФМТ еще у *T. fosteriana* и *T. ingens*. Эти результаты демонстрируют эффективность стратификации как метода для улучшения прорастаемости и развития семян, что может быть особенно ценно в селекционной работе и восстановлении популяций редких видов растений.

Холодная стратификация является универсальным методом для преодоления физиологического покоя семян, как это указываются в исследовательских работах Поздова, Разумова (1997) и Baskin & Baskin (2004). В исследовании было выявлено, что на скорость и эффективность прорастания семян оказывают влияние такие факторы, как тип покоя семян, продолжительность их стратификации, а также срок хранения исходного материала. В контрольной группе эксперимента наблюдался заметно более низкий процент прорастания *in vitro* для семян всех изученных видов после двухлетнего хранения по сравнению с одногодичным хранением. Эти данные подчеркивают значимость выбора оптимальных условий стратификации для каждого конкретного вида семян.

В остальных условиях эксперимента, независимо от времени хранения семян, наблюдалось положительное воздействие стратификации на прорастание семян, находящихся в состоянии глубокого и промежуточного физиологического покоя. Было выявлено, что эффективность развития зародышей, извлеченных из стратифицированных семян, зависит от продолжительности их хранения, типа покоя исходного материала и периода стратификации. Семена видов рода *Tulipa*, находятся в сложном глубоком морфофизиологическом покое и для доразвития

зародыша и снятия ФМТ нуждаются в многоэтапной стратификации, включающей чередование теплого и холодного периода (Карташева, 2011). В ходе исследования было установлено, что для снятия покоя и получения нормальных проростков, на первом этапе культивирования обязательна теплая стратификация на протяжении 3-5 недель.

Показано, что на доразвитие зародыша оказывает влияние длительность периода теплой и холодной стратификации. Активный линейный рост зародыша наблюдается до 5-7 недели теплой стратификации. Дальнейшее развитие зародышей в семенах возобновлялось только в условиях низких положительных температур. Длительность холодной стратификации, в течение которой происходило окончательное формирование зародыша и нарушение действия ФМТ, существенно влияла на прорастание культивируемых семян всех видов. Максимальный процент прорастания для семян всех видов был получен только после трех месяцев холодной стратификации. Добавление к питательной среде стимуляторов роста, например, 1 мг/л БАП, не оказало заметного эффекта на дальнейшее развитие зародышей во время теплой и холодной стратификации. Исследование показало отсутствие прогресса в росте и развитии зародышей *Tulipa*, извлеченных из семян на различных стадиях стратификации и высаженных в разные типы питательных сред. Нормальные всходы наблюдались только у семян, которые полностью прошли все необходимые этапы стратификации, что подчеркивает сложность биохимических и метаболических процессов, связанных с пробуждением семян из состояния покоя этого типа.

Использование культуры отдельных зародышей в зависимости от типа и сложности покоя семян может уменьшить или полностью устранить потребность в холодной стратификации, тем самым ускоряя процесс прорастания (Ишмуратова, 2022). Определено, что выбор времени для культивации изолированных зародышей основывается на достижении ими фазы относительной самостоятельности. Согласно экспериментальным данным и анализу литературных источников, включая работы Родионенко (1956), Lakshmanan и Philip (1970), Алимовой и других (1985), Guignard (1962), Соколовской и Яковлева (1978, 1980), Smith и Grierson (1985), Батыгиной и Васильевой (1987, 2002), а также других исследований, предложены различные модели достижения зародышами этапа относительной самостоятельности (Ветчинкина, 2010). Эти модели показывают, что для всех изученных образцов относительная самостоятельность зародыша достигается в процессе дифференциации основных органов. В зависимости от типа покоя, этот этап может наступать как в середине или конце эмбрионального периода, так и в латентной фазе онтогенеза. На основе этого были определены оптимальные сроки изоляции зародышей для модельных объектов и условия их культивации *in vitro* (Ахметова, 2009).

В нашем исследовании семена перед стерилизацией подвергали процессу стратификации при температуре 6 °С в течении 60-78 дней. Семена начали прорасти через 35 дней (*T. ingens* Hoog) и через 41 дней (*T. fosteriana* W.Irving). Луковицы исследуемых видов также стратифицировали в течении 14 дней и стерилизовали по оптимально созданной схеме стерилизации.

Заключение. Исследование по доразвитию зародышей и преодолению физиологического механизма торможения (ФМТ) семян тюльпанов показало, что стратификация семян при температуре +4 до +6 °С является эффективным методом для устранения ФМТ и улучшения прорастаемости у видов *T. fosterana* и *T. ingens*. Увеличение периода стратификации до трех месяцев дополнительно повышает успешность данного процесса. Однако срок хранения семян существенно влияет на прорастание, особенно при двухлетнем хранении. Многоэтапная стратификация, включая теплую и холодную фазы, необходима для семян, находящихся в глубоком морфофизиологическом покое.

Рекомендации включают использование двухэтапной стратификации с продолжительной холодной фазой (не менее трех месяцев) и отдачу предпочтения семенам, прошедшим полный цикл стратификации. Учет срока хранения исходного материала также важен. Дальнейшие исследования могут быть направлены на изучение более точных условий стратификации и биохимических процессов, связанных с ФМТ, для более эффективного применения данного метода в селекционной работе и сохранении редких видов тюльпанов.

ПРИМЕЧАНИЯ

Андросова Д. Н. Эколого-биологические особенности. Автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук». 2021.

Ахметова А. Ш. Интродукция и размножение тюльпанов *in vivo* и *in vitro* в лесостепной зоне Башкирского Предуралья. Оренбург, 2009. doi: 003467027.

Ветчинкина Е. М. Биологические особенности культивирования *in vitro* семян и зародышей редких видов растений. Москва, 2010.

Ишмуратова М. М., Ишбирдин А. Р. Вопросы охраны редких видов растений в Республике Башкортостан. Ташкент, 2022. С. 107.

Карташева Л. М. Биология прорастания семян редких видов рода *Tulipa* L. в Центральном Черноземье // *Вестник ВГУ*. 2011. № 2, С. 176–180.

УДК 58.009

Юнусова Д. Р.

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

АМФИБЕРИНГИЙСКИЕ СВЯЗИ ЕВРАЗИИ И СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ *RHODODENDRON* SUBSECTION *LEDUM* (L.) KRON & JUDD

Багульники – представители рода *Rhododendron* L., распространенные циркумполярно в Северном полушарии. Разнообразие видов распределено неравномерно по всему ареалу – наибольшая плотность видов встречается по

обе стороны Тихого океана. Исследование генетической структуры комплекса видов *Ledum* в районе Берингии позволило выявить связь между Евразией и Северной Америкой и пролить свет на историю происхождения и распространения данной группы растений.

Ключевые слова: Северная Америка, Северо-Восточная Азия, Хлоропластная ДНК, Филогеография, ITS, *Ledum*, *Rhododendron*.

Iunusova D. R.

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

MPHIBERINGIAN CONNECTIONS BETWEEN EURASIA AND NORTH AMERICA USING THE EXAMPLE OF RHODODENDRON SUBSECTION LEDUM (L.) KRON & JUDD SPECIES

Ledum sp. are representatives of the genus *Rhododendron*, distributed circumpolarly in the Northern Hemisphere. Species diversity is distributed unevenly throughout its range – the highest species density is found on both sides of the Pacific Ocean. Studying the genetic structure of the *Ledum* species complex in Beringia will reveal the connection between Eurasia and North America and shed light on the history of the origin and distribution of this plant group.

Key words: ITS, *Ledum*, North America, Northeast Asia, plastid DNA, phylogeography, *Rhododendron*.

Высокое видовое разнообразие багульников характерно для территорий Российского Дальнего Востока и западного побережья Северной Америки (Hultén, 1937; Savile, 1969; Толмачев, 1953). В северо-восточном регионе России распространены *R. tomentosum* Норманна и *R. subarcticum* Норманна (Усенко, 2010), на северо-западе Северной Америки - *R. groenlandicum* (Oeder) Kron&Judd (Judd & Kron, 2009). В задачи исследования входил анализ генетической структуры популяций багульника из Чукотки (3 популяции), Магаданской области (2 популяции), штат Аляска (1 популяция) и штат Висконсин (2 популяции) для исследования связи между Евразией и Северной Америкой. В исследовании было проанализировано 8 выборок с территории северной Пацифики, всего в анализ было включено 70 образцов. Видовая принадлежность определялась исходя из морфологических признаков, а также экологической приуроченности, описанных у Толмачева (1953). Идентифицировано три вида: *R. subarcticum* – это вид с преимущественно арктическим распространением, южнее встречающийся в горах, на границе леса с лиственницами и кедровым стлаником. *R. tomentosum* – это бореально-циркумполярный вид, преимущественно растущий в заболоченной местности. *R. groenlandicum* растёт на болотах и на влажных побережьях. На всем объеме материала была исследована изменчивость пяти некодирующих фрагментов хлоропластной ДНК (хпДНК): *trnH-psbA*, *trnV-ndhC*, K2R-K707, *atpB-rbcL*, *petB-petD* и фрагмента ядерной ДНК (ядДНК) ITS1. В качестве внешней

группы был использован образец *Therorhodium camtschaticum* (Pall.) Small. Расчет уровня дифференциации и распределения генетической изменчивости внутри и между популяциями (анализ молекулярной дисперсии, AMOVA) проводили в программе Arlequin v. 3.5.1.2. Построение сети родства гаплотипов и филогенетического древа проводили в программах Network v. 4.6.1.2 и Mr.Bayes.

Байесовский анализ полученных риботипов яДНК разделил все образцы на два кластера по преобладанию риботипа R1 или R2, отличающиеся тремя мутациями. Несколько образцов, отличавшихся одной мутацией от R1, имеют риботипы R1a (Висконсин) и R1b (Чукотка). Риботип R1 обнаружен в выборках из Аляски и Чукотки. В выборках из Магаданской области были обнаружены оба риботипа R1 и R2. Похожее распределение гаплотипов обнаружилось в результате анализа изменчивости хпДНК. Всего было обнаружено 12 гаплотипов. В выборках из Висконсина были обнаружены только два гаплотипа h3 и h4. Напротив, в выборке из Аляски были обнаружены «азиатские» гаплотипы h1, h5 и h6, а также «американские» гаплотипы h3 и h7. Гаплотип h1 встречается во всех выборках из Евразии, гаплотипы h5 и h6 - в двух выборках из Чукотки. Только в Магаданской области был обнаружен гаплотип h2. Также было обнаружено несколько редких гаплотипов. Сеть родства гаплотипов включает нескольких гаплогрупп, сформированных доминантным гаплотипом (h1 и h2) и несколькими генетически близкими редкими гаплотипами. Гаплотипы h1 и h2 различаются по семи мутациям, группа американских гаплотипов занимает промежуточное положение. На филогенетическом древе выделяется три клады, однако они имеют низкую поддержку. Дифференциация между всеми выборками составила 39%, а между тремя видами – менее 1% ($p < 0,05$).

Выявленные генетические варианты не являются видоспецифичными и имеют географически структурированное распространение. Один из самых частотных в Евразии гаплотипов h1 и риботип R1 объединяют выборки из Чукотки и Аляски. Гаплотип h2 и группа сестринских гаплотипов были обнаружены только в Евразии, гаплотипы h3, h4 и h7 – только в Северной Америке. Таким образом, распределение изменчивости хпДНК и яДНК отражает родство между популяциями в пределах географических регионов северо-востока Азии и северо-запада Америки, а относительно происхождения этих популяций можно предположить общего предка с ареалом в Берингии.

В силу низкого уровня генетической дифференциации следует пока воздержаться от признания генетических групп на любом таксономическом уровне, а скорее продолжить исследование данной группы с использованием дополнительных мультилокусных молекулярных маркеров.

Исследование было поддержано грантом РФФ № 23-24-00173, <https://rscf.ru/en/project/23-24-00173/>.

ПРИМЕЧАНИЯ

Толмачев А. И. К познанию евразийских видов рода *Ledum* L. // Ботанические материалы гербария БИН АН СССР. 1953. Т. 15. С. 197–207.

Усенко Н. В. Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока: справ. кн. науч. ред. С. Д. Шлотгауэр. 3-е изд., перераб. и доп. Хабаровск: Хабаровское книжное издательство, 2010. 270 с.

Hultén E. Outline of the History of Arctic and Boreal Biota during the Quaternary Period. In Foundations of Biogeography: Classic Papers with Commentaries. Edited by M. Lomolino, Dov F. Sax and J. Brown. Chicago: University of Chicago Press. 2004. 1328 p.

Judd W. S., & Kron K. A. *Rhododendron groenlandicum*. In Flora of North America Editorial Committee. Oxford: Oxford university press. 2009. Vol. 8. P. 459–460.

Savile D. B. Interrelationships of *Ledum* species and their rust parasites in Western Canada and Alaska // Canadian Journal of Botany. 1969. Vol. 47. P. 1085–1100.

УДК 574.3:591.52:636.7(571.56-25)

Яковлева М. Л., Шадрина Е. Г.

*Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН
г. Якутск, Россия*

СОЦИАЛЬНАЯ И ПОЛОВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ БЕЗНАДЗОРНЫХ СОБАК Г. ЯКУТСК

В ходе учетов 2011-2022 гг. оценивали социальную структуру, половой и возрастной состав населения безнадзорных собак г. Якутска. Отмечено повышение стайности в зимний период и быстрое обновление состава населения безнадзорных собак, что свидетельствует о наличии жесткого пресса абиотических факторов.

Ключевые слова: безнадзорные собаки, половозрастная структура, стайность, агрегация, тип городской среды, Якутск, Север.

Yakovleva M. L., Shadrina E. G.

*Institute for biological problems of cryolithozone SB RAS
Yakutsk, Russia*

SOCIAL AND AGE STRUCTURE OF STRAY DOGS POPULATION IN YAKUTSK

The social, sex and age structure of stray dogs' population in Yakutsk city were studied in 2011-2022. An increasing of the aggregation in winter and rapid renewal of stray dogs' population were noted. These facts indicate the presence of a hard press of abiotic factors.

Key words: stray dogs, sex and age structure, dogs' pack, aggregation, urban environment type, Yakutsk, North.

В последние десятилетия на территории Российской Федерации обострилась проблема ограничения численности безнадзорных собак. При этом надо учесть, что для разработки научно обоснованных мер по осуществлению контроля и регуляции численности животных необходимо знание популяционной структуры вида и закономерностей ее динамики. Для городских популяций *Canis familiaris* эта сторона биологии изучена явно недостаточно, что связано с трудностями проведения неинвазивных исследований на территории города достаточно крупного и потенциально опасного вида хищных млекопитающих.

Материал и методы исследований

В период 2013-2022 гг. проведено 25 учетов численности безнадзорных собак (в общей сложности 113 учетных дней), а также использованы фондовые материалы за 2011-2012 гг. Учет проводили путем трехкратного обхода территории модельных площадок с регистрацией и фотографированием всех собак; для анализа использовали только фото бесхозных животных. В местах концентрации собак проводили дополнительные визуальные наблюдения. Проанализировано 3706 фотографий, идентифицировано 2123 особи. Было выделено 4 типа городской среды: жилая много- и одно-двухэтажная застройки (86,6 % территории, 11,2 и 36,05 км² соответственно), и нежилая территория, в пределах которой выделены парковая (3,43 км²) и гаражно-складская (3,85 км²) зоны.

Для определения социальной структуры населения подсчитывали одиночных особей, территориальные (семейные) и брачные (сезонные) группы. Процент особей, вовлеченных в стаи, от общего числа собак условно назвали *коэффициентом стайности*, а также оценивали среднюю величину семейных и брачных групп. Определение половозрастной структуры рассчитано на основе визуальных наблюдений и анализа фотографий. Всех собак делили на особей моложе и старше 1 года, последних дифференцировали по полу. Идентификация половой принадлежности осуществлялась по вторичным половым признакам и поведенческим особенностям. Статистическая обработка материала проведена в программах MS Excel 2010 и STATISTICA 12.

Результаты и обсуждение

Определение половой принадлежности у собак с густой шерстью и развитым подшерстком дистанционно затруднено, поэтому нам удалось идентифицировать половую принадлежность 641 особи, что составило около 30 % выборки. В целом в населении собак-парий г. Якутска самцы численно преобладают над самками примерно в 2 раза. Это может быть связано с двумя группами факторов: с более высокой двигательной активностью или с более высокой выживаемостью самцов. Исследований по определению смертности безнадзорных собак не проводилось, в литературе такие данные также отсутствуют, поэтому однозначно говорить о дифференцированной смертности самок или самцов не представляется возможным. Относительно предположения о более высокой активности самцов можно отметить, что наиболее высокая доля самцов была зарегистрирована в 2021 г., в период роста численности

популяции, соотношение самки: самцы составило 1:2,76 (табл. 1), а паритетное соотношение полов отмечено в 2014 г., т.е. на следующий год после проведения мероприятий по безвозвратному отлову безнадзорных собак (табл. 1). Возможно, вспышки численности обусловлены, наряду с прочим, высокой сексуальной активностью и интенсивностью гона.

Особь, не достигшие половой зрелости, в популяции безнадзорных собак г. Якутска составили около 4,0% популяции. Можно предположить высокую смертность безнадзорных собак в первые годы жизни: по нашим наблюдениям средний размер выводка сразу по выходе из логова (в возрасте 1 мес.) составляет 5-6 особей, но уже к концу первого года жизни из них остается 1-2 сиблинга. Доля прибылых особей значительно варьирует по годам, причем отмечена статистически значимая положительная корреляция между долей щенков в текущем году и суммарной численностью безнадзорных собак на следующий год (коэффициент ранговой корреляции Спирмена $R = 0,76$, $p < 0,006$). Полная смена состава учитываемых особей в период наших исследований происходила за 3-4 года. Старые собаки в течение периода исследований не отмечены.

