

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РФ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ УРАЛЬСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК



ЭКОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ: НОВЫЕ ГОРИЗОНТЫ

**МАТЕРИАЛЫ МЕЖДУНАРОДНОГО СИМПОЗИУМА,
ПОСВЯЩЕННОГО 100-ЛЕТИЮ АКАДЕМИКА С. С. ШВАРЦА
ЕКАТЕРИНБУРГ, 1–5 АПРЕЛЯ 2019 г.**

Екатеринбург
2019

УДК 574 + 575.8

ББК 28.080

Э 40

*Рекомендовано к изданию Ученым советом
ФГБУН ИЭРиЖ УрО РАН*

*Ответственные редакторы:
доктор биологических наук, проф. РАН Д. В. Веселкин
доктор биологических наук, проф. А. Г. Васильев*

Редакционная коллегия

*д.б.н., проф. А. В. Бородин, д.б.н. И. А. Васильева, к.б.н. О. А. Госькова,
к.б.н. Е. Б. Григоркина, к.б.н. Ю. А. Давыдова, к.б.н. Е. Ю. Захарова, д.б.н. Н. С. Корытин,
д.б.н. Л. Е. Лукьянова, к.б.н. Н. И. Марков, д.б.н. В. Г. Монахов, д.б.н. Г. В. Оленев,
д.б.н. В. Н. Рыжановский, д.б.н. В. Л. Семериков, к.б.н. В. А. Соколов, к.б.н. Т. В. Струкова,
к.б.н. М. В. Чибиряк*

Экология и эволюция: новые горизонты: материалы Международного симпозиума, посвященного 100-летию академика С. С. Шварца (1–5 апреля, 2019, г. Екатеринбург). — Екатеринбург: Гуманитарный университет, 2019. — 698 с.

ISBN 978-5-7741-0358-4

Обсуждаются актуальные проблемы фундаментальной экологии в связи с быстрыми антропогенными и климатическими изменениями биоты, происходящими в мире. Рассмотрены современное состояние и перспективы решения проблем теоретической экологии, популяционной и эволюционной экологии, экологической морфологии и экофизиологии, экологической генетики и филогеографии, исторической экологии и палеоэкологии, радиационной экологии и экотоксикологии, а также экологии сообществ и филогенетики. Предложены новые теоретические представления в области эволюционной и популяционной синэкологии; обсуждаются новые подходы на стыке молекулярной генетики, филогенетики и экологии. Особое внимание уделено современным представлениям об эволюции: изучению биологического разнообразия на разных уровнях организации; методам экологического прогнозирования, моделирования и технологиям рационального природопользования.

В сборнике представлены материалы докладов участников из России, Азербайджана, Армении, Белоруссии, Германии, Израиля, Казахстана, Монголии, Нидерландов, Норвегии, Польши, Словении, Узбекистана, Украины, Финляндии, Чехии, и других стран.

ISBN 978-5-7741-0358-4

© Институт экологии растений и животных УрО РАН, 2019
© Оформление, Гуманитарный университет, 2019

ECOLOGY AND EVOLUTION: NEW CHALLENGES

**PROCEEDINGS OF THE INTERNATIONAL SYMPOSIUM
DEDICATED TO THE 100TH ANNIVERSARY OF THE RUSSIAN
ACADEMICIAN S. S. SHWARTZ
RUSSIA, EKATERINBURG, APRIL 1–5, 2019**

Ekaterinburg
2019

Ecology and Evolution: New Challenges: Proceedings of the International Symposium dedicated to the celebration of 100th anniversary of RAS Academician S. S. Shwartz (**April 1–5, 2019**, Ekaterinburg, Russia). — Ekaterinburg: Liberal Arts University — University for Humanities, 2019. — 698 p.

The International Symposium '*Ecology and evolution: New challenges*' was dedicated to the celebration of S. S. Shwartz' 100th anniversary. RAS Academician S. S. Shwartz (1919–1976) was a prominent Russian ecologist whose contribution to the field of population and evolution ecology is hard to overestimate. He is deservedly regarded as the father of the Ural ecological scientific school. He was also the founder and editor-in-chief of the Russian Journal of Ecology. S. S. Shwartz was awarded a number of state civilian decorations and awards, including A. N. Severtsov' Award.

The Symposium was aimed at facilitating discussions among its participants around pressing issues of fundamental ecology associated with global anthropogenic and climatic changes in biota. The discussions focused on the current state and prospects of solving urgent ecological problems arising in the fields of theoretical ecology, population and evolutionary ecology, ecological morphology, ecophysiology, ecological genetics, phylogeography, historical ecology, paleoecology, radiation ecology, ecotoxicology as well as the ecology of communities and phylogenetics. New theoretical concepts in the fields of evolutionary and population synecology were presented, along with most recent advancements at the interface between molecular genetics, phylogenetics and ecology. The historical aspects of the development of modern ecology were discussed. A particular attention was paid to contemporary views on evolution, novel approaches to investigating the biological diversity of various groups of organisms, the methods of ecological forecasting and modelling, as well as to the technologies of rational environmental management, facilitating the application of scientific achievements in practice.

This book of Proceedings presents Symposium papers delivered by participants from Russia, Azerbaijan, Armenia, Belarus, Germany, Israel, Kazakhstan, Mongolia, the Netherlands, Norway, Poland, Slovenia, Uzbekistan, Ukraine, Finland, Czech Republic, and others.

Acknowledgments

We express our appreciation to the Department of Foreign Languages,
Institute of Philosophy and Law UB RAS,
for language assistance in organizing the Symposium.

ISBN 978-5-7741-0358-4

© Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, 2019
© Liberal Arts University — University for Humanities, 2019

МЕЖДУНАРОДНЫЙ СИМПОЗИУМ, ПОСВЯЩЕННЫЙ 100-ЛЕТИЮ АКАДЕМИКА С. С. ШВАРЦА

Екатеринбург, 1–5 апреля 2019 г.

Международный симпозиум «Экология и эволюция: новые горизонты» посвящен 100-летию со дня рождения академика С. С. Шварца. Станислав Семенович Шварц (1919–1976) — выдающийся российский эколог, внесший большой вклад в развитие популяционной и эволюционной экологии, создатель Уральской экологической научной школы, основатель и главный редактор журнала «Экология» [Russian Journal of Ecology], лауреат премии Президиума АН СССР им. А. Н. Северцова.

СПИСОК СЕКЦИЙ

- Секция 1. Популяционная экология
- Секция 2. Эволюционная экология
- Секция 3. Экологическая морфология и экофизиология
- Секция 4. Экологическая генетика и филогеография
- Секция 5. Историческая экология и палеоэкология
- Секция 6. Радиационная экология и экотоксикология
- Секция 7. Экология сообществ и филоценогенетика

SECTION LIST

- Section 1. Population ecology
- Section 2. Evolutionary ecology
- Section 3. Ecological morphology and ecophysiology
- Section 4. Ecological genetics and phylogeography
- Section 5. Hystorical ecology and paleoecology
- Section 6. Radiation ecology and ecotoxicology
- Section 7. Community ecology and phylocenogenetics

Организации-партнеры:

Администрация Чкаловского района г. Екатеринбурга;

ГАНОУ СО «Дворец молодежи»;

Ботанический сад Уральского отделения РАН;

Уральский Федеральный университет им. первого Президента России Б. Н. Ельцина;

Кафедра Иностранных языков Института философии и права УрО РАН.

