

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

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.

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».

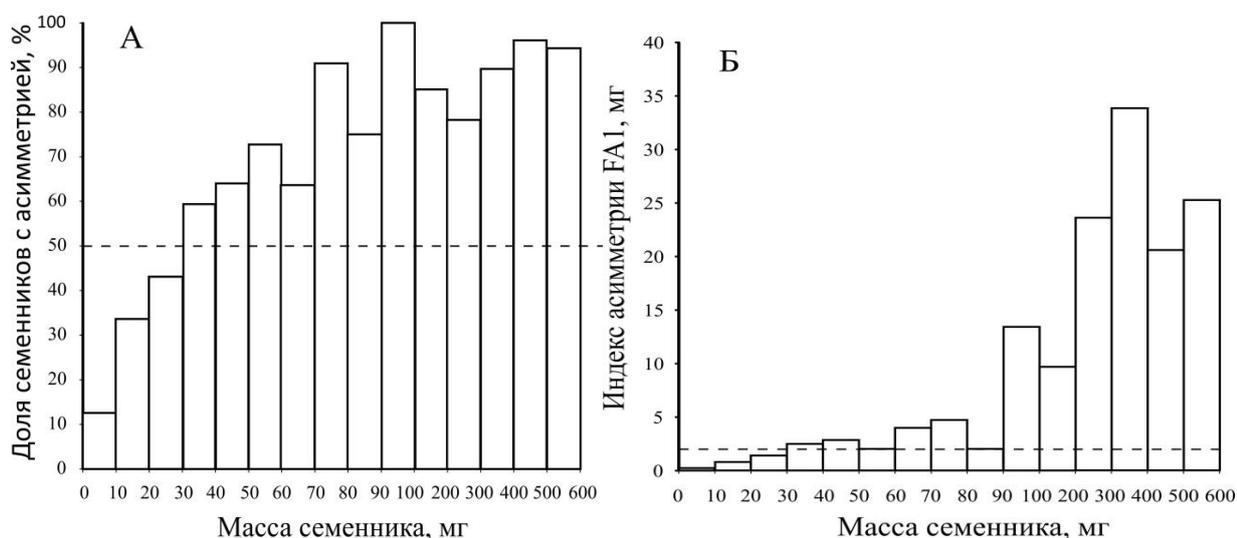


Рис. 1. Доля животных с асимметрией (А) и средняя абсолютная величина асимметрии (Б) в разных размерных классах семенников. Пунктирная линия – пороговое значение показателей А и Б, при достижении которого семенники включали в анализ

Таблица 1

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

Вариант онтогенеза	Стадия полового развития			
	Неполово-зрелость	Созревание	Полово-зрелость	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		

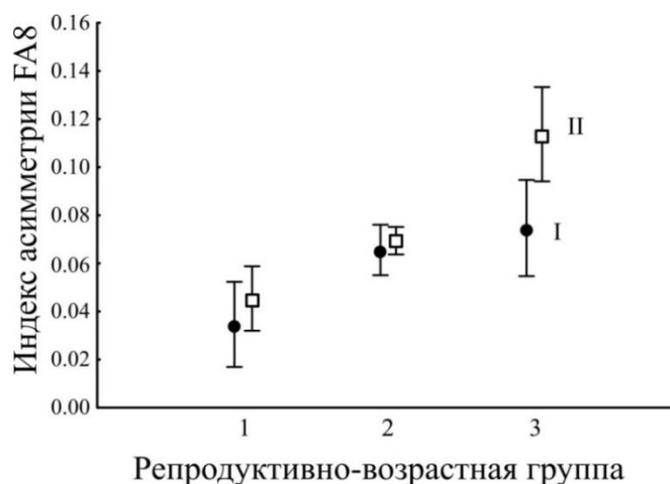


Рис. 2. Флуктуирующая асимметрия (FA8, среднее \pm ошибка среднего) массы семенников *Cl. glareolus* в разных репродуктивно-возрастных группах. Варианты онтогенеза: I – животные, созревающие в год своего рождения, II – созревающие на следующий год после зимовки; репродуктивно-возрастные группы: 1 – *w*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