Таблица 1

Половая структура популяции собак-парий г. Якутск

| Год учета | Численность по городу | Половозрелых особей, n | Соотношение самцы : самки | Доля щенков, % |
|-----------|-----------------------|------------------------|---------------------------|----------------|
| 2011 | 2019 | 22 | 2,14:1 | 7,3 |
| 2012 | 2661 | 20 | 1,50:1 | 12,5 |
| 2013 | 4034 | 90 | 1,65:1 | 6,9 |
| 2014 | 2114 | 24 | 1,00:1 | 8,0 |
| 2015 | 2406 | 70 | 1,26:1 | 8,9 |
| 2016 | 1316 | 25 | 1,78:1 | 8,2 |
| 2017 | 1522 | 17 | 1,33:1 | 1,7 |
| 2018 | 774 | 39 | 1,44:1 | 5,0 |
| 2019 | 944 | 96 | 1,82:1 | 6,4 |
| 2020 | 1967 | 70 | 1,80:1 | 9,6 |
| 2021 | 3269 | 143 | 2,76:1 | 3,9 |
| 2022 | 897 | 25 | 1,50:1 | 7,5 |

Социальная структура населения безнадзорных собак. Как известно, пространственная структура большинства популяций характеризуется неравномерностью распределения особей, что, наряду с общими показателями плотности населения и половозрастной структуры, может оказывать лимитирующее влияние на выживаемость (Одум, 1986). Группирование в стаи безнадзорных собак на территории городов РФ отмечают многие исследователи (Рыбалко, 2007; Золина, 2011; Шамсувалеева, 2013; Наконечный, 2016). На территории г. Якутска доля стайных особей составила около 30% от исследованной выборки (632 особи при $n = 2123$), соответственно, доля одиночных особей составила около 70%. По годам эти показатели варьировали в пределах 14,2-44,2 и 55,8-85,8% (рис. 1). Наибольшая доля особей, состоящих

в группах, была зарегистрирована в 2021 г., наименьшая – в 2012-м (рис. 1). Средняя величина стаи за период 2011–2022 гг. составила в среднем 2,85 особи.

Стаи безнадзорных собак можно разделить на территориальные семейные и сезонные брачные группы. Территориальные семейные группы образуются на определенной территории для совместного добывания пищи, охраны территории и выведения потомства. Естественно, что способ добывания пищи оказывает существенное влияние на стайность. Многие авторы упоминают, что важную роль в существовании безнадзорных собак на городских территориях играет попрошайничество как способ добывания пищи (Березина, 2002; Макенов, 2007; Седова, 2007; Шамсувалеева, 2009). Наши исследования показали, что для г. Якутск такая форма поведения является скорее исключением, чем правилом.

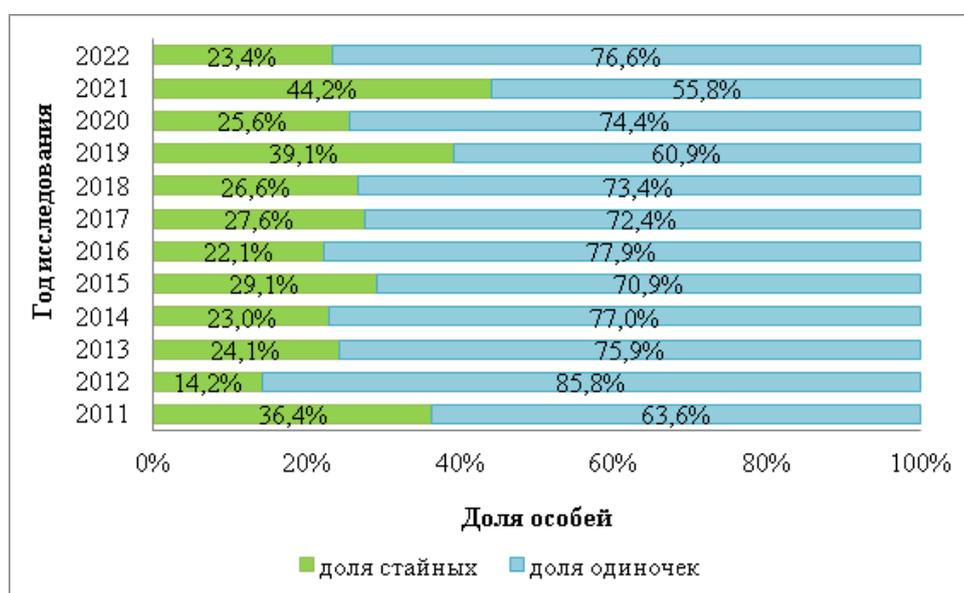


Рис. 1. Соотношение стайных и одиночных безнадзорных собак г. Якутска, 2011-2022 гг.

За весь период исследований в ходе учетных работ не было отмечено случаев попрошайничества (у учетчиков или в их присутствии), а также в ходе наших визуальных обследований в центре города. Возможно, эта черта объясняется особенностями отношения населения. В якутских селах традиционно даже хозяйские собаки – лайки и лайкоподобные беспородные, – чаще всего бегают свободно, причем, поскольку известна принадлежность определенному хозяину, посторонние их не прикармливают (т.к. это может быть расценено как попытка увести чужую собаку), и среди городского населения широко распространено примерно такое же безразличное отношение к свободно бегающим собакам. Редкие случаи подкормки собак, как правило, заключаются в оставлении объедков возле дома (подъезда) без прямого контакта с собакой. Собаки, со своей стороны, также избегают контактов, даже с подкармливающими их людьми. Периодические отловы и безвозвратное изъятие способствовали развитию недоверчиво-настороженного отношения безнадзорных собак к человеку. Этологические наблюдения показали, что

бездзорные собаки г. Якутска в отношении людей в основном проявляют индифферентное отношение; как следствие, основная стратегия пищевого поведения – собирательство. По нашим наблюдениям, в зимний период для совместного поиска пищи собаки обходят большие территории, довольно часто во главе группы находится одна особь, чаще всего крупный самец, за которым идут остальные. Такой тип поведения отмечается у диких псовых, например, у волка (Бибиков, 1985; Бондарев, 2013).

Среди семейных групп часто регистрировались стаи во главе с одной самкой и потомством, реже – самка, самец и потомство. Также встречались группы из 2 особей, в ряде случаев сходство морфологических показателей позволяет предположить, что это сиблинги одного помета.

Образование сезонных брачных групп связано с повышением активности в периоды гона, причем неоднократно наблюдалось непостоянство стаи в весенний и осенний периоды, когда особи, зарегистрированные на одной учетной площадке в составе стаи, могли спустя некоторое время наблюдаться в составе другой более крупной группировки. В периоды половой активности количество собак в одной стае могло достигать до 12 особей.

Влияние типа городской среды на социальную структуру бездзорных собак. В зависимости от типа среды и, как следствие, условий обитания, наибольшая доля стайных особей отмечается в гаражно-складской зоне – 82,1%, причем это исключительно территориальные группы (рис. 2). К благоприятным условиям данного типа городской среды следует отнести доступность кормовой базы и наличие укрытий, а также относительно низкий фактор беспокойства со стороны человека. У бездзорных собак в целом, как правило, хорошо выражена территориальность (совместная охрана территории и изгнание пришлых особей), и в гаражно-складской зоне она была выражена наиболее ярко.

Наибольшая доля одиночных особей наблюдается в парковой и жилой многоэтажной зонах (83,3 и 71,8% соответственно; рис. 2). Парковая зона г. Якутска представляет собой трансформированный природный биотоп с крайне низкими защитными и кормовыми условиями – сосняк мертвопокровный. Выровненность микрорельефа, отсутствие кустарникового яруса и захламленности приводят к отсутствию мест для укрытий и выведения потомства. Подкормка со стороны людей и питание на местах сбора пищевых отходов возможны только в короткий период, когда начинают работать летние кафе и киоски по продаже еды (не более 4-4,5 месяцев в году).

В многоэтажном типе среды чаще регистрируются молодые особи, покинувшие семейную группу и находящиеся в поисках собственной территории, собирание в большие стаи имеет место в основном в периоды гона. Семейные территориальные группы здесь имеются, но более высокая степень благоустройства территории обуславливает меньшую обеспеченность кормовыми ресурсами и, как следствие, большую площадь индивидуальных участков, т.е. меньшую плотность населения в данном типе среды в целом (Яковлева и др., 2021).

Для населения безнадзорных собак г. Якутска характерно повышение стайности в зимний период: до 17,9%, тогда как осенью она составляет 7,4 %, а в летнее и весеннее время доля стайных собак снижается до 3,1 и 1,7 % соответственно. Многофакторный дисперсионный анализ показал влияние типа среды ($F_5 = 13,99$; Тьюки-тест $p < 0,001$) и сезона года ($F_3 = 6,52$; $p < 0,001$) на стайность безнадзорных собак. Это объясняется тем, что повышение агрегированности в холодное время года облегчает выживание безнадзорных собак – как при поиске пищи, так и при обустройстве ночлега за счет повышения температуры среды в логове. Возможно также, что размер группы играет роль при охране и поддержании границ участка обитания стаи.



Рис. 2. Соотношение стайных особей к одиночным в разных типах среды г. Якутска, 2011-2022 гг.

Таким образом, в популяции безнадзорных собак г. Якутска соотношение самцов и самок составило 1,8:1, репродуктивный прирост популяции варьировал от 2 до 12%, причем выявлено статистически значимое влияние интенсивности репродукции на численность безнадзорных собак в следующем году. Среди безнадзорных собак г. Якутска встречаются как стайные особи, совместно занимающиеся поиском пищи и охраной территории, так и ведущие одиночный образ жизни, соотношение одиночных и стайных особей составило примерно 2:1. Среди стайных собак выделяются территориальные семейные и сезонные брачные группы. Территориальные группы чаще приурочены к зонам с хорошими трофическими и защитными условиями – одно-двухэтажной и жилой гаражно-складской.

В условиях северного города отмечена полная смена населения безнадзорных собак за 3-4 года, невысокий процент сеголетков и отсутствие престарелых особей, что является косвенными доказательствами высокой смертности. Агрегированность населения безнадзорных собак возрастет в зимнее время, что является приспособлением к совместному переживанию неблагоприятных периодов.

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

Березина Е. С. Популяционная структура, особенности поведения и морфологии свободноживущих собак и кошек и значение этих животных в эпизоотических и эпидемических процессах при бешенстве, токсокарозе и токсоплазмозе: автореф. дисс. ... д-ра биол. наук: 03.02.08. Новосибирск, 2013. 40 с.

Березина Е. С. Биология собак и их значение в поддержании токсокароза в антропических очагах (на примере г. Омска): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.08. Омск, 2000. 22 с.

Березина Е. С. Экология собак городских популяций. Классификация экологических групп, численность, популяционная структура, коммуникации (на модели города Омска и области) // Ветеринарная патология. 2002. № 1. С. 132–135.

Бибиков Д. И., Кудактин А. Н., Филимонов А. Н. Волк. Происхождение, систематика, морфология, экология. М.: Наука, 1985. 606 с.

Бондарев А. Я. Волки Западной Сибири: численность, распределение и загрязненность. М.: Центрохотконтроль, 2013. 248 с.

Золина Н. Ф. Особенности экологии популяций бродячих собак в городе Пензе // Известия ПГПУ им. В. Г. Белинского. 2011. № 25. С. 195–198.

Макенов М. Т. Экологическая характеристика синантропных собак-парий: автореф. дисс. канд. биол. наук: 03.00.16. Омск, 2007. 16 с.

Мычко Е. Н., Сотская М. Н., Бельский В. А. Поведение собаки. Пособие для собаководов. М.: Аквариум-Принт, 2009. 400 с.

Наконечный Н. В., Ибрагимова Д. В. Поведенческие особенности бродячих собак города Сургута // Вестник КрасГАУ. 2016. №12. С. 158–165.

Одум Ю. Экология, в 2-х т. Т. 2. М.: Мир, 1986. 376 с.

Рыбалко В. А. Учет безнадзорных собак в г. Петрозаводске. Оценка многолетней динамики численности // Междунар. Движение Реалистической Зоозащиты. 2007. URL: <http://www.real-ap.ru/node/771.html> (дата обращения: 19.12.2018).

Седова Н. А. Экологический анализ населения бродячих собак в городах Карелии: дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.16, 03.00.08. Петрозаводск, 2007. 130 с.

Шамсувалеева Э. Ш. Особенности экологии собак в условиях г. Казани и его окрестностей: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.16. М., 2009. 23 с.

Шамсувалеева Э. Ш., Рахимов И. И. Особенности экологии бродячих собак в условиях города Казани и его окрестностей. Казань: Новое знание, 2013. 168 с.

Яковлева М. Л., Сидоров М. М., Данилов В. А., Шадрин Е. Г. Численность и распределение по территории безнадзорных собак в разных типах городской

среды (на примере г. Якутск) / М. Л. Яковлева, // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2021. Т. 26. № 1. С. 116–129.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ Н. В. ГЛОТОВА

Перед работами, оцифрованными и размещенными на сайте ИЭРиЖ (<https://ipae.uran.ru/memorial/n.v.glotov/publications>), приведены номера ЭАНП.

1964

4847. Частоты пороков развития у новорожденных по Верх-Исетскому району города Свердловска в 1956-1963 гг. / Н.В. Глотов // «Физиология и патология раннего детского возраста»: материалы итоговой науч. сес., посвящ. проблеме ..., 20-22 апр. 1964 г. [г. Свердловск] / Свердлов. НИИ охраны материнства и младенчества Минздрава РСФСР; отв. ред. Р.А. Малышева. – Свердловск, 1964. – С. 31-34.

1965

К методике популяционно-гератологических исследований / Н.В. Глотов // Тезисы докладов I научной сессии / Акад. мед. наук СССР. Ин-т мед. радиологии. – Обнинск, 1965. – С. 27-28.
4848. О методике учета и оценке динамики частоты пороков развития у человека / Н.В. Глотов // Вестник АМН СССР. – 1965. – № 9. – С. 22-25.
4897. Семинар по проблемам теоретической биологии: [14-18 июня 1965 г., подмосков. лагерь МГК ВЛКСМ «Восход»] / Н.П. Бочков, Н.В. Глотов // Медицинская радиология. – 1965. – № 11. – С. 92-94.

1966

Влияние ионизирующих излучений на первичное нерасхождение хромосом у дрозофилы / Н.В. Глотов // Вопросы экспериментальной и клинической рентгенорадиологии: тез. докл. к науч. сес. молодых ученых, 12-15 дек. 1966 г. / Центр. науч.-исслед. рентгено-радиол. ин-т МЗ СССР. – Л., 1966. – С. 71.
5032. Некоторые вопросы радиационной генетики / Н.В. Тимофеев-Ресовский, В.И. Иванов, Н.В. Глотов // Актуальные вопросы современной генетики / под ред. и предисл. С.И. Алиханяна. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1966. – С. 412-433.

1967

4902. Über den Einfluss der genetischen Faktoren und der gamma-Bestrahlung auf das primäre und sekundäre Nichttrennen der X-Chromosomen bei *Drosophila melanogaster* / N.W. Glotoff, Yu.M. Svirezhev, N.W. Timofeeff-Ressovsky // *Studia biophysica*. – 1967. – Н. 4. – S. 321-327.
4881. Über die Wirkung der gamma-Bestrahlung auf das primäre Nichttrennen der X-Chromosomen bei *Drosophila melanogaster* / N.W. Glotoff, N.W. Timofeeff-Ressovsky // *Studia biophysica*. – 1967. – Н. 1. – S. 27-31.
4763. Анеуплоидия, возникающая в мейозе у животных и человека / Н.П. Бочков, Н.В. Глотов // Генетика. – 1967. – № 3. – С. 171-182.
4764. Влияние генотипа на частоту радиационно-индуцированной анеуплоидии в оогенезе *Drosophila melanogaster*. I. Кольцевая X-хромосома / Н.В. Глотов, А.Г. Сушкин // Генетика. – 1967. – № 8. – С. 60-64.
Влияние генотипа на частоту радиационно-индуцированной анеуплоидии в оогенезе *Drosophila melanogaster*: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Глотов Николай Васильевич; Ин-т общ. генетики АН СССР. – М., 1967. – 23 с.
Сравнение частот радиационно-индуцированной анеуплоидии в некоторых культурах дрозофилы / Н.В. Глотов // Материалы научной конференции молодых ученых, посвященной 50-летию советской власти / Ин-т мед. радиологии АМН СССР. – Обнинск, 1967. – С. 56.

1968

4765. Влияние генотипа на частоту радиационно-индуцированной анеуплоидии в оогенезе *Drosophila melanogaster*. 2. Гетерозиготные инверсии в X и II хромосомах / Н.В. Глотов, В.А. Семенова // Генетика. – 1968. – Т. 4, № 2. – С. 124-127.
4742. Влияние генотипа на частоту радиационно-индуцированной анеуплоидии в оогенезе *Drosophila melanogaster*. 3. Claret-nondisjunctional / Н.В. Глотов // Генетика. – 1968. – Т. 4, № 4. – С. 60-63.
4766. Влияние генотипа на частоту радиационно-индуцированной анеуплоидии в оогенезе *Drosophila melanogaster*. 4. Вторичное нерасхождение X-хромосом / Н.В. Глотов // Генетика. – 1968. – Т. 4, № 6. – С. 55-61.
4767. Влияние генотипа на частоту радиационно-индуцированной анеуплоидии в оогенезе *Drosophila melanogaster*. 5. Гипотеза, объясняющая различие между кривыми доза-эффект / Н.В. Глотов // Генетика. – 1968. – Т. 4, № 7. – С. 24-29.
4856. Генетика популяций и эволюция / Н.В. Тимофеев-Ресовский, Н.В. Глотов // Генетика: наука и практика / сост. В.Ф. Мирек. – М.: Знание, 1968. – Вып. 2. – С. 55-59. – (Новое в жизни, науке, технике. Сер. «Биология»).