ПРОГРАММНЫЙ КОМИТЕТ

ПРЕДСЕДАТЕЛЬ

В. Н. Большаков академик РАН, Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия

СОПРЕДСЕДАТЕЛЬ

В. В. Рожнов академик РАН, Институт проблем экологии и эволюции РАН, Россия

ЗАМ. ПРЕДСЕДАТЕЛЯ

А. Г. Васильев д.б.н., проф., Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия

ЧЛЕНЫ ПРОГРАММНОГО КОМИТЕТА

В. Д. Богданов чл.-корр. РАН, Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия

G. Bujalska Dr. Sci., Prof., Польская академия наук, Польша

I. E. Benenson Dr. Sci., Prof., Университет Тель-Авива, Израиль

L. Grüm Dr. Sci., Prof., Польская академия наук, Польша

Э. В. Ивантер чл.-корр. РАН, Петрозаводский госуниверситет, Россия

J. P. Kurhinen Dr. Sci., Prof., Университет Хельсинки, Финляндия;
Институт леса КарНЦ РАН, Россия

Ю. Н. Литвинов д.б.н., проф., Институт систематики и экологии СО РАН, Россия

J. L. Martin Dr. Sci., Prof., Евроакадемия, Эстония

Н. С. Москвитина д.б.н., проф., Томский госуниверситет, Россия

В. А. Мухин д.б.н., проф., Уральский федеральный университет, Россия

И. В. Петрова д.б.н., Ботанический сад УрО РАН, Россия

Г. С. Розенберг чл.-корр. РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН, Россия

E. S. Roitberg PhD, Научно-исследовательский зоологический музей Кёнига, Германия

Н. Г. Смирнов чл.-корр. РАН, Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия

А. А. Чибилев академик РАН, Институт степи УрО РАН, Россия

С. Г. Шиятов д.б.н., проф., Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия

Секция 1
ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ

Section 1
POPULATION ECOLOGY

ПОВЕДЕНЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГОРОДСКОЙ И ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИЙ КРЯКВЫ (*ANAS PLATHYRYNCHOS*)

Авилова К. В., Скобеева В. А.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия

e-mail: wildlife@inbox.ru

На примере ряда видов водоплавающих птиц прослеживаются заметные тенденции к активному освоению городской среды обитания. Это проявляется в росте их численности и видового разнообразия в городе. Концентрация птиц в границах высокоурбанизированной территории способствует переходу части их к формированию относительно обособленных городских популяций, что может свидетельствовать о микроэволюционном процессе, вызванном растущей урбанизацией. Общее видовое богатство зимующих водоплавающих птиц в Москве увеличилось с 1985 г. с 3 до 20 видов и значимо растет ($r_s = 0.88$, $p < 0.001$, $n = 33$). В ходе закрепления популяции на городской территории меняется ряд параметров жизненного цикла составляющих ее особей.

Мониторинг городской популяции кряквы (*Anas platyrhynchos*) в Москве в течение 20 лет выявил основные направления трансформации жизненного цикла, позволяющие ей успешно наращивать численность, преодолевая вызовы современной урбанизации. Смещение срока наступления устойчивого теплого периода к началу года, рост естественной и искусственной освещенности стимулируют более раннее размножение и вовлечение в него большего, чем в годы с поздней весной, числа самок. За счет этого, а также за счет частого разорения гнезд и увеличения числа повторно гнездящихся самок удлиняется гнездовой период. Повторное гнездование компенсирует потери кладок и выводков, неизбежные в городе. Связь даты откладки первого яйца и общей длины периода кладки с ростом числа гнездящихся самок можно интерпретировать как часть авторегуляционных процессов в популяции (Авилова, 2016). Компенсаторные и регуляторные явления ведут к более рациональному использованию ресурсов и дальнейшему росту популяции. На современном этапе динамики численности наблюдается положительная обратная связь размеров зимующей и гнездящейся группировок. Зимой в границах Москвы обитают две субпопуляции крякв — городская и природная (москворецкая), которые частично перекрываются. Москворецкая находится в более жесткой зависимости от погодных условий зимы, чем городская. Динамика численности городской субпопуляции определяется как социально-экономическими, так и метеорологическими факторами, москворецкой — преимущественно метеорологическими факторами (Авилова, 2018). Все это дополняет имеющиеся представления о биологической структуре вида. В начале XXI в. наметилось

генетическое обособление городских популяций кряквы Южной Европы от природных (Baratti et al., 2009, 2015).

Целью нашей работы была проверка этого положения для городской и природной популяций кряквы в условиях средней полосы России. Задача — выявление наличия/отсутствия возможных поведенческих и генетических различий городской (Москва) и природной (Московская, Владимирская, Вологодская области) популяций. Наблюдения за поведением особей городской и природной популяций были проведены в июне–июле 2018 г. в Москве и Московской области. Различия в поведении устанавливали на основе измерения дистанции вспугивания птиц (ДВ) или предпочитаемой дистанции (ПД) птицы по отношению к человеку. Медиана ПД у особей природной популяции 55 м, городской — 2 м, медиана ДВ соответственно 50 м и 3 м. У птиц по отношению к человеку в городе и природе ПД значительно различаются (тест Манна-Уитни $Z = 7.36$; $p < 0.001$; $n = 87$), как и ДВ ($Z = 6.44$; $p < 0.001$; $n = 69$). В то же время разброс этих показателей в природе гораздо больше, чем в городе: для ПД — $C = 6$ в природе и $C = 3.6$ в городе, для ДВ — $C = 52.3$ в природе и $C = 2$ в городе. Последнее свидетельствует о более изменчивой и динамичной реакции на фактор беспокойства у членов природной популяции по сравнению с городскими птицами. Для проверки наличия генетической обособленности пробы ДНК, взятые от особей из городской популяции Москвы, были типированы по микросателлитным маркерам, описанным для популяций Южной Европы (Baratti et al., 2015). По семи микросателлитным локусам было обнаружено аллельное разнообразие, однако объем проанализированной к настоящему моменту выборки не позволяет судить о наличии обособленности московской популяции. Требуется дальнейшие исследования.

Работа выполнена в рамках государственного задания Биологического факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова.

BEHAVIORAL DIFFERENTIATION AND GENETIC VARIABILITY OF URBAN AND NATURAL POPULATIONS OF MALLARD *ANAS PLATHYRYNCHOS*

Avilova K. V., Skobeeva V. A.

Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

e-mail: *wildlife@inbox.ru*

Possible behavioral and genetic differences between an urban (Moscow) population and a natural (the Moscow, Vladimir and Vologda regions) population of Mallard were identified. The possibility of genetic isolation of urban and natural Mallard populations was scrutinized. Allele diversity was found in 7 microsatellite loci.

Key words: *Moscow, species diversity, population, Mallard, DNA samples.*

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕЩА (*ABRAMIS BRAMA*) В РАЗЛИЧНЫХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ЗОНАХ ГОЛАРКТИКИ

Бабуева Р. В.

Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск, Россия

e-mail: raisaven@yandex.ru

Лещ (*Abramis brama*) — ценная промысловая рыба семейства карповых. Широко распространен в различных по географическому положению водоемах. Коренное местообитание — районы Средней и Восточной Европы, отсутствует на крайнем севере и юге, в Исландии, Северной Швеции, Лапландии, на Апеннинском и Пиренейском полуостровах. Первый объект акклиматизации европейских рыб в Западную Сибирь. Натурализация и промысловый эффект были получены от интродукции леща в 1929 г. в крупное, эвтрофное оз. Убинское (Барабинская низменность). Ихтиофауна озера была представлена 7 видами рыб, из них хищники: ерш, окунь, щука. В озеро было выпущено 250 экз. двухлеток из рек Белой и Уфы. Сибирская акклиматизационная станция вселила 24 132 экз. разновозрастного убинского леща во вновь созданное Новосибирское водохранилище, где туводная ихтиофауна состояла из 25 видов; среди них хищники: щука, окунь, ерш, налим. В настоящее время лещ стал доминирующим видом верхней Оби, распространился по всему Обскому бассейну. Из Новосибирского водохранилища лещ был вселен в крупные водохранилища Енисея и Ангары в целях повышения рыбопродуктивности. Естественный ареал леща расширился от лесной зоны до пустыни за счет бассейнов рек Западной и Восточной Сибири, Казахстана и Средней Азии.

Материал по биологии леща был собран на озерно-речных водоемах Западно-Сибирской равнины (1971–2018 гг.), на Волгоградском (1985 г.) и Цимлянском (1991 г.) водохранилищах, в Аральском море (1975 г.). Внешнее строение леща отражает адаптацию вида к обитанию в придонных слоях слабо текущих и стоячих водоемов: тело сжато с боков, его максимальная высота достигает 44% длины.

В реках, водохранилищах, озерах обитает повсеместно. Половозрелый лещ после нереста скатывается с поймы на более кормные участки глубоководной зоны, где образует постоянные нагульные скопления. На мелководье немногочислен, держится разрозненно. Основная часть молоди нагуливается на мелководье. Перед зимовкой молодь подходит к берегам, собираясь косяками. В водохранилищах она зимует в протоках, заливах, где зачастую гибнет при сработке горизонта воды. Лещ в возрасте 4–9 лет зимует в глубоководной части водоема.

Нерест начинается на мелководье при температуре воды 12–14 °С, длится 7–25 сут., пик — при 16–18 °С. Продолжительность индивидуального вымета

икры короткая. Икрометание порционное, но в водоемах Сибири у леща единовременный тип икрометания. Индивидуальная плодовитость варьирует от 18 до 530 тыс. икринок, максимальная — 750 тыс. Относительная плодовитость (количество икринок на 1 г массы) колеблется от 99 до 160, в среднем 127. В развитии половых продуктов отсутствует период покоя. После нереста оно начинается в июне–июле, активное нарастание их массы — в феврале. Перед нерестом коэффициент зрелости самок колеблется от 5 до 13%, в среднем 11.1%. Нерестилища — обычно хорошо прогреваемые участки водоема со слабой проточностью и глубиной 0.25–3 м. Икра откладывается на остатках растительности, зарослях тростника. Избирательность нерестилищ и нерестового субстрата — адаптация, обеспечивающая появление мощных генераций у леща.

В уловах длина тела рыб колеблется от 4.5 до 55 см. На мелководных пойменных участках преобладают мелкие ювенальные особи с длиной тела 10–25 см. В линейном росте леща наблюдаются периоды усиленного и замедленного роста, обусловленные сменой этапов развития. Наиболее значительный прирост — в первый год жизни (12.6–15.1 см). В первые два года жизни лучшие показатели линейного роста отмечены у леща Западной Сибири и Аральского моря. В Сибири лещ достигает максимального размера 50–55 см к 9–10 годам, в других географических поясах — в более старшем возрасте (в Аральском море к 14–16 годам (Маркун, 1929), в озерах Белоруссии — к 12 годам (Жуков, 1965, 1989), в р. Каме — к 20–27 годам (Соловьева, 1954), в Карелии — к 20–25 годам (Потапова, 1962). Масса тела рыб колеблется от 3.5 до 3500 г, иногда достигая 4000–5000 г, в среднем она больше у самок. Лещ Западной Сибири занимает одно из первых мест по скорости роста массы тела среди популяций вида. Коэффициент его упитанности по Фульгону в зависимости от возраста рыб колеблется от 1.87 до 2.54, по Кларку — от 1.69 до 2.27. Это жирная (4.9–8%) и калорийная (126.3 на 100 г) рыба, что обусловлено богатой кормовой базой. Возрастной состав леща представлен 28 возрастными группами 0–27 лет. Соотношение полов близко к 1:1. Половое созревание у самцов леща происходит на 3–5-м, у самок — на 4–7-м году жизни.

На первых этапах развития лещ питается зоопланктоном. Сеголетки благодаря выдвигаемому ротовому аппарату втягивают добычу на расстоянии, что дает им преимущество перед другими видами рыб. В питании взрослых лещей большую роль играют личинки хирономид, в основном *Tendipes*, *Tanytarsus*, *Procladius*. Встречаемость их в пище леща с трех годовалого возраста составляет 100%. В питании леща как бентофага основную долю по массе составляют мизиды, двустворчатые моллюски, доля растительности и детрита незначительна. Взрослые рыбы продолжают питаться подо льдом. Средний индекс наполнения кишечника у двух-трехлеток (длина тела 10–20 см) равен 40–65%, у более старших (20–45 см) — 28–63%. В водоемах с небольшим набором пищевых организмов лещ конкурирует с другими бентофагами

Состав паразитофауны леща колеблется от 9–10 (Новосибирское водохранилище, озера Западной Сибири) до 35 (Аральское море) видов.

Исследование поддержано Программой фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект № У1.51.1.9 (AAAA–A16–116121410119–4).

**ECOLOGICAL DIFFERENTIATION OF BREAM (*ABRAMIS BRAMA*)
POPULATIONS IN DIFFERENT GEOGRAPHIC ZONES
OF THE HOLARCTIC**

Babueva R. V.

Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk, Russia

e-mail: raisaven@yandex.ru

We studied the distribution, reproduction, growth, age, and feeding of Bream *Abramis brama* in waterbodies of different geographical natural zones both within the natural range of the species and during the species' introduction outside the range. As a result of the Bream naturalization in Western and Eastern Siberia, Kazakhstan and Central Asia, the species' range has expanded from forest zone waterbodies to desert. High rates of growth and maturity and high indicators of nutritional status were found in the fish in Western Siberia due to the rich food supply.

Key words: *species range, introduction, naturalization, Bream, size and age composition of populations, biological indicators.*

**ЧАСТОТНО-ВРЕМЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПЕСНИ
МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ (*FICEDULA HYPOLEUCA*)
В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ШУМОВОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ**

Бастрикова А. Е., Гашков С. И.

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

e-mail: bastrikova_a_e@mail.ru

В условиях современного города одним из самых распространённых видов загрязнения является шум. Основные источники шумового загрязнения в городе — транспортные, бытовые и промышленные шумы, преимущественно находящиеся в частотном диапазоне до 3000 Гц (Wood, Yerezinac, 2006). Антропогенный шум, который по сравнению с естественными шумами часто более громкий, может осложнять акустическую коммуникацию, маскируя сигнал и затрудняя

передачу информации. Для ряда видов птиц, бесхвостых амфибий и насекомых известен эффект избегания перекрывания видовых сигналов с городскими шумами диапазона 1–3000 Гц (Roca et al., 2016). Одними из самых распространенных вариантов избегания перекрывания песни низкими частотами являются смещение пения в более высокочастотную область либо выпадение из песни низкочастотных элементов. Так, для большой синицы (Slabbekoorn, Peet, 2003; Mockford, Marshall, 2009), певчей зонотрихии (Wood, Yezerinas, 2006), зарянки (Montague et al., 2012), восточного соловья (Иваницкий и др., 2014), зяблика (Кисляков, Иваницкий, 2018) и ряда других видов отмечается повышение минимальной частоты песни у особей, обитающих в условиях антропогенного шумового воздействия.

Для того чтобы проверить, наблюдается ли подобный эффект у мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*), мы проанализировали записи пения 90 самцов (всего 2298 рекламных песен). Записывали пение самцов, рекламирующих искусственное гнездовье в период до образования пары. Сбор материала производился в полевые периоды 2014–2017 гг. на территории двух парков г. Томска ($n = 51$) и естественного участка обитания вида в окрестностях с. Коларово, Томский район ($n = 39$). Оба городских участка подвержены постоянному сходному шумовому воздействию от автотранспорта и людей, в то время как на контрольном участке уровень антропогенного шума минимален и не постоянен. Обработка аудиоматериалов проводилась с использованием редактора «Cool Edit Pro». При статистической обработке данных использовали методы непараметрической статистики: U-критерий Манна-Уитни (U), Критерий Краскела-Уоллиса (H).