1969

4795. Действие ионизирующих излучений на клетки различных компонентов развивающейся коры мозжечка крыс / Ю.В. Корогодина, Н.В. Глотов, В.М. Дубровина // Радиобиология. – 1969. – Т. 9, № 5. – С. 742-747.
4769. Зависимость частоты радиационно-индуцированной анеуплоидии от длины хромосом у *Drosophila melanogaster*. 1. X-хромосома и хромосомы четвертой пары / Р.К. Закиев, Н.В. Глотов // Генетика. – 1969. – Т. 5, № 11. – С. 99-105.
4768. Кибернетические методы в количественной генетике / Х. Аренс, К Беллман; пер.: Н.В. Глотов, Ю.М. Свиричев // Генетика. – 1969. – Т. 5, № 10. – С. 154-168.

1970

4828. Биометрия / Н.В. Глотов, А.А. Ляпунов, Н.В. Тимофеев-Ресовский // Большая советская энциклопедия. – 3-е изд. – М., 1970. – Т. 3. – С. 358.
- Влияние гамма-облучения на вторичное нерасхождение X и четвертых хромосом у самок дрозофилы / Р.К. Закиев, В.А. Яковлев, Н.В. Глотов // Материалы научной конференции молодых ученых, посвященной 100-летию со дня рождения В.И. Ленина / АМН СССР, Ин-т мед. радиологии; гл. ред. П.П. Филатов. – Обнинск, 1970. – С. 57-58.
4894. Изучение популяций скального дуба / Н.В. Глотов // Научно-отчетная конференция кафедры генетики и селекции, (дек. 1970 г.) / МГУ, Биол.-почв. фак-т. – [М.: Биол.-почв. фак-т МГУ, 1970]. – С. 21. – *Список публикаций Н.В. Глотова по темам докладов на с.: 22-24, 31, 33.*
4770. О корреляции между анеуплоидией и [другими] эффектами облучения. 1. Хромосомные мутации / В.А. Семенова, В.А. Мглинец, Н.В. Глотов // Генетика. – 1970. – Т. 6, № 4. – С. 165-169.
4900. О корреляции радиационно-индуцированной анеуплоидии по разным парам хромосом у дрозофилы / Н.В. Глотов, Р.К. Закиев // Материалы научной конференции молодых ученых, посвященной 100-летию со дня рождения В.И. Ленина / АМН СССР, Ин-т мед. радиологии; гл. ред. П.П. Филатов. – Обнинск, 1970. – С. 37-38.
4883. Поведение негомологичных хромосом в оогенезе при облучении / Н.В. Глотов // Научно-отчетная конференция кафедры генетики и селекции, (дек. 1970 г.) / МГУ, Биол.-почв. фак-т. – [М.: Биол.-почв. фак-т МГУ, 1970]. – С. 6. – *Список публикаций Н.В. Глотова по теме докладов на С.: 22-24, 31, 33.*

1971

4829. Вид / Н.В. Тимофеев-Ресовский, Н.В. Глотов, В.И. Иванов // Большая советская энциклопедия. – 3-е изд. – М., 1971. – Т. 5. – С. 28-29.

4830. Видообразование / Н.В. Тимофеев-Ресовский, Н.В. Глотов, В.И. Иванов // Большая советская энциклопедия. – 3-е изд. – М., 1971. – Т. 5. – С. 35.
4773. Генетические и соматические эффекты рентгеновских лучей и быстрых нейтронов (опыты на арабидопсисе и дрозофиле) / Н.В. Тимофеев-Ресовский, Е.К. Гинтер, Н.В. Глотов, В.И. Иванов // Генетика. – 1971. – Т. 7, № 4. – С. 42-52.
4827. Изучение радиационно-индуцированной анеуплоидии в культуре лейкоцитов периферической крови / М.М. Антошина, Н.В. Глотов; редкол. журн. «Радиобиология». – М., 1971. – 23 с. – Деп. в ВИНТИ, № 2784-71.
4802. Изучение эффекта температурного последствия на частоту вторичного нерасхождения и потери X-хромосом при облучении самок дрозофилы / М.М. Тихомирова, Н.В. Глотов // Исследования по генетике: межвуз. сб. / под общ. ред. М.Е. Лобашова. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1971. – [Сб.] № 4. – С. 49-53.
4801. К истории дубовых лесов Северо-Западного Кавказа / А.В. Верещагин, Н.В. Глотов, Л.Ф. Семериков // Биосфера и ее ресурсы. – М.: Наука, 1971. – С. 218-236.
4771. О генетической гетерогенности популяции скального дуба (*Quercus petraea* Liebl.) / Л.Ф. Семериков, Н.В. Глотов // Генетика. – 1971. – Т. 7, № 1. – С. 42-48.
4772. Оценка изоляции в популяциях скального дуба (*Q. petraea* Liebl.) / Л.Ф. Семериков, Н.В. Глотов // Генетика. – 1971. – Т. 7, № 2. – С. 65-71.
4818. Strahlenphysikalische Untersuchungen an *Drosophila melanogaster*. 3. Vergleich der Wirksamkeit von Rontgenstrahlen und schnellen Neutronen auf das primare und sekundare Nichttrennen der X-Chromosomen / N.W. Glotoff, W. Berg, Yu.I. Bubnov, E.V. Chadov, G. Erzgraber, K. Regel, N.W. Timofeeff-Resovsky // Studia biophysica. – 1971. – Bd. 29. – S. 217-224.

1972

4774. Зависимость частоты радиационно-индуцированной анеуплоидии от длины хромосом у *Drosophila melanogaster*. 2. X-хромосомы и хромосомы дупликации X-четвертая / Н.В. Глотов, Р.К. Закиев // Генетика. – 1972. – Т. 8, № 2. – С. 76-81.
4831. Изменчивость / Н.В. Тимофеев-Ресовский, Е.К. Гинтер, Н.В. Глотов, В.И. Иванов // Большая советская энциклопедия. – 3-е изд. – М., 1972. – Т. 10. – С. 75-77.
- Изучение популяций скального дуба на Северо-Западном Кавказе / Л.Ф. Семериков, Н.В. Глотов, А.В. Верещагин // Второй съезд Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова, Москва, 31 янв. - 5 февр. 1972 г.: тез. работ. – М.: Наука, 1972. – Выставка 1: Общая и молекулярная генетика, вып. 2. – С. 95.
4701. Популяция как естественно-историческая структура / Н.В. Глотов // Второй съезд Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова, Москва, 31 янв. - 5 февр. 1972 г.: Пленарные заседания (тез. докл.); Симпозиумы (тез. докл.) / ред.-изд. комис.: Е.Е. Погосянц (председатель) [и др.]. – М.: Наука, 1972. – С. 66-67.

1973

1138. Очерк учения о популяции / Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.В. Яблоков, Н.В. Глотов. – М.: Наука, 1973. – 277 с.

1975

4857. Естественно-исторические, генетические и математические аспекты биопродуктивности / В.В. Галицкий, Н.В. Глотов, А.С. Комаров, А.Н. Тюрюканов // Имитационное моделирование и экология: материалы подгот. семинара СКОПЕ по проекту № 5 «Имитационное моделирование», Москва, 15-16 нояб., 1974 г. / Науч. ком. по проблемам окруж. среды Междунар. Совета Науч. Союзов; отв. науч. ред. Т.Г. Гильманов. – М.: Наука, 1975. – С. 18-25.

4787. Естественно-историческое и популяционное исследование скального дуба (*Quercus petraea* Liebl.) на Северо-Западном Кавказе / Н.В. Глотов, Л.Ф. Семериков, А.В. Верещагин // Журнал общей биологии. – 1975. – Т. 36, № 4. – С. 537-554.

4832. Популяционная генетика / Н.В. Глотов // Большая советская энциклопедия. – 3-е изд. – М., 1975. – Т. 20. – С. 365.

4824. Популяционная изменчивость дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) на Кавказе / В.А. Шутилов, Н.В. Глотов, Л.Ф. Семериков // XII Международный ботанический конгресс, 3-10 июля, 1975: тез. докл. – Л.: Наука, 1975. – Т. 1. – С. 34.

4833. Популяция / Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.В. Яблоков, Н.В. Глотов // Большая советская энциклопедия. – 3-е изд. – М., 1975. – Т. 20. – С. 365-366.

4880. Популяция как естественно-историческая структура / Н.В. Глотов // Генетика и эволюция природных популяций растений / Дагестан. фил. АН СССР; отв. ред. М.М. Магомедмирзаев. – Махачкала, 1975. – Вып. 1: Вопросы общей теории и количественной фенетики. – С. 17-25.

1976

1420. Теория отбора в популяциях растений: [коллектив. моногр.] / АН СССР, Сиб. отд., Ин-т цитологии и генетики; отв. ред.: Л.В. Хотылева, З.С. Никоро, В.А. Драгавцев. – Новосибирск: Наука, 1976. – 270 с. – Из содерж.: Гл. 2: Принципы биометрии / Н.В. Глотов. – С. 22-48; Гл. 6: Популяционно-генетическая интерпретация статистического анализа количественных признаков / Л.А. Животовский, Н.В. Глотов. – С. 81-93.

1977

1379. Большой практикум по генетике животных и растений / М.М. Асланян, Н.В. Глотов, С.И. Янушкевич, С.А. Гостимский. – 2-е изд. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977. – 103 с. – Из содерж.: Большой практикум по генетике животных и растений на кафедре генетики и селекции МГУ / Н.В. Глотов. – С. 3-9; Радиационно-индуцированные мутации у дрозофилы / Н.В. Глотов. – С. 21-43.

1084-058. К эволюции робуроидных дубов / Л.Ф. Семериков, Н.В. Глотов // Записки Свердловского отделения Всесоюзного ботанического общества / АН СССР, Урал. науч. центр; отв. ред.: П.Л. Горчаковский, Г.В. Заблуда. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977. – Вып. 7: Геоботаника, экология и морфология растений на Урале. – С. 58-68.

4808. Теоретические предпосылки математического моделирования почвенно-биогеоценотических процессов / В.В. Галицкий, Н.В. Глотов, А.Н. Тюрюканов // Почвоведение и агрохимия (проблемы и методы): тез. докл. к V делегат. съезду Всесоюз. о-ва почвоведов (11–16 июля 1977 г., Минск) / отв. ред. И.В. Иванов. – Пушкино, 1977. – С. 203-208.

Grundriss der Populations lehre / N.W. Timofeeff-Ressovsky, A.V. Jablokov, N.V. Glotov. – Jena, VEB G. Fischer Verlag, 1977. – 266 s.

1978

4820. Естественно-историческая дифференциация территории и популяционная изменчивость растений / Н.В. Глотов, М.М. Магомедмирзаев // XIV Международный генетический конгресс, Москва, 21-30 авг. 1978: пленар. заседания, симпозиумы: тез. докл. / редкол.: Д.К. Беляев (гл. ред.). [и др.]. – М.: Наука, 1978. – С. 96-97.

4805. Изменчивость дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в Дагестане / Н.В. Глотов, Л.Ф. Семериков // Проблемы эволюционной и популяционной генетики: (материалы выезд. Сес. Секции эволюц. и популяц. генетики Науч. совета по проблемам генетики и селекции АН СССР) / Дагестан. фил. АН СССР; отв. ред. М.М. Магомедмирзаев. – Махачкала, 1978. – С. 78-85.

4821. Изменчивость опушения сидячецветных дубов Дагестана / Л.Ф. Семериков, Н.В. Глотов // XIV Международный генетический конгресс, Москва, 21-30 авг. 1978: секцион.

заседания: тез. докл. / редкол.: Д.К. Беляев (гл. ред.). [и др.]. – М.: Наука, 1978. – Ч. 2, секции 21-32. – С. 57.

4775. Изучение механизмов образования диплоидных яйцеклеток у *Drosophila melanogaster* / О.В. Кузнецова, Н.В. Глотов // Генетика. – 1978. – Т. 14, № 3. – С. 463-469.

4904. Принципы построения биологической программы работ по охране окружающей среды / Н.В. Глотов, С.Г. Инге-Вечтомов // Рациональное использование природных ресурсов и охрана окружающей среды: межвуз. сб. / М-во высш. и сред. образования, Ленинград. политехн. ин-т – Л., 1978. – Вып. 2. – С. 5-8.

Population genetics of *Arabidopsis* in the West Pamir Alai USSR. Rep. 1. Comparative characteristic of the *Arabidopsis* populations on the hissar mountain ridge / P.D. Usmanov, V.I. Muzyka, I.G. Mednik, N.V. Glotov, V.A. Shevchenko, S.A. Famelis // *Arabidopsis Information Service*. – 1978. – Vol. 15. – P. 110-117.

1979

4798. Изменчивость дуба восточного *Q. macranthera* Fisch. et Mey в Дагестане / Л.Ф. Семериков, Н.В. Глотов // Популяции растений (генет. и цитогенет. структура): межвуз. сб. / редкол.: Т.С. Фадеев (отв. ред.) [и др.]. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1979. – С. 179-189.

4859. Изучение природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. в Предуралье / Н.В. Глотов, И.Т. Папонова // Успехи биометрии и бионики / под ред.: М.М. Тихомировой, А.И. Короткина. – Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1979. – С. 32-42. – (Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей; т. 73, вып. 5).

4858. О генетической гетерогенности популяций / Н.В. Глотов // Доклады МОИП. Общая биология (1-е полугодие 1977 г.). – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1979. – С. 59-61.

4814. О генетической гетерогенности природных популяций по количественным признакам / Н.В. Глотов // Проблемы экологии Прибайкалья: (тез. докл. к респ. совещ., Иркутск, 10-13 сент. 1979 г.). – Иркутск, 1979. – [Ч.] 1: Эколого-генетические вопросы функционирования природных систем; [Ч.] 2. Математическое моделирование экосистем и популяций. – С. 39-41.

1386-134. О генетической изменчивости популяций дуба черешчатого / Л.Ф. Семериков, Н.В. Глотов // Вопросы генетики и селекции на Урале и в Зауралье: (информ. материалы) / Ин-т экологии растений и животных, Урал. Науч. Центр, АН СССР; отв. ред. С.А. Мамаев. – Свердловск, 1979. – С. 134-137.

4796. Определение ошибки измерений признаков листа дуба / Н.В. Глотов, Е.В. Виноградова // Исследования роли биологически активных факторов в экспериментальном мутагенезе: межвуз. темат. сб. науч. работ / Мордов. гос. ун-т.; редкол.: Н.Ф. Санаев [и др.]. – Саранск: Мордов. гос. ун-т, 1979. – С. 20-24.

4882. Программа курса «Математические методы в генетике» для студентов 3 курса дневного отделения и 4 курса вечернего отделения: 36 часов / Н.В. Глотов, Н.М. Салтыкова // Учебные программы кафедры генетики и селекции: утв. Предметной комис. по спец. «Генетика» 26 марта 1979 г. / Ленингр. гос. ун-т. – Л.: ЛГУ, 1979. – Ч. 1: 1-4 курс. – С. 19-22.

1980

4739. Изменчивость сидячецветных дубов Дагестана / Л.Ф. Семериков, Н.В. Глотов // Экология. – 1980. – № 4. – С. 25-37. – Eng. trans.:

4759. Variability of Sessile Oaks in Dagestan / L.F. Semerikov, N.V. Glotov // *The Soviet Journal of Ecology*. – 1980. – Vol. 11, n 4. – P. 213-223.

4776. Отбор на увеличение числа брюшных щетинок в высокоинбредных линиях НА и ВА *Drosophila melanogaster* / Н. Хугуто, Н.В. Глотов, Л.З. Кайданов // Генетика. – 1980. – Т. 16, № 7. – С. 1228-1233.

5056. Сергей Сергеевич Четвериков (1880-1959) / Н.В. Тимофеев-Ресовский, Н.В. Глотов // Выдающиеся советские генетики: сб. биограф. очерков / под ред. Д.К. Беляев, В.И. Иванов. – М.: Наука, 1980. – С. 69-76.

1981

4822. Анализ популяционной изменчивости дубов Дагестана по количественным признакам / Н.В. Глотов, Л.Ф. Семериков, Л.А. Животовский // Экологическая генетика растений и животных: тез. докл. Всесоюз. конф. (8-10 июня 1981 г.) / А.А. Жученко (отв. ред.) [и др.]. – Кишинев: Штиинца, 1981. – Ч. 1. – С. 183.
4800. Естественно-историческая дифференциация территории и популяционная изменчивость растений / Н.В. Глотов, М.М. Магомедмирзаев // Вопросы общей генетики: тр. XIV Междунар. генет. конгр., Москва, 21-30 авг. 1978 г. / отв. ред. Ю.П. Алтухов. – М.: Наука, 1981. – С. 45-52.
4803. Очерк развития отечественной популяционной генетики / Н.В. Глотов // Исследования по генетике: межвуз. сб. / отв. ред. С.Г. Инге-Вечтомов. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1971. – [Сб.] № 9. – С. 81-105.
4849. Полиморфизм по окраске цветка в природных популяциях *Primula sibtorpii* Hoffm. / Н.В. Глотов, Г.И. Арнаутова // Ботанические и генетические ресурсы флоры Дагестана / Дагестан. фил. АН СССР. – Махачкала, 1981. – С. 81-89.
4793. Популяционная структура *Quercus robur* (Fagaceae) на Кавказе / Н.В. Глотов, Л.Ф. Семериков, В.С. Казанцев, В.А. Шутилов // Ботанический журнал. – 1981. – Т. 66, № 10. – С. 1407-1418.

1982

1421. Биометрия: учеб. пособие / Н.В. Глотов, Л.А. Животовский, Н.В. Хованов, Н.Н. Хромов-Борисов; под ред. М.М. Тихомировой. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1982. – 262 с. – *Есть подготовленный макет для переиздания: 1424. Биометрия / Н.В. Глотов, Л.А. Животовский, Н.В. Хованов, Н.Н. Хромов-Борисов – [2-е изд.] – Б/М: Б/И, Б/Г. – [380] с.*
4819. Изменчивость количественных признаков в природных популяциях / Н.В. Глотов // IV съезд ВОГиС им. Н.И. Вавилова, Кишинева, 1-5 февр. 1982 г.: тез. симп. докл. / редкол.: Н.П. Бочков (отв. ред.) [и др.]. – М.: Наука, 1982. – С. 38-39.
4823. Моделирование пространственной генотипической структуры популяций древесных / В.В. Галицкий, Н.В. Глотов, А.С. Комаров, А.А. Крылов, Л.Ф. Семериков // Эволюционная генетика (к 100-летию со дня рождения Ю.А. Филипченко): межвуз. сб. / под ред. С.Г. Инге-Вечтомова. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1982. – С. 141-159.