Между самцами из городской и лесной выборок выявлены статистически значимые различия по диапазону частот рекламной песни (тест Манна-Уитни; $p < 0.001$). В среднем у особей, обитающих в городе, он был на 320 Гц уже. Сужение диапазона происходило в основном за счет повышения минимальной частоты песни (тест Манна-Уитни; $p < 0.001$). Минимальная частота рекламных песен у самцов из урбанизированных местообитаний в среднем оказалась на 270 Гц ниже. Среднее значение минимальной частоты песни у городских особей составило 2565.13 ± 7.38 Гц, тогда как у птиц из пригорода — 2295.78 ± 8.6 Гц. В условиях антропогенной зашумленности одновременно наблюдалось понижение максимальной частоты песни (тест Манна-Уитни; $p = 0.004$) в среднем на 50 Гц. Средняя максимальная частота песни самцов в городе составила 7899.07 ± 28.74 Гц, в пригороде — 7951.75 ± 34.22 Гц.

Кроме частотных характеристик, в зашумленных участках менялась и продолжительность рекламной песни (тест Манна-Уитни; $p = 0.0003$): в городе средняя длина песни оказалась на 0.13 с (6%) короче: здесь она составила 2019 ± 27.73 мс, в пригороде — 2150 ± 17.79 мс. Сокращение длины рекламной песни, вероятно, может быть связано с увеличением частоты прерывания пения из-за внезапно возникающих звуков и расширения спектра акустических помех.

Как сказано выше, один из основных источников шума в городе — автотранспорт. Именно его низкочастотная составляющая, по нашему мнению, является

основной причиной изменения параметров песни мухоловки-пеструшки. Однако в городских условиях не просто оценить его вклад из-за перекрывания с иными источниками шума. Поэтому мы дополнительно предприняли попытку оценить его влияние на песни мухоловки-пеструшки в условиях естественного местообитания (контрольный участок), где единственным источником антропогенного шума является асфальтированная автотрасса, проходящая на расстоянии ≈ 50 м от экспериментальной площадки.

Проанализированы записи пения 22 самцов *F. hypoleuca* (сборы 2017 г.), поющих на различном расстоянии от дороги. Дистанцию от точки записи до источника шума измеряли по линии, перпендикулярной автотрассе. Исследуемые особи были разделены на три группы в зависимости от удаленности от дороги: 50–99, 100–199, 200–300 м. Анализ пения выявил различия в параметрах пения «ближних» и «дальних» от дороги особей. По всем рассмотренным параметрам пения группа самцов ($n = 6$), поющих в пределах 50–99 м от источника шума, отличалась от более дальних (100–199 м, $n = 11$; 200–300 м, $n = 5$). Количество фигур в песнях (тест Краскела-Уоллиса, $H_{(2, N=550)} = 6.3$; $p = 0.044$) и максимальная частота песни ($H_{(2, N=550)} = 8.4$; $p = 0.015$) снижались с приближением к источнику шума. Изменение минимальной частоты песни происходило противоположным образом — она возрастала с уменьшением дистанции от дороги ($H_{(2, N=550)} = 29.1$; $p < 0.0001$). В результате можно говорить о наличии ответной реакции мухоловки-пеструшки на шум автотранспорта на дистанции до 100 м.

Таким образом, на шумовое загрязнение мухоловка-пеструшка отвечала изменением диапазона частот пения. Это наиболее проявлялось в повышении минимальной частоты пения, что согласуется с закономерностями, выявленными разными исследователями у других видов животных, для которых данные изменения — это способ избежать перекрывания видовой песни низкочастотными шумами.

FREQUENCY AND TIME CHARACTERISTICS OF THE PIED FLYCATCHER FICEDULA HYPOLEUCA SONG IN THE CONDITIONS OF ANTHROPOGENIC NOISE POLLUTION

Bastrikova A. E., Gashkov S. I.

National Research Tomsk State University, Tomsk, Russia

e-mail: bastrikova_a_e@mail.ru

A number of urban songbird species demonstrate an increased frequency of singing in the individuals living in the conditions of anthropogenic noise exposure. The object of our study Pied Flycatcher responded to noise pollution by changing the frequency range of its singing. This was most pronounced in increasing the minimal frequency of singing.

Key words: *anthropogenic noise, Pied Flycatcher, song.*

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ЦИКЛЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ПРЕДГОРЬЯХ СЕВЕРНОГО УРАЛА

Бобрецов А. В.^{1,2}, Петров А. Н.², Быховец Н. М.²

¹Печоро-Илычский государственный природный заповедник, п. Якшиа, Россия

²Институт биологии КНЦ УрО РАН, г. Сыктывкар, Россия

e-mail: avbobr@mail.ru

У мелких млекопитающих выделены три типа популяционной динамики: периодические (циклические) колебания численности, нерегулярные изменения обилия, относительно стабильные популяции с очень незначительной амплитудой колебаний (Korpimäki et al., 2004). Значительное влияние на динамику популяций животных оказывает ландшафтная неоднородность территории (Fahig, 2007; Loman, 2008; Sibly et al., 2009; Nabe-Nielsen et al., 2010; Pearson et al., 2013). Ландшафтный эффект выражен не только в сокращении амплитуды колебаний обилия, но и в смене типа динамики. Во многом влияние ландшафта объясняется изменениями в соотношении пропорции оптимальных и маргинальных местообитаний в том или ином ландшафте (Delattre et al., 1992; Lidicker, 1995).

Исследования популяционной динамики мелких млекопитающих проводили в предгорном районе Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал) с 1988 по 2018 г. В ландшафтном отношении он представляет собой увалистую возвышенную равнину, которую в меридиональном направлении пересекает несколько гряд. Для оценки численности использовали данные учетов в 50-метровые ловчие канавки, которые ежегодно работали в течение 10–15 дней в трех основных местообитаниях района. За показатель обилия принимали число особей на 10 канавко-суток (ос/10 кан.-сут). Объем ловчих усилий составил 1290 кан.-сут, выборка – 14 600 особей, относящихся к 17 видам землероек и полевок. Периодичность в популяциях животных выявляли при помощи методов спектрального и автокорреляционного анализа.

Установлено, что большинство видовых популяций мелких млекопитающих (11 из 14) в предгорьях Северного Урала являются циклическими. Три вида из-за их большой редкости в анализ включены не были. По мнению ряда исследователей (Korpimäki et al., 2004), неотъемлемым атрибутом циклических популяций землероек и полевок является четко выраженная межвидовая синхронность в их динамике численности. Ее мерой служит показатель связности (Маргалев, 1992; Литвинов, 2001), который включает все статистически значимые положительные корреляционные связи. Для населения *Micro mammalia* предгорий этот показатель составляет 37.8%, тогда как в равнинном районе заповедника достигает лишь 17.8% (Бобрецов, 2016). Наиболее синхронно изменяется численность *Sorex araneus*, *S. isodon*, *Sorex caecutiens*, *Myodes rutilus*, *M. glareolus*, *Myodes rufocanus*,

Myopus schisticolor, *Microtus agrestis* и *M. oeconomus*. Значения коэффициента корреляции Спирмена между колебаниями показателей обилия этих видов варьировали от +0.70 до +0.88 ($p < 0.001$). Именно эти виды определяют общие закономерности циклической динамики мелких млекопитающих в предгорной тайге. Среди них наиболее многочисленными (10% и более в уловах) являются *S. araneus*, *S. caecutiens*, *M. glareolus*, *Myopus schisticolor* и *M. rutilus* — на их долю в уловах в среднем за все годы пришлось 79.2%. За период наблюдений выявлено 9 циклов продолжительностью от 3 до 5 лет: из них пять — 3-летних, три — 4-летних, один — 5-летний. Трехлетний цикл состоит из трех фаз — пика, снижения и депрессии, четырехлетний цикл начинается дополнительной фазой увеличения обилия, а для единственного пятилетнего цикла фаза подъема численности длилась 2 года.