1983

1383. Генетическая гетерогенность природных популяций по количественным признакам: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.15 / Глотов Николай Васильевич; Ленингр. гос. ун-т. – Л., 1983. – 33 с.
- 5829-187. Количественная оценка взаимодействия генотип-среда в природной популяции / Н.В. Глотов // [Первые] Чтения памяти Н.В. Тимофеева-Ресовского: [тр. симп. по соврем. проблемам биол., Ереван, 25-27 мая, 1983 г. / АН Армян. ССР; отв. ред. Р.Р. Атаян. – Ереван: Изд-во АН Армян. ССР, 1983. – С. 187-199.
4777. Общая приспособленность и количественные морфологические признаки у *Drosophila melanogaster* / В.В. Тишкин, Н.В. Глотов // Генетика. – 1983. – Т. 19, № 4. – С. 622-627.
4761. Оценка генетической гетерогенности природных популяций: количественные признаки / Н.В. Глотов // Экология. – 1983. – № 1. – С. 3-10. – Eng. trans.:
4760. Estimation of genetic heterogeneity in natural populations: quantitative traits / N.V. Glotov // The Soviet Journal of Ecology. – 1983. – Vol. 14, n 1. – P. 1-7.
4844. Популяційна генетика / М.В. Глотов // Українська радянська енциклопедія. – 2-е вид. – Київ: Головна редакція Української радянської енциклопедії, 1983. – Т. 9. – С. 8-9. – на укр. яз.

4785. Проявление аномалий жилкования крыла у теплоустойчивой линии *Drosophila melanogaster* при разных температурах развития / М.Г. Пешева, Н.В. Глотов // Вестник Ленинградского университета. Сер. 3, Биология. – 1983. – № 21, вып. 4. – С. 81-85.

4788. Эколого-генетическое исследование овсяницы Воронова в Дагестане / Н.В. Глотов, В.В. Гриценко // Журнал общей биологии. – 1983. – Т. 44, № 6. – С. 823-830.

On the link between the wing anomalies and the variability of some quantitative features in wild populations of *Drosophila melanogaster* / M. Pesheva; N. Glotov, V. Tarakanov // Godishnik na Sofiiskiia Universitet «Kliment Okhridski» Biologicheski Fakultet Kniga 1. Zoologiya – 1983. – Т. 77, № 1. – С. 79-86.

1984

4786. Аномалии жилкования крыла и количественные морфологические признаки в природной популяции *Drosophila melanogaster* / Н.В. Глотов, М.Г. Пешева // Вестник Ленинградского университета. Сер. 3, Биология. – 1984. – № 9, вып. 2. – С. 101-104.

4743. Изменчивость природных популяций овсяницы Воронова в Дагестане / В.В. Гриценко, Н.В. Глотов, Л.А. Животовский // Экология. – 1984. – № 1. – С. 8-14. – Eng. trans.:

4744. Variability of natural populations of the Fescue *Festuca woronowii* in Dagestan / V.V. Gritsenko, N.V. Glotov, L.A. Zhivotovskii // The Soviet Journal of Ecology. – 1984. – Vol. 15, n 1. – P. 6-12.

4791. Линия *Drosophila melanogaster*, предназначенная для оценки компонентов приспособленности популяций / О.В. Кузнецова, В.В. Тишкин, И.В. Иванченко, Н.В. Глотов // Цитология и генетика. – 1984. № 4. – С. 290-294.

4806. Разнообразие норм реагирования генотипов в природной популяции / Н.В. Глотов // Микроэволюция: сб. тез. I Всесоюз. конф. по проблемам эволюции / отв. ред.: А.В. Яблоков, Э.И. Воробьев. – М., 1984. – С. 8-9.

1985

4789. Норма реакции генотипа и взаимодействие генотип-среда в природной популяции / Н.В. Глотов, В.В. Тараканов // Журнал общей биологии. – 1985. – Т. 46, № 6. – С. 760-770.

4778. [Рецензия] / Н.В. Глотов, Л.А. Животовский // Генетика. – 1985. – Т. 21, № 1. – С. 174. – Рец. на кн.: Гинзбург Э.Х., Никоро З.С. Разложение дисперсии и проблемы селекции. – Новосибирск: Наука, 1982. – 168 с.

1423. Сборник задач по биометрии / Н.В. Глотов, А.А. Филатов, Н.Н. Хромов-Борисов. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1985. – 79 с. – *Пособие к практическим занятиям по курсу биометрии, дополняющее учебное пособие: 1421. Биометрия: учеб. пособие / Н.В. Глотов, Л.А. Животовский, Н.В. Хованов, Н.Н. Хромов-Борисов; под ред. М.М. Тихомировой. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1982. – 262 с.*

4845. Харді-Вайнберга формула / М.В. Глотов // Українська радянська енциклопедія. – 2-е вид. – Київ: Головна редакція Української радянської енциклопедії, 1985. – Т. 12. – С. 92. – на укр. яз.

1986

4745. Анализ структуры внутрипопуляционной изменчивости количественных признаков / Н.В. Глотов, В.В. Тараканов, Л.А. Гриценко, М.И. Рахман // Экология. – 1986. – № 3. – С. 13-18. – Eng. trans.:

4746. Analysis of structure of intrapopulational variation in quantitative traits / N.V. Glotov, V.V. Tarakanov, L.A. Gritsenko, M.I. Rakhman // The Soviet Journal of Ecology. – 1986. – Vol. 17, n 3. – P. 123-128.

4834. Биометрия / Н.В. Глотов // Биологический энциклопедический словарь. – М.: Сов. Энцикл., 1986. – С. 68.

4779. Сергей Михайлович Гершензон (к 80-летию со дня рождения) / [В.И. Иванов, Н.В. Глотов] // Генетика. – 1986. – Т. 22, № 4. – С. 712-714.

1987

4895. Заглянуть в будущее / В.Н. Глотов // За юганскую нефть (Нефтеюганск). – 1987. – 4 сент. (№ 35). – С. 4.
4810. Об адекватности метода статистического анализа структуре генетического эксперимента / Н.В. Глотов // V съезд Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н.И. Вавилова, (Москва, 24-28 нояб. 1987 г.): тез. симп. докл. – М., 1987. – Т. 6. – С. 23.
4747. Пример эффективности анализа обобщенной дисперсии количественных признаков древесных растений / Л.Ф. Семериков, Н.В. Глотов, Л.А. Животовский // Экология. – 1987. – № 3. – С. 22-26. – Eng. trans.:
4748. Example of effectiveness of analysis of the generalized variance of traits in trees / L.F. Semerikov, N.V. Glotov, L.A. Zhivotovskii // The Soviet Journal of Ecology. – 1987. – Vol. 18, n 3. – С. 140-143.
4790. [Рецензия] / Л.А. Животовский, Н.В. Глотов // Журнал общей биологии. – 1987. – Т. 48, № 3. – С. 424-426. – Рец. на кн.: Жученко А.А. Рекомбинация в эволюции и селекции / А.А. Жученко, А.Б. Король. – М.: Наука, 1985. – 400 с.
- Устойчивость оценки взаимодействия генотип-среда в популяции / Н.В. Глотов, М.И. Рахман // Генетика количественных признаков у животных: тез. докл. симп. с 11 по 13 мая 1987 г. / редкол.: Р. Р. Тейнберг (пред.) [и др.] – Таллин: АН ЭССР, 1987. – С. 21-24.

1988

4799. Необходимость эколого-генетического синтеза в теории микроэволюции / Н.В. Глотов // Дарвинизм: история и современность / отв. ред.: Э.И. Колчинский, Ю.И. Полянский. – Л.: Наука, 1988. – С. 45-56.

1989

4780. Влияние экологического последствия и микрофлуктуаций среды на структуру изменчивости количественных признаков у дрозофилы / И.В. Якобсон, Н.В. Глотов // Генетика. – 1989. – Т. 25, № 7. – С. 1218-1222.
- Изучение вкладов отдельных компонентов в общую приспособленность популяций дрозофилы / Н.В. Глотов, В.В. Тишкин, О.В. Кузнецова, М.И. Рахман // IV Всесоюзное совещание по проблемам биологии и генетики дрозофилы (г. Одесса, 7-12 сент. 1989 г.): тез. докл. / Одес. гос. ун-т им. И.И. Мечникова. – Одесса, 1989. – С. 25.
- Компоненты дисперсии количественных признаков в популяции / Н.В. Глотов, М.И. Рахман // Успехи современной генетики. – М.: Наука, 1989. – Вып. 16. – С. 107-122.
- 1353-130. Общая приспособленность и составляющие ее компоненты у *Drosophila melanogaster* / Н.В. Глотов, В.В. Тишкин, О.В. Кузнецова, М.И. Рахман // Онтогенез, эволюция, биосфера: сб. науч. тр. / отв. ред. А.В. Яблоков. – М.: Наука, 1989. – С. 130-144.
- 1353-281. Точность определения частот спонтанных и радиационно-индуцированных мутаций с помощью метода СІВ у *Drosophila melanogaster* / К. Пэтау, Н.В. Тимофеев-Ресовский; пер. и коммент. Н.В. Глотова // Онтогенез, эволюция, биосфера. – М.: Наука, 1989. – С. 281-292. – Перевод статьи: *Die Genauigkeit der Bestimmung spontaner und strahleninduzierter Mutationsraten nach der «CIB»-Kreuzungsmethode bei Drosophila melanogaster* / K. Patau, N.W. Timofeeff-Ressovsky // *Zeitschrift für Induktive Abstammungs-und Vererbungslehre.* – 1943. – Bd. 81, h. 2. – S. 181-190.

1990

- Влияние добавок нефти в корме на генетические и цитогенетические показатели у животных / Н.В. Глотов, Н.В. Зимина, О.А. Мацкевич, О.Л. Свердлов, Р.И. Цапыгина // Эколого-генетический мониторинг состояния окружающей среды: материалы секции генет. аспектов проблемы «Человек и биосфера» (5-8 сент.) / Ин-т общей генетики им. Н.И. Вавилова [и др.]; отв. ред. Н.П. Дубинин. – Караганда: Изд-во КарГУ, 1990. – С. 38.

4885. Не дожидаясь экологической катастрофы / В.Н. Глотов // Нефть Приобья (Сургут). – 1990. – 19 сент. (№ 73). – С. 2.

1991

Влияние нефтяных загрязнений на эколого-генетическую структуру популяций клевера белого в Западной Сибири / Н.В. Глотов, О.Е. Максименко // Популяции растений: принципы организации и проблемы охраны природы: [тез. докл. Всесоюз. науч. конф., 4-8 февр. 1991 г.] / Мар. гос. ун-т. – Йошкар-Ола, 1991. – С. 75-76.

1992

4884. Взаимодействие генотип-среда (ВГС) в популяциях и оптимизация процедуры отбора / Н.В. Глотов // Управление генетической изменчивостью сельскохозяйственных растений: (тез. докл. Междунар. симп., Ялта 29.09-1.10.1992) / отв. за вып. Л.П. Трошин. – Ялта: Ин-т винограда и вина «Магарач», 1992. – С. 11-12.

4873. Analysis of the genotype-environment interaction in natural populations / N.V. Glotov // Acta Zoologica Fennica. – 1992. – Vol. 191, n 5. – P. 47-55.

1993

4850. Александр Сергеевич Серебровский: 1892-1948 / М.М. Асланян, Н.Б. Варшавер, Н.В. Глотов [и др.]; отв. ред. Н.Н. Воронцов. – М.: Наука, 1993. – 191 с. – (Серия «Научно-биографическая литература»). – Авт.: М.М. Асланян (гл.: 4, 8), Н.Б. Варшавер (гл.: 2, 5), Н.В. Глотов (гл. 3), Э.Д. Маневич (гл. 7), С.А. Орлов (гл. 6), Л.А. Серебровский (гл. 1, прил.). – Из содерж.: *Геногеография* / Н.В. Глотов. – С. 57-85.

4879. Методологии формирования программы комплексных биоэкологических исследований экосистем южного побережья Финского залива / Д.В. Осипов, В.Н. Рябова, Н.В. Глотов, Н.Н. Матинян, Г.Г. Герасименко, И.В. Ильинских, В.А. Федоров // Журнал экологической химии. – 1993. – № 3. – С. 219-230. – Eng. trans.:

4899. Complex ecology investigation program of the Southern coast of the Gulf of Finland / D.V. Ossipov, V.N. Ryabova, N.V. Glotov, N.N. Matinyan, G.G. Gerasimenko, I.V. Iljinsky, V.A. Fedorov // Journal Ecology Chemistry. – 1994. – Vol. 3, n 1. – P. 39-48.

Population structure of species in plants / L.F. Semericov, N.V. Glotov // Proceedings of the 31st Meeting International Working Group on the Project «Species and its productivity in the distribution area» for the UNESCO Programme «Man and the Biosphere». – Vilnius, 1993. – P. 31-33.

4797. Population structure of white clover (*Trifolium repens* L.) in North-Western Siberia / О.Е. Максименко, А.Н. Чумашкаев, N.V. Glotov // «Вид и его продуктивность в ареале»: Программа ЮНЕСКО «Человек и биосфера»: материалы VI совещ. (Санкт-Петербург, 23-26 нояб. 1993 г.) / отв. ред. Г.А. Носков. – СПб.: Гидрометеиздат, 1993. – С. 359-361.

1994

5825. [Переписка Н.В. Тимофеева-Ресовского, Н.В. Глотова с Л.Н. Гумилевым и ответ Л.Н. Гумилева Н.В. Тимофееву-Ресовскому; комментарии к переписке] // Сочинения. Этногенез и биосфера Земли / Лев Н. Гумилев; составитель Н.В. Гумилева. – М.: Танаис ДИ-ДИК, 1994. – С. 614-628. – (Альманах «Мир Л.Н. Гумилева». Серия 1: Свод сочинений и документов, № 3). – Из содерж.: *От редакции* / А.И. Кучкин. – С. 614; *Документы Н.В. Гумилева* / [Н.В. Гумилева]. – С. 615-618; *Тимофеев-Ресовский Н.В. Л.Н. Гумилеву: [письмо]*. – С. 619-620; *Гумилев Л.Н. Н.В. Тимофееву-Ресовскому: [письмо]*. – С. 621-626; *Глотов Н.В. Л.Н. Гумилеву: [письмо]* 14.04.69. – С. 627-628.

4872. Эколого-генетическая структура изменчивости в экспериментальных популяциях дрозофилы, заложенных от мух с разной нормой реакции генотипа / И.В. Якобсон, Н.В. Глотов // Известия АН Эстонии. – 1994. – Т. 43, № 4. – С. 240-251.

4871. Экспериментальные популяции дрозофилы, заложенные от мух с разной нормой реакции генотипа / И.В. Якобсон, Н.В. Глотов // Известия АН Эстонии. – 1994. – Т. 43, № 3. – С. 119-128.

1995

4781. Анализ завязываемости семян при инбридинге и свободном опылении у сортов и линий редиса / С.И. Нарбут, А.В. Войлоков, О.Е. Максименко, Н.В. Глотов // Генетика. – 1995. – № 8. – С. 1095-1101.

4782. Биометрический анализ частоты спонтанного опухолеобразования у инбредных линий редиса / С.И. Нарбут, А.В. Войлоков, М.И. Рахман, О.Е. Максименко, Н.В. Глотов // Генетика. – 1995. – № 9. – С. 1268-1272.

4815. Демографо-генетические подходы к изучению популяций растений / Н.В. Глотов, Л.А. Жукова // Экология популяций: структура и динамика: материалы Всерос. совещ. (15-18 нояб. 1994 г., г. Пущино) / отв. ред. И.А. Шилов. – М., 1995. – Ч. 1. – С. 203-215.

4816. Имитационная демографо-генетическая модель природной популяции подорожника большого (*Plantago major* L.) / Н.В. Глотов, Л.А. Жукова, А.С. Комаров, В.С. Губанов // Экология популяций: структура и динамика: материалы Всерос. совещ. (15-18 нояб. 1994 г., г. Пущино) / отв. ред. И.А. Шилов. – М., 1995. – Ч. 1. – С. 224-231.

4893. Эколого-генетическая изменчивость клевера белого (*Trifolium repens* L.) в природных популяциях Среднего Приобья / Н.В. Глотов, О.Е. Максименко, Д.Б. Орлинский // Фундаментальные и прикладные проблемы охраны окружающей среды: Междунар. конф., 12-16 сент. 1995 г., г. Томск: тез. докл. / Том. гос. ун-т. – Томск, 1995. – Т. 2. – С. 21.

4749. Эколого-генетическая изменчивость клевера белого (*Trifolium repens* L.) в природных популяциях Среднего Приобья / Н.В. Глотов, О.Е. Максименко, Д.Б. Орлинский // Экология. – 1995. – № 5. – С. 344-346. – Eng. trans.:

4750. Ecogenetic variation of White Clover (*Trifolium repens* L.) in natural populations in the Middle Ob Region / N.V. Glotov, O.E. Maksimenko, D.B. Orlinkii // Russian Journal of Ecology. – 1995. – Vol. 26, n 5. – P. 316-318.

1996

4794. Биометрический анализ в радиобиологических работах Н.В. Лучника / Н.В. Глотов // Радиационная биология. Радиоэкология. – 1996. – Т. 36, вып. 6. – С. 905-911.