В течение цикла видовое разнообразие мелких млекопитающих и их обилие значительно меняются. В годы депрессий суммарная численность животных варьировала от 6.1 ос. до 74.3 (в среднем 41.1) ос./10 кан.-сут. В уловах немногочисленными были в основном четыре вида — *S. araneus*, *S. caecutiens*, *M. glareolus* и *M. rutilus*. На фазах подъема их обилие увеличивалось, появлялись в небольшом числе и другие виды. Максимальное разнообразие видов отмечено на фазах пика — отлавливали до 16 видов. В эти годы показатели обилия многих видов землероек и полевок достигали максимальных значений. Особенно увеличивается численность таких видов, как *Myopus schisticolor*, *M. agrestis* и *M. oeconomus*, которые в период депрессий в уловах не регистрируются. В некоторые годы (1988 г.) лесной лемминг занимал ведущие позиции в населении мелких млекопитающих — до 30.6%. Огромные кормовые запасы (гипертрофия мохового покрова), большая площадь увлажненных таежных местообитаний являются основой для регулярных всплесков численности этого вида в данном районе.

В годы пиков увеличивается обилие *S. isodon* и *M. rufocanus*. Суммарная численность видов на этой фазе изменялась от 188.9 до 295.8 ос. (в среднем 229.0 ос.) на 10 кан.-сут. Каждый цикл характеризуется не только разной длительностью, амплитудой колебаний, но и определенным соотношением видов, так как его формирование происходит в годы с разной экологической обстановкой. При этом в значительной степени варьирует численность фоновых видов, которые и определяют аспект того или иного цикла. Так, в 1987–1991 гг. в уловах доминировали пять видов (в порядке убывания их обилия) — *Myopus schisticolor*, *S. araneus*, *M. agrestis*, *M. rutilus* и *S. caecutiens*, доля которых в населении составила 68%. В 3-летнем цикле (1992–1994 гг.) преобладали три вида — *S. araneus*, *S. caecutiens* и *M. rutilus* (75% в уловах).

Начиная с 2003 г. в населении мелких млекопитающих наблюдаются структурные изменения среди лесных полевок. В результате трансформации местообитаний и увеличения мозаичности лесов (следствие глобального изменения климата) численность красной полевки существенно уменьшается, а обилие рыжей полевки резко возрастает. Последняя доминирует во всех местообитаниях, в том числе и в несвойственных ей ельниках зеленомошных плакорных (до 73%). При этом синхронность в динамике популяций этих видов не нарушается.

Работа выполнена в рамках проекта № 18-4-4-30 Комплексной программы УрО РАН «Динамика разнообразия животного мира западного макросклона Урала и сопредельных территорий (равнинной части Европейского Северо-Востока России) в условиях изменения среды» (№ регистрации АААА-А17-117112850234-5).

POPULATION CYCLES OF SMALL MAMMALS IN THE FOOTHILLS OF THE NORTHERN URALS

Bobretsov A. V.^{1,2}, Petrov A. N.², Bykhovets N. M.²

¹*Pechoro-Ilychskii State Nature Reserve, Yaksha, Russia*

²*Institute of Biology, Komi Scientific Center, Syktyvkar, Russia*

e-mail: *avbobr@mail.ru*

Population dynamics of small mammals in the foothill area of Pechoro-Ilych natural reserve was studied. It is ascertained that the most species populations (11 of 14) in the foothills of the Northern Urals are cyclic. The maximal species diversity was remarked in the periods of their high numbers. Every cycle is characterized not only by different duration and amplitude, but by particular species proportion as its formation goes on in different ecological situation that year. The numbers of background species, which determine aspects of the cycles, varies considerably.

Key words: *small mammals, population cycle, numbers dynamics, foothill area, the Northern Urals.*

ВИТАЛИТЕТНАЯ СТРУКТУРА И ЖИЗНЕННАЯ СТРАТЕГИЯ *DELPHINIUM PUBIFLORUM* (DC.) TURCZ. EX HUTN НА ТЕРРИТОРИИ САРАТОВСКОЙ И УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТЕЙ

**Богослов А. В., Шилова И. В., Кашин А. С., Крицкая Т. А.,
Пархоменко А. С., Гребенюк Л. В.**

*Саратовский национальный исследовательский государственный университет
им. Н. Г. Чернышевского, г. Саратов, Россия*

e-mail: *dandelioncave@mail.ru*

Важная диагностическая характеристика состояния популяций растений — виталитетное состояние. Виталитет — это морфоструктурное выражение жизненного состояния растений. Особенно актуально выявление виталитетного

состояния ценопопуляций (ЦП) редких видов растений, к которым относится, в частности, живокость пушистоцветковая (*Delphinium pubiflorum*).

Известны сборы этого вида из Ульяновской (Сенатор и др., 2016), Саратовской (Шилова и др., 2016) и Волгоградской (Ткаченко, 2017) областей. Нами изучены 6 ценопопуляций (ЦП) вида: 3 на территории Саратовской обл. — в Красноармейском (окр. с. Каменка), Татищевском (окр. дер. Ильиновка), Хвалынском (окр. с. Акатная Маза) районах; 3 — в Ульяновской обл.: две — в Радищевском (окр. дер. Белогоровка и хутора Гремячий) и 1 — в Новоспасском (окр. с. Новая Лава) районах. Общий период исследований — с 2013 по 2018 г. Все ЦП приурочены к черноземным почвам на карбонатах.

Исходя из того, что при выборе признаков предпочтение следует отдавать экологически и биологически важным, наиболее вариабельным из них, принимая во внимание при этом их взаимосвязь друг с другом (Злобин, 2009), по результатам анализа корреляционной матрицы, факторного анализа и коэффициентов вариации признаков для исследования виталитетной структуры выбраны следующие характеристики: высота растения, диаметр куста, число генеративных побегов и длина генеративного побега.

Для оценки виталитета использовали индекс виталитета особи IVI ; виталитетный тип ЦП определяли с помощью критерия Q , для оценки степени процветания или депрессивности ЦП использовали индекс I_Q (Злобин, 1989; Ишбирдин и др., 2005). При отсутствии особей класса, их долю принимали равной 0.001. Для характеристики виталитетной структуры ЦП использовали индекс виталитета ценопопуляций IVC . Отношением максимального значения IVC к его минимальному значению в пределах исследованных ЦП был вычислен индекс размерной пластичности ISP (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004; Ишбирдин и др., 2005).

Определение онтогенетической стратегии вида проведено по характеру изменения морфологической целостности растений, оцениваемой по коэффициенту детерминации признаков R^2m на экоклине, как ряде ЦП по убыванию значения их индексов виталитета (Ишбирдин и др., 2005, Ростова, 2002). По характеру изменения морфологической целостности растений при нарастании стресса выделяют четыре типа онтогенетических стратегий: защитная — с ростом стресса усиливается координация развития (повышается морфологическая целостность); стрессовая — с усилением стресса ослабляется координация развития (снижается морфологическая целостность); защитно-стрессовая — при нарастании стресса происходит сначала усиление, а затем ослабление координации развития; стрессово-защитная — при нарастании стресса сначала происходит ослабление, а затем усиление координированности развития (чередование стрессовой и защитной компонент) (Ишбирдин, Ишмуратова, 2004).

Во всех ЦП *D. pubiflorum* преобладали особи среднего класса виталитета (b). В ЦП Красноармейского и Татищевского р-нов во все годы наблюдений особи высшего класса (a) играли более заметную роль, чем в остальных ЦП. В Ульяновской обл. (хут. Гремячий и с. Новая Лава в 2017 и 2018 гг., дер. Белогоровка в 2018 г.) в ЦП существенной была доля особей низшего класса (c). В результате к высше-

му классу виталитета отнесены ЦП из Красноармейского (2017 г.) и Татищевского (2016 и 2017 гг.) р-нов (IVC — 1.17, 1.40 и 1.24 соответственно), к низшему — из Хвалынского р-на (2018 г.), из Ульяновской обл. — окр. дер. Белогоровка и с. Новая Лава (2018 г.) (IVC — 0.80 и 0.77, 0.72 соответственно). Таким образом, наблюдается градиент пространственного распределения ЦП *D. pubiflorum* в широтном направлении. Максимальной жизненностью отличаются ЦП, произрастающие на юге исследованной части ареала, а популяции, произрастающие в более северных районах, характеризовались низкой жизненностью. Это свидетельствует о том, что на юге ареала растения находятся в более благоприятных условиях, чем на севере.

Большинство популяций за период наблюдений, согласно рассчитанным индексам Q и I_Q, оценены как процветающие. Ценопопуляции из Ульяновской обл. на протяжении двух лет наблюдений меняли состояния: из процветающей в равновесную; с равновесной на процветающую; из процветающей в депрессивную. Другими словами, произрастающие на севере ЦП отличаются нестабильностью состояния по степени процветания — депрессивности, а южные — процветающими.

Выявлено, что при нарастании стресса у *D. pubiflorum* происходит усиление детерминированности в развитии морфоструктур. Такой тип зависимости характерен для видов, проявляющих пациентность (так называемые S-стратегии) (Миркин, Наумова, 1998). Размерная пластичность у пациентов, как правило, невысокая (у *D. pubiflorum* ISP = 1.94).

Исследование частично выполнено за счет средств проекта РФФИ № 18–34–00061.

VITALITY STRUCTURE AND LIFE STRATEGY OF DELPHINIUM *PUBIFLORUM* (DC.) TURCZ. EX HUTH ON THE TERRITORY OF THE SARATOV AND ULYANOVSK REGIONS

Bogoslav A. V., Shilova I. V., Kashin A. S., Kritskaya T. A., Parhomenko A. S.,
Grebnyuk L. V.

Saratov State University, Saratov, Russia
e-mail: dandelioncave@mail.ru

We studied the vital structure of *Delphinium pubiflorum* from 3 coenopopulations in the Saratov region and 3 — in the Ulyanovsk region on the basis of the following characteristics: plant height, bush diameter, number of generative shoots and length of generative shoot. Most populations, according to the calculated indices Q and IQ, were estimated as prosperous. We found that with increasing stress in *D. pubiflorum* there is an increase in determinism in the development of morphostructures. This type of dependence is characteristic of species exhibiting patience (so-called s-strategists).

Key words: *Delphinium pubiflorum*, vitality, cenopopulation.

**АКАДЕМИК СТАНИСЛАВ СЕМЕНОВИЧ ШВАРЦ
КАК ПРОВОЗВЕСТИК ПОПУЛЯЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКОГО
МЫШЛЕНИЯ**

Большаков В. Н.

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

e-mail: vladimir.bolshakov@ipae.uran.ru

В докладе, посвященном 100-летию выдающегося советского эколога второй половины XX в. — академика Станислава Семеновича Шварца, характеризуется его вклад в становление мировой и отечественной экологии. Обсуждается его роль в формировании целого ряда экологических дисциплин: популяционной и эволюционной экологии, а также экологии человека в современной России. Особое внимание уделено анализу влияния теоретических представлений С. С. Шварца на развитие экологического прогнозирования, экологических основ природоохранной деятельности и эффективного природопользования. Сделан вывод о том, что именно С. С. Шварц был провозвестником популяционного мышления в экологии.

**ACADEMICIAN STANISLAV SEMENOVICH SHWARTZ
AS THE PROCLAIMER OF POPULATION-ECOLOGICAL THINKING**

Bol'shakov V. N.

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

e-mail: vladimir.bolshakov@ipae.uran.ru

The report is devoted to the 100th anniversary of the outstanding Soviet ecologist of the second half of the XX century — academician Stanislav S. Schwartz who was the Proclaimer of population thinking in ecology.

Key words: *academician S. S. Shwartz, population ecology, evolutionary ecology, population thinking.*

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ *LARIX GMELINII* У СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЫ РАСПРОСТРАНЕНИЯ

Бондарев А. И.

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, г. Красноярск, Россия

e-mail: abondarev@ksc.krasn.ru

Рассмотрены морфометрические количественные и качественные характеристики, а также пространственные особенности популяции лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii*), формирующей редколесья и редины на северной границе широтного ареала на полуострове Таймыр в бассейне р. Лукунской (Толмачев, 1931; Тюлина, 1937, 1996; Поспелов, Поспелова, 2013). В методическом плане исследование проводилось путем закладки пробных площадей прямоугольной формы площадью от 0.25 до 1 га с измерением параметров отдельных деревьев (диаметра на высоте груди, размеров проекций крон, высоты, выборочного определения возраста), а также описания особенностей каждого дерева. Всего было заложено 10 пробных площадей общей площадью 5.75 га, на которых учтено 2 тыс. деревьев. Для проверки гипотезы о характере пространственного размещения особей использовался метод квадратов (Morisita, 1959; Сох, 1955; Савельев и др., 2014).

В географическом аспекте популяция представляет северную оконечность лесотундры в экотоне лес-тундра в правобережной части р. Хатанга. На экологическом уровне она образует отдельные «лесные острова», формирующие сложную мозаику среди тундровых и озерно-болотных комплексов. На элементарном уровне в структуре древостоев преобладает случайное расположение деревьев, отмеченное на 7 пробных площадях, на остальных трех оно сменяется групповым. Случайный характер пространственной структуры в наибольшей степени выявлен для центральной части «лесных островов», отличающейся, по-видимому, оптимумом микроклиматических условий для произрастания древесной растительности. Участие отдельных биогрупп в формировании структуры древостоя в этих условиях не превышает 20%.

По мере продвижения к периферии возрастает количество отдельных групп в сложении пространственной структуры древостоев, которое достигает максимума в пограничной с тундрой зоне, где редколесья вначале переходят в редины, а потом и вовсе сменяются тундровыми комплексами с наличием отдельных деревьев и без таковых. Максимальная отмеченная доля биогрупп в пограничной полосе на контакте с тундрами в составе древостоя достигает 32%. При этом равномерность освоения пространства деревьями лиственницы не имеет принципиальных различий между центральной и периферийной частями лесных участков. И в том, и другом случае доля пустых площадок, на которых отсутствуют экземпляры лиственницы, остается достаточно стабильной и колеблется в пределах

39–44%. Количество деревьев в отдельных биогруппах невелико и в наших исследованиях не превысило 6 экз.

Выявленные особенности пространственной структуры на экологическом и элементарном уровне хорошо коррелируют с морфометрическими показателями древостоев. Так, для среднего диаметра характерна тенденция уменьшения с продвижением от центральной части массива к его периферии — от 11.5 до 6.4 см. При этом абсолютная протяженность рядов распределения диаметров также уменьшается — с 25 до 16 см. Изменчивость диаметров варьирует от 40 до 57%, имея тенденцию к увеличению этого показателя с уменьшением среднего диаметра. Распределениям в большинстве случаев присуща небольшая положительная асимметрия, и лишь в двух случаях отмечено отрицательное значение этого показателя. Показатель эксцесса в абсолютном большинстве случаев имеет отрицательное значение.

Для средней высоты наблюдаются сходные тенденции: если в центральной части средние высоты достигают 6.5 м, то ближе к периферии они снижаются до 4.3 м. При этом протяженность ряда распределения уменьшается с 8.5 м в центральной части до 6.9 м в периферийной. Абсолютное варьирование высоты, а также его размах несколько меньше, чем в случае диаметров, — 27–36%. В случае асимметрии и эксцесса проявляются такие же тенденции, как и в случае диаметров. Максимальное значение диаметра для исследованной популяции составило 27.2 см, а высоты — 11.1 м.

Возрастная структура популяции характеризуется разновозрастностью — показатель изменчивости возраста варьирует от 49 до 68%; при этом абсолютная протяженность возрастного ряда в пределах отдельной пробной площади изменяется от 181 года до 367 лет. Распределению по возрасту присущи сходные с диаметром и высотой характеристики: правосторонняя асимметрия и отрицательный эксцесс. Максимальный зафиксированный возраст (431 год) имело дерево диаметром 18.1 см и высотой 7.8 м. Как и в случае остальных параметров, отмечается тенденция уменьшения среднего возраста от центра массива к его периферии: если в первом случае средний возраст на пробной площади достигает 208 лет, то в периферийной части снижается до 64 лет, хотя это, скорее, исключение, поскольку для большинства пробных площадей средний возраст превышает 110 лет.