1183-203. Генетика и эволюция (точка зрения зоолога) / Н.В. Тимофеев-Ресовский; пер. с нем. Н.В. Глотов // Избранные труды: Генетика. Эволюция. Биосфера / под. ред.: О.Г. Газенко, В.И. Иванова. – М.: Медицина, 1996. – С. 203-263. – *Перевод статьи: Genetik und Evolution (Bericht eines Zoologen) / N.W. Timofeeff-Ressovsky // Zeitschrift für Induktive Abstammungs-und Vererbungslehre. – 1939. – Bd. 76, n 1/2. – S. 158-218.*

4784. Людмила Алексеевна Жукова (к 60-летию со дня рождения); Список основных публикаций Л.А. Жуковой / Л.Б. Заугольнова, Л.Н. Дорохина, Н.В. Глотов, С.Я. Файзуллина, О.П. Ведерникова, Т.К. Пигулевская, С.В. Балахонов, Ю.Г. Суетина // Бюллетень МОИП. Отд. биол. – 1996. – Т. 101, вып. 4. – С. 93-99.

4843. От антропоцентризма к биосферному мышлению / Н.В. Глотов // Вече. – 1996. – Вып. 6. – С. 182-190.

4837. От антропоцентризма к биосферному мышлению / Н.В. Глотов; Межвузов. науч.-техн. прогр. П. Т.470.96 «Ноосфера и устойчивое развитие» // Библиотечная система университета «Дубна» [сайт]. – [Электронный ресурс]. – URL: https://lib.uni-dubna.ru/search/files/ur_glotov/~ur_glotov.htm. – *Дата создания страницы сайта – 5.05.2018.*

4901. Оценка частот стерильной пыльцы растений разных онтогенетических состояний (на примере *Plantago major* L.) / С.В. Балахонов, Н.В. Глотов, Л.В. Зверева // Труды Первой всероссийской конференции по ботаническому ресурсоведению, 25-30 нояб. 1996 г. – СПб., 1996. – С. 92.

1183-263. Популяционно-генетические исследования на дрозофиле. Сообщ. 1: Временное и пространственное распределение некоторых видов *Drosophila* на местности; Сообщ. 2. Области активности *Drosophila funebris* и *Drosophila melanogaster*; Сообщ. 3. Количественное изучение некоторых популяций *Drosophila* / Н.В. Тимофеев-Ресовский, Е.А. Тимофеева-Ресовская; пер. с нем. Н.В. Глотов // Избранные труды: Генетика. Эволюция. Биосфера / под ред.: О.Г. Газенко, В.И. Иванова. – М.: Медицина, 1996. – С. 263-281. – *Перевод публикации: Timofeeff-Ressovsky N.W., Timofeeff-Ressovsky E.A. Populationsgenetische Versuche an Drosophila. 1. Zeitliche und räumliche Verteilung der Individuen einiger Drosophila - Arten über das Gelände; 2. Aktionsbereiche von Drosophila funebris und Drosophila melanogaster; 3. Quantitative Untersuchungen an einigen Drosophila - Populationen // Zeitschrift für Induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. – 1940. – Bd. 79, n 1. – S. 28-49.*

4751. Эколого-демографическая характеристика природных популяций *Plantago major* L. / Л.А. Жукова, О.П. Ведерникова, С.Я. Файзуллина, С.В. Балахонов, О.Е. Максименко, Н.В. Глотов // Экология. – 1996. – № 6. – С. 445-452. – Eng. trans.:

4752. Ecological-demographic characteristics of natural populations of *Plantago major* L. / L.A. Zhukova, O.P. Vedernikova, S.Ya. Faizullina, S.V. Balakhonov, O.E. Maksimenko, N.V. Glotov. // Russian Journal of Ecology. – 1996. – Vol. 27, n 6. – P. 425-431.

4836. Эколого-демографические и генетические подходы к изучению структуры популяций *Plantago major* L. / Л.А. Жукова, О.П. Ведерникова, Н.В. Глотов, С.В. Балахонов, Н.В. Ившин, М.В. Бекмансуров // Популяции и сообщества растений: экология, биоразнообразие, мониторинг: тез. докл. науч. конф. памяти проф. А.А. Уранова, 16-19 окт. 1996 г. – Кострома, 1996. – Ч. 1. – С. 25-26.

1997

4753. Динамика восстановления растительности антропогенно нарушенного сфагнового болота на территории нефтепромысла в Среднем Приобье / О.Е. Максименко, Н.А. Червяков, Т.И. Каркишко, Н.В. Глотов // Экология. – 1997. – № 4. – С. 243-247. – Eng. trans.:

4754. Dynamics of Reestablishment of vegetation in an anthropogenically disturbed sphagnum bog in the territory of an oil field in the Middle Ob Region / О.Е. Maksimenko, N.A. Chervyakov, T.I. Karkishko, N.V. Glotov // Russian Journal of Ecology. – 1997. – Vol. 28, n 4. – P. 211-215.

Из истории популяционной экологии: Леонид Филатович Семериков (1939-1995) / Н.В. Глотов // Историческая экология (регион. очерк) / С.А. Литвинская. – Краснодар: Кубан. гос. ун-т, 1997. – С. 195-213.

4811. Онтогенез подорожника большого (*Plantago major* L.) / Л.А. Жукова, Н.В. Глотов, С.В. Балахонов, Н.В. Ившин, Т.К. Пигулевская // Онтогенетический атлас лекарственных растений: [учеб. пособие] / Мар. гос. ун-т; отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола, 1997. – [Т. 1]. – С. 121-132.

4812. Онтогенез примулы Сибторпа (*Primula sibthorpii* Hoffm.) / О.П. Ведерникова, Г.И. Арнаутова, Н.В. Глотов, С.С. Лисицын // Онтогенетический атлас лекарственных растений: [Учеб. пособие] / Мар. гос. ун-т; отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола, 1997. – [Т. 1]. – С. 178-182.

244. Экология Ханты-Мансийского автономного округа / под ред.: В.В. Плотникова; сост.: Л.Н. Добринский, В.В. Плотников. Тюмень: СофтДизайн, 1997. 288 с. – Среди 46-и авторов: Н.В. Глотов.

1998

1400-179. Демографическая структура популяционных локусов *Plantago major* L. высокой плотности / С.В. Балахонов, И.В. Шивцова, Н.В. Глотов // Экология и генетика популяций / под ред.: Л.А. Жуковой, Н.В. Глотова, Л.А. Животовского. – Йошкар-Ола: Периодика, 1998. – С. 179-182.

- 1400-009. Из истории популяционной биологии: Леонид Филатович Семериков (1939 – 1995) / Н.В. Глотов // Экология и генетика популяций / под ред.: Л.А. Жуковой, Н.В. Глотова, Л.А. Животовского. – Йошкар-Ола: Периодика, 1998. – С. 9-21.
4807. О генетико-селекционном аспекте сохранения и улучшения лесов России / Л.Ф. Семериков, Ю.Н. Исаков, В.В. Тараканов, В.Л. Семериков, Н.В. Глотов // Лесохозяйственная информация: науч.-техн. информ. сб. / ВНИИЦ по лесным ресурсам. – М., 1998. – Вып. 9. – С. 3-12; Вып. 10. – С. 29-40.
- 1400-176. О диагностике подвидов *Plantago major* L.: ssp. *major* и ssp. *pleiosperma* / С.В. Балахонов, С.В. Галеева, Е.Н. Морозова, Н.В. Глотов // Экология и генетика популяций / под ред.: Л.А. Жуковой, Н.В. Глотова, Л.А. Животовского. – Йошкар-Ола: Периодика, 1998. – С. 176-179.
- 1401-146. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений / Н.В. Глотов // Жизнь популяций в гетерогенной среде / под ред.: Л.А. Жуковой, Н.В. Глотова, Л.А. Животовского. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – Ч. 1. – С. 146-149.
- 1401-150. Оценки демографических параметров ценопопуляций *Fragaria vesca* L. / С.А. Дубровная, Н.Н. Адамова, О.П. Ведерникова, С.А. Денисов, В.В. Станиславский, Н.В. Глотов // Жизнь популяций в гетерогенной среде / под ред.: Л.А. Жуковой, Н.В. Глотова, Л.А. Животовского. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – Ч. 1. – С. 150-154.
- 1401-154. Оценки демографических параметров ценопопуляций *Plantago lanceolata* L. / Г.О. Османова, О.П. Ведерникова, В.В. Станиславский, Н.В. Глотов // Жизнь популяций в гетерогенной среде / под ред.: Л.А. Жуковой, Н.В. Глотова, Л.А. Животовского. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – Ч. 1. – С. 154-158.
- 1401-003. Предисловие / Л.А. Жукова, Н.В. Глотов, Л.А. Животовский // Жизнь популяций в гетерогенной среде / под ред.: Л.А. Жуковой, Н.В. Глотова, Л.А. Животовского. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – Ч. 1. – С. 3.
- 1400-003. Предисловие / Л.А. Жукова, Н.В. Глотов, Л.А. Животовский // Экология и генетика популяций / под ред.: Л.А. Жуковой, Н.В. Глотова, Л.А. Животовского. – Йошкар-Ола: Периодика, 1998. – С. 3-4.
- 1400-205. Пространственное распределение двух подвидов *Plantago major* L. (ssp. *major* и ssp. *pleiosperma*) в смешанных популяциях / Н.В. Глотов, О.Е. Максименко, С.В. Балахонов, Л.Г. Виноградова, Е.Н. Морозова, С.В. Галеева // Экология и генетика популяций / под ред.: Л.А. Жуковой, Н.В. Глотова, Л.А. Животовского. – Йошкар-Ола: Периодика, 1998. – С. 205-208.
4896. Рекомендации по проведению опытов на пришкольном участке / Мар. гос. ун-т; М.М. Кошпаева, Н.В. Глотов. – Йошкар-Ола, 1998. – 39 с.
- Экологические и генетические факторы полиморфизма у колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) / В.В. Гриценко, Н.В. Глотов // Проблемы энтомологии в России: сб. науч. тр. XI съезда Рус. энтомол. о-ва (23-26 сент. 1997 г., Санкт-Петербург) / Зоол. ин-т РАН. – СПб., 1998. – Т. 1. – С. 101-102.
4792. Эколого-генетический анализ изменчивости центральных элементов рисунка переднеспинки у колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*) / В.В. Гриценко, Н.В. Глотов, Д.Б. Орлинский // Зоологический журнал – 1998. – Т. 77, № 3. – С. 278-284.

1999

4755. Изменчивость количества семядолей у сосны обыкновенной на востоке Европейской части России / А.И. Видякин, Н.В. Глотов // Экология. – 1999. – № 3. – С. 170-176. – Eng. trans.:
4756. Variation in the number of cotyledons in Scotch Pine in the East of European Russia / A.I. Vidyakin, N.V. Glotov // Russian Journal of Ecology. – 1999. – Vol. 30, n 3. – P. 148-154.
4863. Многоцветочность в ценопопуляциях частухи подорожниковой (*Alisma plantago aquatica* L.) / Е.А. Алябышева, Н.В. Глотов, Л.А. Жукова // Третьи Вавиловские чтения. Социум в преддверии XXI века: итоги пройденного пути, проблемы настоящего и контуры будущего: материалы постоянно действующей всерос. междисциплинар. науч. конф. [3-5

февр. 1999 г., г. Йошкар-Ола] / отв. ред.: В.П. Шалаев. – Йошкар-Ола, 1999. – Ч. 2. – С. 169-173.

4862. О пространственной организации копытня европейского (*Asarum europaeum* L.) / Е.С. Закамская, Н.В. Глотов, Л.А. Жукова // Третьи Вавиловские чтения. Социум в преддверии XXI века: итоги пройденного пути, проблемы настоящего и контуры будущего: материалы постоянно действующей всерос. междисциплинар. науч. конф. [3-5 февр. 1999 г., г. Йошкар-Ола] / отв. ред.: В.П. Шалаев. – Йошкар-Ола, 1999. – Ч. 2. – С. 156-159.

4861. О самоподдержании ценопопуляций стрелолиста стрелолистного / Е.А. Алябышева, Н.В. Глотов // Третьи Вавиловские чтения. Социум в преддверии XXI века: итоги пройденного пути, проблемы настоящего и контуры будущего: материалы постоянно действующей всерос. междисциплинар. науч. конф. [3-5 февр. 1999 г., г. Йошкар-Ола] / отв. ред.: В.П. Шалаев. – Йошкар-Ола, 1999. – Ч. 2. – С. 152-155.

Оценка урожая ягод и семенной продуктивности ценопопуляций брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.) / Л.В. Прокопьева, Н.В. Глотов // Молодежь и охрана природы: материалы Респ. науч.-практ. конф., 24-25 февр. 1999 г. – Йошкар-Ола, 1999. – С. 75-77.

4757.[Рецензия] / Л.А. Жукова, Н.В. Глотов // Экология. – 1999. – № 3. – С. 238-239. – Рец. на кн.: Фитоценология / В.С. Ипатов, Л.А. Кирикова. – СПб.: Изд-во Санкт-Петербург. ун-та, 1997. 375 с. – Eng. trans.:

4758. [Review] / L.A. Zhukova, N.V. Glotov // Russian Journal of Ecology. – 1999. – Vol. 30, n 3. – P. 213-214. – Book Review: Fitotsenologiya (Phytocenology) / V.S. Ipatov, L.A. Kirikova. – St. Petersburg: St. Petersburg Gos. Univ., 1997. – 315 p.

2000

5562. Николай Владимирович Тимофеев-Ресовский: мировоззрение биолога / Н.В. Глотов // Экология. – 2000. – № 4. – С. 244–247. – Eng. trans.:

5559. Nikolai Vladimirovich Timofeeff-Ressovsky: A Biologist's Outlook // Russian Journal of Ecology. – 2002. – Vol. 33, n 3. – P. 220-223.

4813. Онтогенез брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.) / Л.В. Прокопьева, Л.А. Жукова, Н.В. Глотов // Онтогенетический атлас лекарственных растений: [учеб. пособие / Мар. гос. ун-т; отв. ред. Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола, 2000. – Т. 2. – С. 39-46.

4851. Мифы о генетическом предопределении и о *tabula rasa* / Ф.Г. Добжанский; пер. с англ. В.И. Иванова // Человек. – 2000. – № 1. – С. 10-24. – [Предисловие к статье] / Н.В. Глотов, В.И. Иванов. – С. 8-9.

2001

1406-172. Динамика состояния здоровья новорожденных и их матерей в г. Йошкар-Оле (1989–1997 гг.) / Н.В. Глотов, Э.З. Царегородцева, Н.А. Чезганова // Популяция, сообщество, эволюция: V Всерос. популяц. семинар, 26-30 нояб. 2001 г., г. Казань / редкол.: Н.В. Глотов, Л.А. Жукова, М.М. Гимадеев [и др.]. – Казань: Новое издание, 2001. – Ч. 1: [Тезисы стендовых сообщений]. – С. 172-174.

1406-053. Локальное видовое разнообразие и популяционная структура манжеток (*Alchemilla* L.) / О.В. Кодочигова, О.В. Лаврова, К.П. Глазунова, Н.В. Глотов // Популяция, сообщество, эволюция: V Всерос. популяц. семинар, 26-30 нояб. 2001 г., г. Казань / редкол.: Н.В. Глотов, Л.А. Жукова, М.М. Гимадеев [и др.]. – Казань: Новое издание, 2001. – Ч. 1: [Тезисы стендовых сообщений]. – С. 53-55.

1425-455. Морфологическая поливариантность онтогенеза в природных популяциях растений / Л.А. Жукова, Н.В. Глотов // Онтогенез. – 2001. – Т. 32, № 6. – С. 455-461. – Eng. Trans.:

1426-381. Morphological Polyvariance of Ontogeny in Natural Plant Populations / L.A. Zhukova, N.V. Glotov // Russian Journal of Developmental Biology. – 2001. – Vol. 32, n 6. – P. 381-387.

1406-137. Морфологические особенности мышечной ткани амфибий, обитающих на урбанизированных территориях / Г.П. Дробот, Н.В. Глотов, Л.В. Емельянова // Популяция,

сообщество, эволюция: V Всерос. популяц. семинар, 26-30 нояб. 2001 г., г. Казань / редкол.: Н.В. Глотов, Л.А. Жукова, М.М. Гимадеев [и др.]. – Казань: Новое издание, 2001. – Ч. 1: [Тезисы стендовых сообщений]. – С. 137-140.

Популяционное исследование *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf / Ю.Г. Суетина, Н.В. Глотов // Лишайники аридных зон: тез. Второс. лишенолог. шк. и междунар. симп. молодых лишенологов. – Волгоград, 2001. – С. 41.

1406-088. Пути онтогенеза и рост особей *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в условиях г. Йошкар-Олы / Ю.Г. Суетина, Н.В. Глотов, Н.С. Упольникова // Популяция, сообщество, эволюция: V Всерос. популяц. семинар, 26-30 нояб. 2001 г., г. Казань / редкол.: Н.В. Глотов, Л.А. Жукова, М.М. Гимадеев [и др.]. – Казань: Новое издание, 2001. – Ч. 1: [Тезисы стендовых сообщений]. – С. 88-90.

Реакция комплекса признаков мышечной ткани двух (видов) лягушек на изменение среды обитания / Н.В. Глотов, Г.П. Дробот, Л.В. Емельянова // Обозрение прикладной и промышленной математики. – 2001. – Т. 8, вып. 2. – С. 566.

2002

4853. Вероятность и статистика в школе: взгляд биолога / Н.В. Глотов, О.В. Глотова // Математика в школе. – 2002. – № 4. – С. 64-66.

4891. Всероссийские популяционные семинары / Н.В. Глотов // Марийский университет. – 2002. – 19 апр. (№ 3). – С. 4.

1399-112. Биометрический анализ в радиобиологических работах Н.В. Лучника / Н.В. Глотов // Вторая игра / Лучник В.Н. – М.: Компания Спутник+, 2002. – Гл. 4. – С. 112-120.

Диагностика отношения к здоровому образу жизни у некоторых групп населения г. Йошкар-Олы / Е.В. Наговицина, Г.П. Дробот, Н.В. Глотов // Духовность, здоровье и творчество в системе мониторинга качества образования: тез. докл. X Всерос. научно-практ. конф. – Йошкар-Ола; Казань, 2002. – С. 171-172.

4852. Особенности обращаемости участников Великой Отечественной войны к скорой помощи / В.Б. Салеев, А.В. Смирнов, А.Л. Азин, Н.В. Глотов // Клиническая геронтология. – 2002. – № 12. – С. 42-47.

1408-164. Пространственное распределение особей *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf в сосняке вейниковом / Ю.Г. Суетина, Н.В. Глотов, А.А. Теплых // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: сб. тез. докл. VI Всерос. популяц. семинара, 2-6 дек. 2002 г. / отв. ред. Т.В. Жуйкова. – Нижний Тагил: Изд-во НТГПИ, 2002. – С. 164-166.

2003

4804. Анализ возрастной структуры популяций *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в городской среде / Ю.Г. Суетина, Н.В. Глотов, Д.И. Милютин // Ботанические исследования в азиатской России: материалы XI съезда Рус. ботан. о-ва, (18-22 авг. 2003 г., Новосибирск-Барнаул) / редкол.: О.М. Афолина [и др.]. – Барнаул: АзБука, 2003. – Т. 1. – С. 191.

4874. От антропоцентризма к биосферному мышлению / Н.В. Глотов // Современное состояние окружающей среды в Республике Марий Эл и здоровье населения: материалы науч.-практ. конф. / Нац. б-ка им С.Г. Чавайна; ред.: Н.В. Глотов [и др.]; сост. Л.В. Васютина, Н.Ю. Данилова. – Йошкар-Ола: Нац. б-ка им. С.Г. Чавайна, 2003. – С. 7-8.

2004

4875. Вечер вопросов и ответов «Экологическая ситуация в Республике Марий Эл и здоровье населения»: (17 дек. 2003 г., Нац. б-ка им. С.Г. Чавайна) / на вопросы слушателей отвечали: Н.В. Глотов, А.В. Кусакин, Т.И. Копылова, И.А. Головенкина, С.И. Бастраков, О.Л. Воскресенская, В.В. Поляков // Современное состояние окружающей среды в Республике Марий Эл и здоровье населения: материалы 2-ой науч.-практ. конф. / Нац. б-ка им. С.Г. Чавайна; ред.: Л.А. Азин [и др.]; сост.: Н.Ю. Данилова, Л.В. Васютина. – Йошкар-Ола: Нац. б-ка им. С.Г. Чавайна, 2004. – С. 76-86. – Ответы Н.В. Глотова на стр.: 76-77.

1409-053. Генетический анализ изменчивости в природных популяциях / Н.В. Глотов // Ученые записки НТГСПА: материалы VI Всерос. популяц. семинара «Фундаментальные и прикладные проблемы популяц. биологии» / Нижнетагил. гос. социал.-пед. акад.; отв. ред. Т.В. Жуйкова. – Нижний Тагил: НТГСПА, 2004. – С. 53-58.

1410-203. Изменчивость морфометрических признаков лишайников *Physcia stellaris* (L.) Nyl. и *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в условиях города / Ю.Г. Суетина, Н.В. Глотов // Методы популяционной биологии: сб. материалов докл. VII Всерос. популяц. семинара, 16-21 февр. 2004 г., Респ. Коми, г. Сыктывкар / редкол.: Н.В. Глотов (отв. ред.) [и др.]. – Сыктывкар, 2004. – Ч. 1. – С. 203-204.

1411-166. Календарный и биологический возраст парциальных кустов брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. / Л.В. Прокопьева, Н.В. Глотов // Методы популяционной биологии: материалы докл. VII Всерос. популяц. семинара, 16-21 февр. 2004 г., Респ. Коми, г. Сыктывкар / редкол.: Н.В. Глотов (отв. ред.) [и др.]. – Сыктывкар, 2004. – Ч. 2. – С. 166-167.

Полиморфизм по окраске элитр у *Adalia bipunctata* L.: объяснение результатов Н.В. Тимофеева-Ресовского (1940) / Н.В. Глотов // Генетика в XXI веке: современное состояние и перспективы развития: III съезд ВОГиС. – М.: Альматрейд, 2004. – Т. 2. – С. 175.

1409-006. Предисловие / Н.В. Глотов // Ученые записки НТГСПА: Материалы VI Всерос. популяц. семинара «Фундаментальные и прикладные проблемы популяц. биологии» / Нижнетагил. гос. социально-педагогич. акад.; отв. ред. Т.В. Жуйкова. – Нижний Тагил: НТГСПА, 2004. – С. 6-7.

1411-003. Предисловие / Н.В. Глотов, А.И. Таскаев // Методы популяционной биологии: материалы докл. VII Всерос. популяц. семинара, 16-21 февр. 2004 г., Респ. Коми, г. Сыктывкар / редкол.: Н.В. Глотов (отв. ред.) [и др.]. – Сыктывкар, 2004. – Ч. 2. – С. 3-5.

2005

4700. Заметки к рукописи Л.Н. Гумилева, Н.В. Тимофеева-Ресовского, Н.В. Глотова «Этногенез как природное явление» / Н.В. Глотов // Исследовательская школа «Экодиагностика био- и геосистем» Нижегородский гос. ун-т им. Н.И. Лобачевского [сайт]. – [Электронный ресурс]. – URL: <http://eco.365site.ru/chronique/Glotov/Zametki/>. – Режим доступа: «Хроника», «20.06.2016 г. Памяти профессора Николая Васильевича Глотова», «Заметки к рукописи Л.Н.Гумилева, Н.В. Тимофеева-Ресовского, Н.В.Глотова «Этногенез как природное явление»».

4783. Наследование окраски меха у обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pallas) / М.И. Чепраков, Н.Г. Евдокимов, Н.В. Глотов // Генетика. – 2005. – Т. 41, № 11. – С. 1552-1558. – Eng. trans.:

4762. Inheritance of coat color in the mole vole (*Ellobius talpinus* Pallas) / М.И. Cheprakov, N.G. Evdokimov, N.V. Glotov // Russian Journal of Genetics. – 2005. – Vol. 41, n 11. – P. 1281-1286.

4905. О популяциях у лишайников / Н.В. Глотов, Ю.Г. Суетина // Регионология. – 2005. – Прил. № 6: Проблемы комплексного развития Республики Марий Эл. – С. 224-230.

1413-197. Популяционное исследование *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. в городах при разной степени загрязнения среды / Ю.Г. Суетина, Н.В. Глотов, Д.И. Милютина, И.А. Кшняев // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. – 2005. – Вып. 1 (9). – С. 197-205.

1413-005. Сергей Сергеевич Четвериков: ученый и учитель / Н.В. Глотов // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. – 2005. – Вып. 1 (9). – С. 5-11.

1412-150. Флуктуирующая асимметрия листовой пластинки манжетки грациозной (*Alchemilla gracilis* Opiz) / О.В. Кодочигова, Н.В. Глотов, Н.П. Белякова // Популяции в пространстве и времени: сб. материалов VIII Всерос. популяц. семинара, 11-15 апр. 2005, Н. Новгород / редкол.: Д.Б. Гелашвили (отв. ред.) [и др.]. – Н. Новгород, 2005. – С. 150-153.

5838-198. Genetics and evolution (what we don't know) / Glotov N.V. // Современные проблемы генетики, радиобиологии, радиоэкологии и эволюции: Вторая междунар. конф., посвящ. 105-

й годовщине со дня рождения Н.В. Тимофеева-Ресовского и 70-летию публ. ст. Н.В. Тимофеева-Ресовского, К. Циммера и М. Дельбрюка «О природе генных мутаций и структуре гена», Ереван, 8-11 сент. 2005 г.: аннот. докл. и ст. молодых ученых / сост. В.Л. Корогодина, Б.В. Флорко. – Дубна: ОИЯИ, 2005. – С. 198.

2006

1415-082. Анализ показателей флуктуирующей асимметрии / Н.В. Глотов, А.Б. Трубянов // Особь и популяция – стратегии жизни: материалы IX Всерос. популяц. семинара, 2-6 окт. 2006 г., Респ. Башкортостан, г. Уфа / редкол.: А.Р. Ишбирдин (отв. ред.) [и др.]. – Уфа: Вилли Окслер, 2006. – Ч. 2. – С. 82-87.

1415-187. Изменчивость листовых пластинок микровидов манжетки (*Alchemilla gracilis* Opiz, *A. monticola* Opiz, *A. schistophylla* Juz.) / О.В. Кодочигова, Н.В. Глотов, О.Г. Бакулина // Особь и популяция – стратегии жизни: материалы IX Всерос. популяц. семинара, 2-6 окт. 2006 г., Респ. Башкортостан, г. Уфа / редкол.: А.Р. Ишбирдин (отв. ред.) [и др.]. – Уфа: Вилли Окслер, 2006. – Ч. 2. – С. 187-194.

1415-076. Изменчивость освещенности стволов сосны обыкновенной и березы повислой в условиях верхового болота / Н.В. Глотов, А.А. Теплых // Особь и популяция – стратегии жизни: материалы IX Всерос. популяц. семинара, 2-6 окт. 2006 г., Респ. Башкортостан, г. Уфа / редкол.: А.Р. Ишбирдин (отв. ред.) [и др.]. – Уфа: Вилли Окслер, 2006. – Ч. 2. – С. 76-81.

Популяционная структура земляники лесной (*Fragaria vesca* L.) в лесных сообществах разного возраста / С.А. Дубровная, Н.В. Глотов // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы: материалы междунар. науч. конф., посвящ. 200-летию казан. ботан. шк., Казань, 23-27 янв. 2006 г. – Казань, 2006. – С. 110-111.

4876-003. Предисловие / Н.В. Глотов // Современное состояние окружающей среды в Республике Марий Эл и здоровье населения: материалы III науч.-практ. конф. (Йошкар-Ола, дек. 2006 г.) / Нац. б-ка им. С.Г. Чавайна; ред.: Н.В. Глотов, А.Л. Азин; сост.: Т.В. Колина [и др.]. – Йошкар-Ола: Нац. б-ка им. С.Г. Чавайна, 2006. – С. 3.

4809. Урожайность ягод в ценопопуляциях брусники / Л.В. Прокопьева, Н.В. Глотов // Проблемы экологии и природо-пользования в бассейнах рек Республики Марий Эл и сопредельных регионов: сб. материалов межрегион. науч.-практ. конф. (29 марта 2006 г., Йошкар-Ола) / ГПЗ «Большая Кокшага»; отв. ред. Н.В. Глотов. – Йошкар-Ола, 2006. – С. 119-122.

2007

4854. Влияние календарного и биологического возраста парциальных кустов *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) на урожайность ягод / Н.В. Глотов, Л.В. Прокопьева // Растительные ресурсы. – 2007. – Т. 43, вып. 3 – С. 1-9.

4723. Для чего нужна история науки? (Взгляд генетика) / Н.В. Глотов // Вестник МарГУ. – 2007. – № 1 (2). – С. 88-91.

4734. Морфологическая пластичность земляники лесной (*Fragaria vesca* L.) как механизм устойчивого существования популяции / С.А. Дубровная, Н.В. Глотов // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2007. – Вып. 2. – С. 151-172. – Abstr.: Morphological plasticity in the strawberry (*Fragaria vesca* L.) as a mechanism for a population stable development / S.A. Dubrovnaya, N.V. Glotov // Scientific Papers of the State Nature Reserve «Bolshaya Kokshaga». – Yoshkar-Ola: Mari State Technical University, 2007. – Vol. 2. – P. 151-172.

4735. Онтогенетические пути парциальных кустов брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) / Л.В. Прокопьева, Н.В. Глотов // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2007. – Вып. 2. – С. 173-202. – Abstr.: Ontogeny pathways of the cowberry partial shrubs (*Vaccinium vitis-idaea* L.) / L.V. Prokopyeva, N.V. Glotov // Scientific Papers of the State Nature Reserve «Bolshaya Kokshaga». – Yoshkar-Ola: Mari State Technical University, 2007. – Vol. 2. – P. 173-202.

4736. Предисловие / Н.В. Глотов // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2007. – Вып. 2. – С. 7-8. – Preface / N.V. Glotov // Scientific Papers of the State Nature Reserve «Bolshaya Kokshaga». – Yoshkar-Ola: Mari State Technical University, 2007. – Vol. 2. – P. 7-8.
4722. Флуктуирующая асимметрия мерных признаков у остромордой лягушки: метод. аспекты / В.Л. Вершинин, Э.А. Гилева, Н.В. Глотов // Экология. – 2007. – № 1. – С. 75-77. – Eng. trans.:
4907. Fluctuating asymmetry of measurable parameters in *Rana arvalis*: Methodology / V.L. Vershinin, E.A. Gileva, N.V. Glotov // Russian Journal of Ecology. – 2007. – Vol. 38, n 1. – P. 72-74.
4737. Чем ценны натуралистические заметки? / Н.В. Глотов // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2007. – Вып. 2. – С. 329-330. – Abstr.: What are naturalistic notes valuable for? / N.V. Glotov // Scientific Papers of the State Nature Reserve «Bolshaya Kokshaga». – Yoshkar-Ola: Mari State Technical University, 2007. – Vol. 2. – P. 329-330.

2008

4725. Изменчивость формы листовой пластинки *Alchemilla gracilis* Opiz в экологически контрастных местообитаниях / О.В. Жукова, Е.С. Загайнова, Н.В. Глотов // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: материалы всерос. конф. (Петрозаводск, 22-27 сент. 2008 г.). – Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 2008. – Ч. 1: Структурная ботаника. Эмбриология и репродуктив. биология. – С. 37-40. – (XII съезд Русского ботанического общества).
4730. Изучение генетической структуры популяции брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) в заповеднике / Н.В. Глотов, Л.А. Семериков, Л.В. Прокопьева // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2008. – Вып. 3. – С. 110-130. – Abstr.: Research on genetic structure of a cowberry population (*Vaccinium vitis-idaea* L.) in the reserve / N.V. Glotov, V.L. Semerikov, L.V. Prokopyeva // Scientific Papers of the State Nature Reserve «Bolshaya Kokshaga». – Yoshkar-Ola: Mari State Technical University, 2008. – Vol. 3. – P. 110-130.
4727. Количество розеточных побегов у манжетки (*Alchemilla* L.) разных онтогенетических состояний в экологически различающихся условиях / О.В. Жукова, Н.В. Глотов // Современное состояние и пути развития популяционной биологии: материалы X Всерос. популяц. семинара (г. Ижевск, 17–22 нояб. 2008 г.) / отв. ред. Н.Н. Глотов. – Ижевск: КнигоГрад, 2008. – С. 129-132.
4731. Неоднородность демографической структуры ценопопуляции земляники лесной (*Fragaria vesca* L.) / С.А. Дубровная, Н.В. Глотов // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2008. – Вып. 3. – С. 131–142. – Abstr.: Demographic structure heterogeneity in a strawberry Cenopopulation (*Fragaria vesca* L.) / S.A. Dubrovnaia, N.V. Glotov // Scientific Papers of the State Nature Reserve «Bolshaya Kokshaga». – Yoshkar-Ola: Mari State Technical University, 2008. – Vol. 3. – P. 131-142.
4729. Предисловие / Н.В. Глотов // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2008. – Вып. 3. – С. 11. – Preface / N.V. Glotov // Scientific Papers of the State Nature Reserve «Bolshaya Kokshaga». – Yoshkar-Ola: Mari State Technical University, 2008. – Vol. 3. – P. 11.
4726. Формирование и развитие парциальных кустов *Vaccinium vitis-idaea* L. на начальных этапах онтогенеза / Л.В. Прокопьева, Н.В. Глотов // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: материалы всерос. конф. (Петрозаводск, 22-27 сент. 2008 г.). – Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 2008. – Ч. 1: Структурная ботаника. Эмбриология и репродуктив. биология. – С. 135-138.
4728. Фундаментальные проблемы и прикладные аспекты популяционной биологии растений / Н.В. Глотов // Материалы Третьей Международной научной школы «Наука и инновации – 2008» ISS «SI-2008»; Материалы Третьего международного научного семинара «Фундаментальные

исследования и инновации» и Всероссийского молодежного научного семинара «Наука и инновации – 2008», 28 июля – 3 авг. 2008 г. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2008. – С. 91-97.

2009

4733. X Всероссийский популяционный семинар (хроника) / Н.В. Глотов, В.В. Туганаев // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о Земле. – 2009. – Вып. 1. – С. 179-186.

Генетика и эволюция (к 200-летию со дня рождения Ч. Дарвина и 150-летию публикации «Происхождения видов») / Н.В. Глотов // Актуальные проблемы биологии, экологии и химии: материалы конф. по итогам науч.-исслед. работы за 2008 г. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2009. – С. 19-22.

Генетика и эволюция (к 200-летию со дня рождения Ч. Дарвина и 150-летию со дня выхода в свет «Происхождения видов») / Н.В. Глотов // Биологические и гуманитарные ресурсы развития горных регионов: материалы междунар. науч. конф. (10-12 сент. 2009 г.). – Махачкала: ИП Овчинников, 2009. – С. 18-19.

4855. Концепция приспособленности в популяционной биологии / Н.В. Глотов // Чарльз Дарвин и современная наука: сб. тез. Междунар. науч. конф. «Чарльз Дарвин и современная биология», 21-23 сент. 2009 г., Санкт-Петербург и «Теория эволюции: между наукой и идеологией. Историко-научные и философско-методологические проблемы эволюционизма», 23-25 сент. 2009 г. Санкт-Петербург / С.-Петерб. гос. ун-т [и др.]; отв. ред. сост.: И.А. Горлинский [и др.]. – СПб.: С.-Петерб. НЦ РАН, 2009. – С. 31-32.

4825. Н.В. Глотов о Л.Ф. Семерикове: [лекция, прочитанная на конф. в ИЭРиЖ УрО РАН, г. Екатеринбург] [фильм] / Н.В. Глотов. – Изображение: электронное // Институт экологии растений и животных УрО РАН: [официальный аккаунт на YouTube]. – URL: https://www.youtube.com/watch?v=C2-TzvlC_I8 (дата обращения: 10.07.2015).