Численность популяции по отдельным пробным площадям колеблется от 238 до 580 деревьев в расчете на 1 га при сомкнутости полога более 10% без учета подроста, количество которого колеблется от 0.4 до 2.1 тыс. шт. на 1 га. Максимальная сомкнутость полога в исследуемых древостоях составила 35%. Максимальное значение продукции стволовой древесины (24.3 м³/га) отмечено в древостое с количеством деревьев 580 экз. на 1 га при среднем диаметре 12.6 см, средней высоте 6.5 м и сомкнутости полога 0.35. Среднее значение существенно меньше и составляет 9.6 м³/га для древостоев с сомкнутостью более 10%.

Автор выражает благодарность администрации и сотрудникам государственного заповедника «Таймырский» за содействие в проведении исследования.

STRUCTURE PECULIARITIES OF THE *LARIX GMELINII* POPULATION AT THE NORTHERN DISTRIBUTION BORDER

Bondarev A. I.

Sukachev Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

e-mail: *abondarev@ksc.krasn.ru*

We studied the quantitative and qualitative morphometric characteristics and the spatial peculiarities of the *Larix gmelinii* population forming open woodlands and thin forest at the northern border of the latitudinal species range on the Taimyr Peninsula in the basin of the River Lukunskaya. We identified the features of the spatial population structure at the ecological and elementary levels which are well correlated with the morphometric indices of the stands. The average diameter, height, and age of the trees decrease from the central part of the tree massif outward.

Key words: *Taimyr Peninsula, forest tundra, morphometric indices of forest stands, spatial structure, ecotone, Larix gmelinii.*

ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ ТАЙМЫРСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ДИКИХ СЕВЕРНЫХ ОЛЕНЕЙ В НАЧАЛЕ XXI В.: ПРЕДПОСЫЛКИ, СОВРЕМЕННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ

Бондарь М. Г., Колпащиков Л. А.

*Федеральное государственное бюджетное учреждение «Заповедники Таймыра»,
г. Норильск, Россия*

e-mail: *mikisayan@ya.ru*

На рубеже второго и третьего тысячелетий стали происходить существенные регрессивные изменения в структуре таймырской популяции диких северных оленей. В этом процессе заметно стала проявляться роль изменяющихся условий среды обитания, происходящих под воздействием климатических метаморфоз последних десятилетий, что усугубляется воздействием целого ряда негативных антропогенных факторов.

В период с 1959 г. по 1966 г. поголовье оленей удвоилось и составило 250 тыс. голов, а темпы роста не снижались до 1975 г., когда численность популяции достигла 450 тыс. Однако к концу 70-х годов в связи с интенсивной промысловой нагрузкой темпы роста резко снизились, и в период 1985–1990 гг. численность популяции фактически стабилизировалась благодаря организованному контролируемому промыслу (Колпащиков, 2000). Развал промысловой системы в 90-х

годах XX в. повлек за собой резкое снижение добычи оленей, что обусловило интенсивный рост численности популяции, которая к 2000 г. достигла 1 млн голов (Якушкин и др., 2001). Расширился ареал, пространственная структура стала стабильной, места отела, участки летних концентраций и зимовок имели относительно постоянное местоположение. Пути сезонных перемещений представляли собой сплошной поток с единым фронтом миграции, но различной интенсивностью в разных его участках.

С 2000 г. наблюдается неуклонное снижение численности, подтверждаемое данными авиаучетов 2003, 2009, 2014 и 2017 гг. (Бондарь, Колпащиков, 2017). С падением численности одновременно происходили значительные структурные изменения внутри ареала популяции: усложнялась ее пространственная структура, изменялись районы зимовок и отёла, пути и сроки миграций, их интенсивность по районам. Все отчетливее проявлялась дифференциация группировок оленей и миграционных путей. В результате появились обособленные миграционные потоки, фронт сезонных миграций стал представлять собой достаточно узкие коридоры, располагающиеся в последние годы, как правило, хаотично. Ход оленей в каждом из таких потоков стал волнообразным, что способствовало дисперсному распределению особей как на зимовках, так и в летних местообитаниях. Зимние пастбища, ранее располагавшиеся на юге и юго-востоке плато Путорана, в последние годы все реже используются оленями. Наблюдения показали, что на перемещения оленей в ключевые периоды жизненного цикла стали значительно влиять погодные условия и связанные с ними изменения среды обитания.

В результате антропогенного пресса деградировала енисейская группировка оленей, которая практически исчезла к настоящему времени. Олени перестали использовать ключевые весенне-летние местообитания на западе Таймыра, в междуречье рек Енисей и Пясины. Места отела сместились к югу Таймыра, а летние пастбища предпочтительнее используются в центральной и восточной его частях.

Падение общей численности таймырской популяции взаимосвязано со снижением размера приплода оленей, наблюдаемое практически с середины 90-х годов XX в. Доля сеголетов в 2000 г. составляла 21.0%, в 2003 г. — 19.9%, в 2009 г. — 18.4%, в 2017 г. — 15.4%, в то время как в 1988–1993 гг. — 24.5% (22.6–26.0). Это свидетельствует как о возросшей смертности телят-сеголетов, так и о низком уровне репродуктивных способностей животных.

Четко прослеживается возрастающая изолированность западных и восточных группировок таймырской популяции отстоящих друг от друга в период гона на расстоянии почти 600 км. Общая тенденция к смещению популяции в восточную часть ареала привела к заметному изменению и районов отела, которые существенно сместились к югу в последнее десятилетие. Практически исчезли «традиционные» районы отела на западе Таймыра. В последние годы значительная часть самок телится на юге Таймырской низменности в северных предгорьях плато Путорана. Продвижение стельных самок задерживается ранним вскрытием рек

Хета, Хатанга, Дудыпта и их крупных притоков, что существенно влияет на характер размещения оленей в период отёла. Несмотря на это, самки уже с новорожденными телятами вынуждены перемещаться в арктические тундры Таймыра, гонимые кровососущими насекомыми. Это приводит к значительной гибели как сеголеток при преодолении водных преград, так и самок на последних сроках беременности.

По нашему мнению, на снижение численности и нарушение структуры таймырской популяции северных оленей за последние 20 лет повлияли следующие факторы:

- неконтролируемый браконьерский промысел оленей по всему ареалу популяции;

- увеличение темпов роста весенних температур и, как следствие, вскрытие рек до начала массовой весенней миграции;

- значительное смещение мест отёла диких оленей к югу Таймыра и повышенный отход новорожденных телят при форсировании крупных водных преград;

- снижение репродуктивных способностей взрослых самцов в результате срезки пантов;

- преимущественное изъятие наиболее крупных элитных особей (взрослых самцов и самок);

- увеличение почти в 2 раза частоты появления аномальных условий погоды на Таймыре (Макеев и др., 2014);

- многоснежные зимы последних лет с тенденцией на дальнейшее увеличение твердых атмосферных осадков (снега) в местах осенней миграции и на зимовках;

- локальная деградация зимних пастбищ в результате пожаров, и, как следствие, снижение упитанности, увеличение смертности молодняка, рост яловости самок;

- возможно, гибель оленей в результате локальных эпизоотий в некоторых группировках, что неоднократно фиксировалось нами на Таймыре;

- возможно, рост хищничества волка на путях осенней миграции и в местах зимовок.

Прогнозные расчеты показали, что в результате действия перечисленных факторов неизбежно дальнейшее катастрофическое падение численности и разгром популяции уже через 5–7 лет. Необходимо принятие радикальных мер по реформированию, а вернее, возрождению системы управления ресурсами таймырской популяции дикого северного оленя, которые включают проработку законодательных основ, механизмов административно-правового регулирования, хозяйственных и научных аспектов.