То же // Памяти Николая Васильевича Глотова: [Памятная страница на сайте Института экологии растений и животных]. – URL: <https://ipae.uran.ru/memorial/n.v.glotov/article>. – Пленарная лекция д.б.н., проф. Николая Васильевича Глотова (Марийский ГУ, г. Йошкар-Ола) «Памяти Леонида Филатовича Семерикова», прочитанная на Всерос. конф. молодых ученых «Эволюционная и популяционная экология (Назад в будущее)», посвящ. 90-летию со дня рожд. акад. С.С. Шварца, 31 марта 2009 г. в ИЭРиЖ УрО РАН, г. Екатеринбург.

1193-229. О действии [гамма]-облучения на первичное нерасхождение X-хромосом у *Drosophila melanogaster* / Н.В. Глотов, Н.В. Тимофеев-Ресовский; пер. Л.А. Певницкого // Избранные труды / Н.В. Тимофеев-Ресовский. – М.: Наука, 2009. – С. 229-231. – Перевод: *Glutoff N.W., Timofeeff-Ressovsky N.W. Über die Wirkung der [gamma]-Bestrahlung auf das primäre Nichttrennen der X-Chromosomen bei Drosophila melanogaster // Studia Biophysica. – Berlin. 1967. – H. 1. – S. 27-31.*

1193-060. Об идеосоматических группах изменчивости и их значении для классификации болезней / Н.В. Тимофеев-Ресовский, О. Фогт; пер. Н.В. Глотов, Н.М. Новоселова // Избранные труды / Н.В. Тимофеев-Ресовский. – М.: Наука, 2009. – С. 60-64. – Перевод статьи: *Ober idiosomatische Variationsgruppen und ihre Bedeutung für die Klassifikation der Krankheiten / N. Timofeeff-Ressovsky, O. Vogt // Naturwissenschaften. – 1926. – H. 50/51. – S. 1188-1190.*

1193-075. Общие закономерности проявления генов / Н.В. Тимофеев-Ресовский; пер. Н.В. Глотов // Избранные труды / Н.В. Тимофеев-Ресовский. – М.: Наука, 2009. – С. 75-123. – Перевод статьи: *Allgemeine Erscheinungen der Gen-Manifestierung / N.W. Timofeeff-Ressovsky // Handbuch der Erbbiologie des Menschen. – Berlin: Springer, 1940. – Bd. 1. – S. 32-72.*

1193-065. Полярная изменчивость фенотипического проявления некоторых генных мутаций у *Drosophila* / Н.В. Тимофеев-Ресовский, Е.А. Тимофеева-Ресовская; пер. Н.В. Глотов // Избранные труды / Н.В. Тимофеев-Ресовский. – М.: Наука, 2009. – С. 65-74. – Перевод статьи: *Polare Schwankungen in der phänotypische Manifestierung einiger Genmutationen bei Drosophila / N.W. Timofeeff-Ressovsky, H.A. Timofeeff-Ressovsky // Zeitschrift für induktive Abstammungs und Vererbungslehre. – 1934. – Bd. 67. – S. 246-254.*

4732. Предисловие / Н.В. Глотов // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2009. – Вып. 4. – С. 9. – Abstr.: Preface / N.V.

Glotov // Scientific Papers of the State Nature Reserve «Bolshaya Kokshaga». – Yoshkar-Ola: Mari State University, 2009. – Vol. 4. – P. 9.

4817. Современное состояние окружающей среды в Республике Марий Эл и здоровье населения: материалы IV науч.-практ. конф. (Йошкар-Ола, 27 ноября 2008 г.) / науч. ред.: Н.В. Глотов, А.Л. Азин. – Йошкар-Ола: Нац. б-ка им. С.Г. Чавайна, 2009. – 142 с. – *Вопросы к докладчикам и выступления в прениях Н.В. Глотова на С. 6, 17, 21, 37, 44, 49, 71-72.*

Research on genetic structure of a cowberry population (*Vaccinium vitis-idaea* L.) in the reserve «Bolshaya Kokshaga» (Republic of Mari El) / L.V. Prokopyeva, V.L. Semerikov, N.V. Glotov // *Vaccinium* ssp. and less known small fruit: challenges and risks: the Intern. Sci. Conf., Jelgava, Latvia Oct. 6-9, 2009: book of abstr. and programme. – Jelgava, 2009. – P. 34. – (NJF seminar; № 426).

2010

4866. Обобщение показателя флуктуирующей асимметрии «ковариация-корреляция» на случай нескольких признаков / Н.В. Глотов, А.Б. Трубянов // *Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: материалы Всерос. конф.* / отв. ред. Т.В. Попова. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2010. – С. 166-170.

4712. Онтогенез и морфогенез кустистого лишайника *Usnea florida* (L.) Weber ex F.H. Wigg. (= Ontogeny and Morphogenesis of the Fruticose Lichen *Usnea florida* (L.) Weber ex F.H. Wigg.) / Ю.Г. Суетина, Н.В. Глотов // *Онтогенез.* – 2010. – Т. 41, № 1. – С. 32-40.

4724. Флуктуирующая асимметрия: вариация признака и корреляция левое-правое / А.Б. Трубянов, Н.В. Глотов // *Доклады Академии наук.* – 2010. – Т. 431, № 2. – С. 283-285. – Eng. trans.:

4908. Fluctuating asymmetry: trait variation and the left-right correlation / A.B. Trubyanov, N.V. Glotov // *Doklady Biological Sciences,* – 2010. – Vol. 431. – P. 103-105.

2011

4865. Анализ морфогенеза парциальных образований брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.). / Л.В. Мошкина, Н.В. Глотов // *Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: сб. материалов конф. по итогам науч.-исслед. работы [биол.-хим. фак-та] за 2010 г.* / отв. ред. Т.В. Попова. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2011. – Вып. 2. – С. 136-138.

Аналитический обзор показателей флуктуирующей асимметрии для случая одного признака / А.Б. Трубянов, Н.В. Глотов // *Наука. Образование. Молодежь: сб. статей.* – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2011. – С. 113-117.

4718. Болезни брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.), вызванные грибами / Л.В. Прокопьева, Е.С. Христоробова, Н.В. Глотов // *Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага».* – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2011. – Вып. 5. – С. 175-188. – Abstr.: Diseases of red bilberry (*Vaccinium vitis-idaea* L.) caused by fungi / N.V. Glotov, L.V. Prokopyeva, E.S. Khristolubova // *Scientific Papers of the State Nature Reserve «Bolshaya Kokshaga».* – Yoshkar-Ola: Mari State University, 2011. – Vol. 5. – P. 175-188.

4877-116. Заключительное слово / Н.В. Глотов // *Современное состояние окружающей среды в Республике Марий Эл и здоровье населения: материалы V науч.-практ. конф.* (Йошкар-Ола, 10 ноября 2010 г.) / науч. ред.: Н.В. Глотов, А.Л. Азин; сост. С.Д. Шакирова. – Йошкар-Ола: Нац. б-ка им. С.Г. Чавайна, 2011. – С. 116-117.

1380-278. Комментарии / Н.В. Глотов, Л.А. Животовский, Н.В. Ившин // *Генетическая теория естественного отбора: пер. с англ.* / Р. Фишер. – М.: R&C Dynamics; Ижевск: Ин-т компьютер. исслед., 2011. – С. 278-286.

4719. Памяти Николая Васильевича Абрамова (1942–2010) / Н.В. Глотов, Ю.Г. Суетина // *Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага».* – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2011. – Вып. 5. – С. 371-374. – In memory of Nikolay V. Abramov / N.V. Glotov, Y.G. Suetina // *Scientific Papers of the State Nature Reserve «Bolshaya Kokshaga».* – Yoshkar-Ola: Mari State University, 2011. – Vol. 5. – P. 371-374.

4864. Подходы к изучению природных популяций растений и лишайников / Н.В. Глотов // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: сб. материалов конф. по итогам науч.-исслед. работы [биол.-хим. фак-та] за 2010 г. / отв. ред. Т.В. Попова. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2011. – Вып. 2. – С. 24-27.

1380-287. Послесловие / Н.В. Глотов, Л.А. Животовский // Генетическая теория естественного отбора: пер. с англ. / Р. Фишер. – М.: R&C Dynamics; Ижевск: Ин-т компьютер. исслед., 2011. – С. 287-289.

4720. Предисловие / Н.В. Глотов // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2011. – Вып. 5. – С. 9. – Abstr.: Preface / N.V. Glotov // Scientific Papers of the State Nature Reserve «Bolshaya Kokshaga». – Yoshkar-Ola: Mari State University, 2011. – Vol. 5. – P. 9.

4877. Современное состояние окружающей среды в Республике Марий Эл и здоровье населения: материалы V науч.-практ. конф. (Йошкар-Ола, 10 ноября 2010 г.) / науч. ред.: Н.В. Глотов, А.Л. Азин; сост. С.Д. Шакирова. – Йошкар-Ола: Нац. б-ка им. С.Г. Чавайна, 2011. – 121 с. – *Вопросы к докладчикам и выступления в прениях Н.В. Глотова на С. 8, 9, 13, 14, 26, 39, 40, 53, 65, 72, 78, 79, 87, 116, 117.*

4721. Структура популяции лишайника *Pseudevernia furfuraceae* (L.) Zopf на сосне обыкновенной и березе повислой / А.А. Теплых, Н.В. Глотов // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола: МарГТУ, 2011. – Вып. 5. – С. 189-200. – Abstr.: Population structure in the lichen *Pseudevernia furfuracea* (L.) zopf on *Pinus sylvestris* L. and *Betula pendula* Roth / A.A. Teplykh, N.V. Glotov // Scientific Papers of the State Nature Reserve «Bolshaya Kokshaga». – Yoshkar-Ola: Mari State University, 2011. – Vol. 5. – P. 189-200.

2012

4740. Демографическая структура популяции эпифитного лишайника *Evernia prunastri* (L.) Ach. в липняках Республики Марий Эл / Н.В. Глотов, Ю.Г. Суетина, А.Б. Трубянов, Е.И. Ямбердова, С.М. Иванов // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о Земле. – 2012. – Вып. 3. – С. 41-49. – Abstr.: The demographical structure of the *Evernia prunastri* (L.) Ach. population in lime groves in Mari El Republic / N.V. Glotov, Yu. G. Suetina, A.B. Trubyanov, E.I. Yamberdova, S.M. Ivanov // Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences. – 2012. – Vol. 3. – P. 41-49.

4716. Морфогенез и приспособленность: формирование парциальных кустов брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) / Н.В. Глотов, Л.В. Прокопьева // Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий: материалы Всерос. конф. с междунар. участием, Екатеринбург, 28 мая - 1 июня 2012 г. – Екатеринбург: Гощицкий, 2012. – С. 152-153.

4840. Первые шаги профессионального биолога / О.В. Жукова, Н.В. Глотов // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: материалы конф. по итогам НИР биол.-хим. фак-та за 2011 г. / отв. ред. Т.В. Попова. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2012. – Вып. 3. – С. 18-21.

4717. Пространственная структура популяции эпифитных лишайников / Ю.Г. Суетина, Н.В. Глотов // Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий: материалы Всерос. конф. с междунар. участием, Екатеринбург, 28 мая - 1 июня 2012 г. – Екатеринбург: Гощицкий, 2012. – С. 170-171.

2013

4869. Анализ изменчивости морфологических признаков эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. / Ю.Г. Суетина, З.Т. Сафиуллина, Н.В. Глотов // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы 5-й Междунар. науч. конф., 9-13 дек. 2013 г. [г. Йошкар-Ола] / отв. ред.: О.Л. Вокресенская, Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. – Ч. 2. – С. 203-205.

4868. Анализ структуры полицентрической особи брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. / Л.В. Прокопьева, Н.В. Глотов // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы 5-

- й Междунар. науч. конф., 9-13 дек. 2013 г. [г. Йошкар-Ола] / отв. ред.: О.Л. Вокресенская, Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. – Ч. 2. – С. 202-203.
4714. Болезни парциальных кустов брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) в сосняках брусничных / Л.В. Прокопьева, Н.В. Глотов // Роль и задачи особо охраняемых территорий в современной России: сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. (12 сент. 2013 г., Йошкар-Ола). – Йошкар-Ола: ГПЗ «Большая Кокшага», 2013. – С. 93-97.
4860. Изучение свободного окисления в митохондриях печени и скелетных мышц различных популяций цесарки / А.А. Ведерников, В.В. Волкова, М.В. Дубинин, Е.И. Хорошавина, В.Н. Самарцев, Н.В. Глотов, А.Б. Трубянов // Актуальные проблемы экологии, биологии и химии: материалы Респуб. науч.-практ. конф. / Мар. гос. ун-т.; отв. ред. Т.В. Попова. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. – Вып. 4. – С. 28-29.
4870. Корреляционная структура билатеральных признаков / А.Б. Трубянов, Г.Ю. Софронов, Н.В. Глотов // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы 5-й Междунар. науч. конф., 9-13 дек. 2013 г. [г. Йошкар-Ола] / отв. ред.: О.Л. Вокресенская, Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. – Ч. 2. – С. 208-211.
4715. Предисловие / Н.В. Глотов // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. – Вып. 6. – С. 9.
4867. Применение метода главных компонент при анализе онтогенетических спектров популяций / С.М. Иванов, Г.Ю. Софронов, Н.В. Глотов // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы 5-й Междунар. науч. конф., 9-13 дек. 2013 г. [г. Йошкар-Ола] / отв. ред.: О.Л. Вокресенская, Л.А. Жукова. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2013. – Ч. 2. – С. 197-202.
4878. Современное состояние окружающей среды в Республике Марий Эл и здоровье населения: материалы VI науч.-практ. конф. (Йошкар-Ола, 22 ноября 2012 г.) / науч. ред.: Н.В. Глотов, А.Л. Азин; сост. С.Д. Шакирова. – Йошкар-Ола: Нац. б-ка им. С.Г. Чавайна, 2013. – 90 с. – *Вопросы к докладчикам и выступления в прениях Н.В. Глотова на С. 8-10, 23, 38, 39, 53, 54, 60, 61, 65-67.*

2014

4835. OntoParam: программа для оценки и сравнения параметров онтогенетических спектров популяций растений и лишайников при гетерогенности выборки (Свидетельство о государственной регистрации программы для ЭВМ № 2014614672) / С.М. Иванов, Н.В. Глотов. – 05.08.2014 // Марийский государственный университет [сайт]. – URL: <http://marsu.ru/structur/BasicUnits/fackultet/bhf/program.php> (дата обращения: 10.01.2023). – Режим доступа: «Главная», «Образование», «Институты и факультеты Институт естественных наук и фармации», «Разработки сотрудников университета». – *Содержание 4835: 4835-1 – Текст на странице сайте; 4835-2 – OntoParam.R файл программы; 4835-3 – Пояснительная записка; 4835-4 – Данные примера в файле data for example.*
4710. Изменчивость признаков в онтогенезе эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. (= Trait Variability in Ontogenesis of Epiphytic Lichen *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl.) / Ю.Г. Суетина, Н.В. Глотов // Онтогенез. – 2014. – Т. 45, № 3. – С. 201-206.
4704. Онтогенетические спектры популяций эпифитного лишайника *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf (= Ontogenetic spectra of populations of epiphytic lichen *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf) / Н.В. Глотов, Г.Ю. Софронов, С.М. Иванов, А.А. Теплых, Ю.Г. Суетина // Современные проблемы науки и образования [Электронный ресурс, сетевое издание]. – 2014. – № 3. – URL: <http://www.science-education.ru/117-13744> (дата обращения: 01.07.2014); <https://science-education.ru/ru/article/view?id=13744> (дата обращения: 10.04.2023).
4711. Онтогенетические спектры ценопопуляций *Alchemilla vulgaris* L.s.l. (= Ontogenetic spectra of соеноропуляций *Alchemilla vulgaris* L.s.l.) / О.В. Жукова, С.М. Иванов, Н.В. Глотов // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о Земле. – 2014. – Вып. 2. – С. 14-21.

4713. Структура клонов брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.) (= The structure of clones in cowberry (*Vaccinium vitis-idaea* L.) / Н.В. Глотов, Л.В. Прокопьева) // Состояние и перспективы использования недревесных ресурсов леса: сб. ст. (Междунар. науч.-практ. конф.; Кострома, 10–11 сент. 2013). – Пушкино: ВНИИЛМ, 2014. – С. 22-24.

2015

4993. Николай Васильевич Глотов рассказывает... 17 апреля 2015 г. ИЭРиЖ УрО РАН: [фильм] / Н.В. Глотов; запись: Н.Г. Смирнов – 17.04.2015. – Изображение: электронное // Институт экологии растений и животных УрО РАН: [официальный аккаунт на YouTube]. – URL: <https://www.youtube.com/watch?v=UAQQqEfrLR8> (дата обращения: 13.07.2016).

То же // Памяти Николая Васильевича Глотова: [Памятная страница на сайте Института экологии растений и животных]. – URL: <https://ipae.uran.ru/memorial/n.v.glotov/article>. – *Во время последнего визита Николая Васильевича в Екатеринбург в 2015 г., его друг, профессор Н.Г. Смирнов, записал на видео рассказ Н.В. Глотова о начальных этапах его пути в науке в Свердловске и Обнинске, об учителях, в первую очередь Н.В. Тимофеева-Ресовском, друзьях, работе над кандидатской диссертацией. Запись сделана в кулуарах Всерос. конф. молодых ученых «Экология. Генетика. Эволюция», проходившей в ИЭРиЖ УрО РАН.*

4707. Оценка некоторых показателей перекисного окисления липидов в крови цесарок (*Numida meleagris* L.) (= Assessment of some values of lipid peroxidation in blood of guinea fowls (*Numida meleagris* L.)) / О.В. Попова, В.А. Забиякин, Н.В. Глотов, А.Б. Трубянов, А.В. Чернядьева, Н.И. Иванушкина // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. – 2015. – № 1/2. – С. 62-64.

4826. Памяти Н.В. Тимофеева-Ресовского: [лекция, прочитанная на конф. в ИЭРиЖ УрО РАН, г. Екатеринбург] [фильм] / Н.В. Глотов. – Изображение: электронное // Институт экологии растений и животных УрО РАН: [официальный аккаунт на YouTube]. – URL: <https://www.youtube.com/watch?v=gw4AMkCSGzY> (дата обращения: 16.04.15).

То же // Памяти Николая Васильевича Глотова: [Памятная страница на сайте Института экологии растений и животных]. – URL: <https://ipae.uran.ru/memorial/n.v.glotov/article>. – *Пленарная лекция д.б.н., проф. Николая Васильевича Глотова (Марийский ГУ, г. Йошкар-Ола) «Памяти Николая Владимировича Тимофеева-Ресовского», прочитанная на Всерос. конф. молодых ученых «Экология. Генетика. Эволюция», посвящ. 115-летию Н.В. Тимофеева-Ресовского, 15 апреля 2015 г. в ИЭРиЖ УрО РАН, г. Екатеринбург.*

1417-288. Популяционно-онтогенетические исследования эпифитных лишайников (= Population ontogenetic studies of epiphytic lichens) / Ю.Г. Суетина, Н.В. Глотов // Теоретические проблемы экологии и эволюции: VI Любимцев. чтения, 11-й Всерос. популяц. семинар и Всерос. семинар «Гомеостатические механизмы биологических систем» с общей темой «Проблемы популяц. экологии» (6–10 апр. 2015 г., Тольятти) / ред. Г.С. Розенберг, Е.В. Быков, Д.Б. Гелашвили, Н.В. Глотов [и др.]. – Тольятти: Кассандра, 2015. – С. 288-292.

4706. Сохранение лесных генетических ресурсов Сибири: материалы 4-го междунар. совещ. (24-29 авг. 2015, Барнаул, Россия) посвящается памяти выдающихся лесных генетиков и селекционеров В.Т. Бакулина и А.И. Видякина / Ин-т леса им. В.Н. Сукачева СО РАН; ред. В.В. Тараканов [и др.]. – Красноярск, 2015. – С. 37. – Estimation of genetic heterogeneity of populations of wood plants species: methodical principles of selection of trees and populations, sequence of research stages / N.V. Glotov, A.I. Vidyakin, V.V. Tarakanov // Conservation of Forest Genetics Resources in Siberia: Proc. of the 4th Intern. Con., Aug. 24-29, 2015, Barnaul, Russia) dedicated to the memory of outstanding forest geneticists and breeders, V.T. Bakulin and A.I. Vidyakin / V.N. Sukachev Institute of Forest, SB RAS; eds.: V.V. Tarakanov [et al.]. – Barnaul, 2015. – P. 38.

4838. Analysis of Correlation Structure in Bilateral Traits / A.B. Trubyaynov, G.Yu. Sofronov, N.V. Glotov // Biological Systems, biodiversity, and Stability of Plant Communities / ed. L.I. Weisfeld et al. – New York: Apple Academic Press, 2015. – P. 425-442.

4741. Analysis of ontogenetic spectra of populations of plants and lichens via ordinal regression / G.Yu. Sofronov, N.V. Glotov, S.M. Ivanov // AIP conference proceedings / ed. T. Gotz, A. Suryanto. – 2015. – № 1651. – P. 118-127.

4709. Statistical analysis of spatial distribution in populations of microspecies of *Alchemilla* L. / G.Yu. Sofronov, N.V. Glotov, O.V. Zhukova // Proceedings of the 30th International Workshop on Statistical Modelling, July 6–10, 2015, Linz, Austria / ed. H. Friedl, H. Wagner. – Linz, 2015. – Vol. 2. – P. 267-270.

4839. The Analysis of Ontogenetic Spectrum of Heterogeneous Population / N.V. Glotov, G.Yu. Sofronov, S.M. Ivanov, Y.G. Suetina, L.V. Prokopyeva, A.A. Teplykh // Biological Systems, biodiversity, and Stability of Plant Communities / ed. L.I. Weisfeld et al. – New York: Apple Academic Press., 2015. – P. 443-461.

2016

4842. Биологический и календарный возраст парциальных кустов брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. / Л.В. Рыжова, С.М. Иванов, Н.В. Глотов // Современные проблемы медицины и естественных наук: сб. ст. Междунар. науч. конф. / Мар. гос. ун-т; отв. ред. О.Л. Воскресенская. – Йошкар-Ола, 2016. – Вып. 5. – С. 39-41.

4705. Надземная фитомасса и скорость деструкции растительных остатков в травянистых сообществах при загрязнении почвы тяжелыми металлами / В.С. Безель, Т.В. Жуйкова, В.А. Гордеева, Э.В. Мелинг, А.Б. Трубянов, Н.В. Глотов // Экология. – 2016. – № 4. – С. 264-269. – Eng. Transl.:

4906. Aboveground phytomass and rate of plant debris decomposition in herbaceous communities exposed to soil pollution with heavy metals / V.S. Bezel', T.V. Zhuikova, V.A. Gordeeva, E.V. Meling, A.B. Trubyaynov, N.V. Glotov // Russian Journal of Ecology. – 2016. – Vol. 47, n 4. – P. 343-348.

4841. Разнообразие микровидов манжетки (*Alchemilla vulgaris* L.s.l.) в пределах местообитания / О.В. Жукова, Н.В. Глотов, Г.Ю. Софронов // Современные проблемы медицины и естественных наук: сб. статей Междунар. науч. конф. / Мар. гос. ун-т.; отв. ред. О.Л. Воскресенская. – Йошкар-Ола, 2016. – Вып. 5. – С. 44-46.

Statistical Analysis of Trait Variability in Ontogenesis of Epiphytic Lichens / Y.G. Suetina, N.V. Glotov, G.Y. Sofronov // Abstracts for the XXVIIIth International Biometric Conference, 10-15 July, 2016, Victoria, British Columbia. Intern. Biometric Society [Электронный ресурс]. – URL: <http://www.biometricsociety.org/conference-abstracts/2016/>. – Сейчас ссылка не активна.

2017

4702. Анализ пространственного распределения растений в ценопопуляциях микровидов *Alchemilla* L. / О.В. Жукова, Н.В. Глотов, Г.Ю. Софронов // Проблемы популяц. биологии: материалы XII Всерос. популяц. семинара памяти Н.В. Глотова (1939-2016), 11-14 апр. 2017 г. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2017. – С. 96-98.

4980-014. Воспоминания Николая Васильевича Глотова / Н.В. Глотов // Глотов Николай Васильевич: биобиблиогр. указ. / сост.: Ю.Г. Суетина, Т.В. Архипова. – Йошкар-Ола, 2017. – С. 14-35.

4703. Выживаемость и пути онтогенеза слоевищ эпифитного лишайника эвернии сливовой (*Evernia prunastri* (L.) Ach.) / Ю.Г. Суетина, С.В. Дмитриева, А.Б. Трубянов, Г.Ю. Софронов, С.М. Иванов, Н.В. Глотов // Проблемы популяц. биологии: материалы XII Всерос. популяц. семинара памяти Н.В. Глотова (1939-2016), 11-14 апр. 2017 г. – Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2017. – С. 218-220.

4846. Практикум по биометрии: учеб. пособие / Н.В. Глотов, Л.В. Рыжова, А.Б. Трубянов, О.В. Жукова; Марийс. гос. ун-т, Ин-т медицины и естеств. наук. – Йошкар-Ола: МарГУ, 2017. – 215 с.

1419-210. Структура и годовые приросты парциальных кустов брусники в заповеднике / Л.В. Рыжова, Н.В. Глотов // Научные труды государственного природного заповедника

«Большая Кокшага». Йошкар-Ола: Поволж. гос. технолог. ун-т. – 2017. – Вып. 8. – С. 210-231.

2019

4738. Анализ выживаемости слоевищ *Evernia prunastri* (L.) Ach. / Ю.Г. Суетина, С.В. Дмитриева, А.Б. Трубянов, Г.Ю. Софронов, С.М. Иванов, Н.В. Глотов // Современные проблемы медицины и естественных наук: сб. ст. Междунар. науч. конф., [Йошкар-Ола, 15-19 апр. 2019 г.] / отв. ред. О.Л. Вокресенская. – Йошкар-Ола, 2019. – Вып. 8. – С. 163-164.

Составители:

Братцева И.В., Гребенников М.Е.

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

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ МАТЕРИАЛОВ ВСЕРОССИЙСКИХ ПОПУЛЯЦИОННЫХ СЕМИНАРОВ

Перед библиографическим описанием приведены номера ЭАНП, под которыми они размещены на сайте ИЭРиЖ: https://ipae.uran.ru/library/publications_pdf/sborniki/population_seminars.

I. Экология и генетика популяций. 5-9 февраля 1997 г., г. Йошкар-Ола, Марийский государственный университет. Председатель оргкомитета – Жукова Л.А.

1400. Экология и генетика популяций: [сб. науч. материалов I Всерос. популяц. семинара, 5-9 фев. 1997 г., г. Йошкар-Ола] / под ред. Л.А. Жуковой, Н.В. Глотова, Л.А. Животовского. – Йошкар-Ола: Периодика, 1998. – 332 с.

II. Жизнь популяций в гетерогенной среде. 16–20 февраля 1998 г., г. Йошкар-Ола, Марийский государственный университет. Председатель оргкомитета – Жукова Л.А.

1401. Жизнь популяций в гетерогенной среде: [сб. науч. материалов II Всерос. популяц. семинара, 16-20 фев. 1998 г., г. Йошкар-Ола] / под ред.: Л.А. Жуковой, Н.В. Глотова, Л.А. Животовского. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – Ч. 1. – 304 с.

1402. Жизнь популяций в гетерогенной среде: [сб. науч. материалов II Всерос. популяц. семинара, 16-20 фев. 1998 г., г. Йошкар-Ола] / под ред. Л.А. Жуковой, Н.В. Глотова, Л.А. Животовского. – Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. – Ч. 2. – 272 с.

III. Онтогенез и популяция. 7-11 февраля 2000 г., г. Йошкар-Ола, Марийский государственный университет. Председатель оргкомитета – Глотов Н.В.

1403. Онтогенез и популяция: сб. материалов III Всерос. популяц. семинара [7-11 фев. 2000 г., г. Йошкар-Ола] / под ред. Н.В. Глотова, Л.А. Животовского, Л.А. Жуковой. – Йошкар-Ола: Марийс. гос. ун-т, 2001. – 235 с.

1404. Экология. – 2001. – № 3. – С. 163-240. – Спец. номер с докладами III Всероссийского популяционного семинара «Онтогенез и популяция», 7-11 фев. 2000 г., г. Йошкар-Ола.

1405. Russian Journal of Ecology. – 2001. – Vol. 32, n 3. – P. 163-219. – Special issue with reports of the IV National Population Workshop: «Ontogenesis and Population», Feb.7-11, Ioshkar-Ola.

IV. Онтогенез и популяция. 18-19 мая 2001 г., г. Москва, Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН. Председатель оргкомитета – Захаров В.М., председатель программного комитета – Глотов Н.В.

1425. Онтогенез. – 2001. – Т. 32, № 6. – С. 403-480. – Спец. номер с докладами IV Всерос. популяц. семинара «Онтогенез и популяция», 18-19 мая 2001 г., г. Москва.

1426. Russian Journal of Developmental Biology. – 2001. – Vol. 32, n 6. – P. 335-405. – Special issue with reports of the IV National Population Workshop: «Ontogenesis and Population», May 18-19, Moscow.

1427. Онтогенез. – 2002. – Т. 33, № 1. – С. 5-18. – В номере два доклада с IV Всероссийского популяционного семинара «Онтогенез и популяция», 18-19 мая 2001 г., г. Москва.

1428. Russian Journal of Developmental Biology. – 2002. – Vol. 33, n 1. – P. 1-12. – This issue contains two reports from the IV National Population Workshop: «Ontogenesis and Population», May 18-19, Moscow.

V. Популяция, сообщество, эволюция. 26-30 ноября 2001 г., г. Казань, Институт экологии природных систем АН Республики Татарстан. Председатель оргкомитета – Морозкин А.И., председатель программного комитета – Глотов Н.В.

1406. Популяция, сообщество, эволюция: V Всерос. популяц. семинар, 26-30 нояб. 2001 г., г. Казань / редкол.: Н.В. Глотов, Л.А. Жукова, М.М. Гимадеев [и др.]. – Казань: Новое издание, 2001. – Ч. 1: [Тезисы стендовых сообщений]. – 273 с.

1407. Популяция, сообщество, эволюция: V Всерос. популяц. семинар, 26-30 нояб. 2001 г., г. Казань / редкол.: Н.В. Глотов, Л.А. Жукова, М.М. Гимадеев [и др.]. – Казань: Новое издание, 2002. – Ч. 2: [Пленарные доклады]. – 260 с.

VI. Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии. 2-6 декабря 2002 г., г. Нижний Тагил, Нижнетагильский государственный педагогический институт. Председатель оргкомитета – Жуйкова Т. В., председатель программного комитета – Глотов Н.В.

1408. Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии: сб. тез. докл. VI Всерос. популяц. семинара, 2-6 дек. 2002 г., [г. Нижний Тагил] / отв. ред. Т.В. Жуйкова. – Нижний Тагил: Изд-во НТГПИ, 2002. – 222 с.

1409. Ученые записки Нижнетагильской государственной социально-педагогической академии: Материалы VI Всерос. популяц. семинара «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии» [2-6 дек. 2002 г., НТГСПА, г. Нижний Тагил] / отв. ред. Т.В. Жуйкова. – Нижний Тагил. – 2004. – 203 с.

VII. Методы популяционной биологии. 16-21 февраля 2004 г., г. Сыктывкар, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН. Председатель оргкомитета – Таскаев А.И., председатель программного комитета – Глотов Н.В.

1410. Методы популяционной биологии: сб. материалов докл. VII Всерос. популяц. семинара, 16-21 февр. 2004 г., Респ. Коми, г. Сыктывкар / редкол.: Н.В. Глотов (отв. ред.) [и др.]. – Сыктывкар, 2004. – Ч. 1. – 248 с.

1411. Методы популяционной биологии: материалы докл. VII Всерос. популяц. семинара, 16-21 февр. 2004 г., Респ. Коми, г. Сыктывкар / редкол.: Н.В. Глотов (отв. ред.) [и др.]. – Сыктывкар, 2004. – Ч. 2. – 173 с.

VIII. Популяции в пространстве и времени. 11-15 апреля 2005 г., г. Нижний Новгород, Нижегородский государственный университет. Председатель оргкомитета – Гелашвили Д. Б., председатель программного комитета – Розенберг Г.С.

1412. Популяции в пространстве и времени: сб. материалов докл. VIII Всерос. популяц. семинара, 11-15 апр. 2005, Н. Новгород / редкол.: Д.Б. Гелашвили (отв. ред.) [и др.]. – Н. Новгород, 2005. – 494 с.

1413. Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. – 2005. – Вып. 1 (9). – 234 с. – Спец. номер с заказными докладами, заслушанными на VIII Всероссийском популяционном семинаре, 11-15 апр. 2005 г., г. Ниж. Новгород.

IX. Особь и популяция – стратегии жизни. 2-6 октября 2006 г., г. Уфа, Башкирский государственный университет, Институты Уфимского НЦ РАН. Председатель оргкомитета – Ишбирдин А. Р., председатель программного комитета – Глотов Н.В.

1414. Особь и популяция – стратегии жизни: материалы докл. IX Всерос. популяц. семинара [посвящ. 90-летию заповед. системы России и 20-летию ФГУ «Гос. природ. заповедника «Шульган-Таш»], 2-6 окт. 2006 г., Респ. Башкортостан, г. Уфа / редкол.: А.Р. Ишбирдин (отв. ред.), Н.В. Глотов, М.М. Ишмуратова [и др.]. – Уфа: Вилли Окслер, 2006. – Ч. 1. – 539 с.

1415. Особь и популяция – стратегии жизни: материалы докл. IX Всерос. популяц. семинара [посвящ. 90-летию заповедной системы России и 20-летию ФГУ «Гос. природ. зап-ка «Шульган-Таш»], 2-6 окт. 2006 г., Респ. Башкортостан, г. Уфа / редкол.: А.Р. Ишбирдин (отв. ред.), Н.В. Глотов, М.М. Ишмуратова [и др.]. – Уфа: Вилли Окслер, 2006. – Ч. 2. – 515 с.

X. Современное состояние и пути развития популяционной биологии. 17-22 ноября 2008 г., г. Ижевск, Удмуртский государственный университет. Председатель оргкомитета – Глотов Н.В.

1416. Современное состояние и пути развития популяционной биологии: материалы X Всерос. популяц. семинара (г. Ижевск, 17-22 ноября 2008 г.) / отв. ред. Н.В. Глотов, науч. ред. В.В. Туганаев. – Ижевск, 2008. – 443 с.

XI. Теоретические проблемы экологии и эволюции: Шестые Любищевские чтения, 11-й Всероссийский популяционный семинар и Всероссийский семинар «Гомеостатические механизмы биологических систем» с общей темой «Проблемы популяционной экологии». 6-10 апреля 1915 г., г. Тольятти, Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук.

1417. Теоретические проблемы экологии и эволюции: VI Любищев. чтения, 11-й Всерос. популяц. семинар и Всерос. семинар «Гомеостатические механизмы биологических систем» с общей темой «Проблемы популяционной экологии», (6-10 апр. 1915 г., Тольятти, Россия) / под ред. Г.С. Розенберга. – Тольятти: Кассандра, 2015. – 363 с.

XII. Проблемы популяционной биологии. 11-14 апр. 2017 г., г. Йошкар-Ола.

1418. Проблемы популяционной биологии: материалы XII Всерос. популяц. семинара памяти Николая Васильевича Глотова (1939-2016), 11-14 апр. 2017 г., [г. Йошкар-Ола] / редкол.: О.Л. Воскресенская, Д.Б. Гелашвили, Ю.Г. Суетина. – Йошкар-Ола, 2017. – 283 с.

Составители:

Братцева И.В., Гребенников М.Е.

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

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. 16,70 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