STRUCTURAL CHANGE IN THE WILD REINDEER TAIMYR POPULATION AT THE BEGINNING OF THE 21ST CENTURY: PREREQUISITES AND TREND

Bondar M. G., Kolpaschikov L. A.

United Directorate of the Taimyr Reserves, Norilsk, Russia

e-mail: mikisayan@ya.ru

The factors of decline in abundance and structure disruption of the Taimyr wild reindeer population for the past 20 years were revealed. Our calculations predict further decline and the population collapse in next 5–7 years. Reform, or rather, revive the resource management of Taimyr wild reindeer population is necessary, which must include legislative framework elaboration, administrative and juridical regulation, economic and scientific rationales.

Key words: *Taimyr wild reindeer population, abundance and structure.*

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

Браславская Т. Ю.

Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, г. Москва, Россия

e-mail: t-braslavskaya@yandex.ru

Представления о популяционной жизни растений как организующем начале растительных сообществ сыграли большую роль в фитоценологии и биогеоценологии (Работнов, 1950; Уранов, 1960; Ценопопуляции растений, 1988). Центральное понятие в этой концепции — «ценопопуляция растений» — постепенно развивалось вместе с развитием представлений о явлениях и процессах разного пространственного масштаба в популяционной жизни: 1) мозаичном характере расселения и отмирания растений под влиянием различных причин (Ценопопуляции растений, 1976 — 1988); 2) средообразующей роли некоторых (ключевых) видов растений и сложной внутренней структуре фитоценозов и биогеоценозов в результате их жизнедеятельности (Watt, 1947; Дылис, 1969; Коротков, 1991); 3) демографических закономерностях и территориальных потребностях, лежащих в основе динамической устойчивости и генетического разнообразия популяций (Динамическая теория..., 1974; Жизнеспособность..., 1989; Петров, 1989; Популяционная организация..., 1990). Постепенно усложнялись также представления о пространственной структуре биогеоценологического покрова в экстремальных для растений ландшафтных условиях, так как далеко не всегда в составе этой структу-

ры могут быть выделены фитоценозы (биогеоценозы) в классическом понимании (Ниценко, 1960; Мазинг, 1963; Исаченко, 1969; Миркин, 1970; Норин, 1979; Матвеева, 2007). В настоящее время в центре внимания биогеоценологии часто оказываются экосистемы и процессы инфраценотического (Миркин, Наумова, 2012), т. е. ландшафтного или регионального уровня организации: например, речные бассейны (Методические подходы..., 2010), экологические сети для поддержания биоразнообразия в антропогенно-трансформированных ландшафтах (Изумрудная сеть..., 2015) или, наоборот, совокупности участков, потенциально уязвимых для проникновения инвазивных видов (Chytry et al., 2007).

Для решения новых задач популяционной экологии растений требуется более развитый понятийный аппарат для планирования исследований. В отечественной и зарубежной литературе предложены системы согласованных терминов для обозначения популяций растений разного пространственного масштаба (Восточноевропейские широколиственные..., 1994; Оценка и сохранение..., 2000; Freckleton, Watkinson, 2002). Современная тенденция исследований — учитывать в классификациях популяций разного масштаба факторы их динамики (Freckleton, Watkinson, 2002; Gurevitch et al., 2016), а наиболее обсуждаемый вопрос: какие из этих факторов — локальные (ценотические) или же региональные (инфраценотические) — являются ведущими у растений, принадлежащих к разным жизненным формам или функциональным группам (Valverde, Silvertown, 1997; Alexander et al., 2012; May et al., 2013; Quintana-Ascenio et al., 2018; и др.).

Работа выполнена в рамках государственного задания Центра по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН (тема АААА-А18-118052400130-7).

SPATIAL PATTERNS OF PLANT POPULATIONS

Braslavskaya T. Yu.

Center for Problems of Forest Ecology and Productivity RAS, Moscow, Russia

e-mail: t-braslavskaya@yandex.ru

Contemporary, plant population ecology tends to research landscape and regional patterns and processes. It needs use of modernized terminology which is now developed by the community of plant ecologists. At this, impact of local and regional dynamic processes on spatial population patterns is a subject under active discussion.

Key words: *Plant populations, landscape and regional patterns, types of dynamics.*

РАСТЕНИЯ ТРАВЯНОГО ЯРУСА, ИЗБИРАЕМЫЕ ДЛЯ ПИТАНИЯ РЫЖЕЙ ПОЛЁВКОЙ

Буяльска Г., Грюм Л.

Польская Академия наук, г. Варшава, Польша

e-mail: gables@neostrada.pl

The food chosen by rodents was usually investigated in two ways: 1 — various food items were offered to the rodent kept in a laboratory (this tests the rodent preferences as well as the investigator imagination), 2 — the alimentary tract of a captured rodent was dissected (this tests both the rodent preference and its digestion rate).

The present report is based another method: the live plants were investigated, namely which plants, and what their parts, were eaten by bank voles.

Crabapple Island — mostly covered by the *Tilio-Carpinetum* association — was the study site. A round metal «test frame» of 0.5 m² area, and 30 cm in height, was used. First, the herb layer species present in the test frame were exactly counted, then a bank vole was released to the frame, and finally, after 1 but not more than 2 hours, the bank vole was removed, and the herb layer species in the frame were again exactly counted — both the eaten and the untouched.

These tests were conducted during three consecutive years (1988, 1989 and 1990), each year in spring, summer and autumn. In total there were 649 such tests done. Each test was conducted close to the trap with a captured bank vole, that means it was located exactly within its home range. Concurrently, standard botanic frames of 0.25 m² were also taken (their total numbers was equal to 1095) to check whether the plant species offered to bank voles in the test frames were similar to the plants really present in the island.

The most interesting results are as follows:

1. Comparison of the frequency of the 19 most numerous herb layer species in the botanic frames with their frequency in the frames used to test bank vole food preference shows significant correlation: $r = +0.909$, $p < 0.001$.

2. Separate herb layer species were eaten either very often (*Corydalis solida* in 92.3% of the test frames in which this species was present), or very rare (*Carex acutiformis* in 4.2%).

3. Abundance of a herb layer species in a test frame positively affects the percentage of consumption of that species. The following abundance classes were distinguished: single plant, plants covering <5% area, covering 5–10%, 10–20%, and >20% area. Two-sided analysis of variance showed significant difference between the cover percentages ($p < 0.001$) as well as between the consumption percentage ($p < 0.001$).

4. The consumption percentage of some herb layer species is relatively stable, for instance *Anemone nemorosa* (88.0–100.0% in various frames) and *Corydalis solida* (93.6–97.5%) are always very attractive food items. On the other hand *Pulmonaria obscura* is a species always eaten in a rather low percentage (15.0–39.3%).

5. There are also plant species that are either preferred or omitted, and this depends on the presence of another plant species in the same test sample. For instance *Galeobdolon luteum* is omitted (32.4% consumed) when its neighbour is *Corydalis solida*, but preferred (96.2%) when the neighbour is *Pulmonaria obscura*. Among other species with unstable consumption — depending on the neighbour — are: *Aegopodium podagraria* (varies within 23.5–92.2%), *Galeobdolon luteum* (32.4–96.2%), *Hepatica nobilis* (29.8–81.8%) or *Oxalis acetosella* (33.3–94.9%).

6. Different organs of the herb layer plants are preferred by feeding bank voles, and they vary in relation to the species: for instance, in *Aegopodium podagraria* leaves and stems are preferred, in *Anemone nemorosa* bank voles prefer leaves, flowers and rootstalks. On the other hand the preferred plant organs can be leaves and growing points (in *Galeobdolon luteum*), or leaves and entire plant (the case of *Geranium robertianum*).

7. Mature females and mature males of the bank vole feed on the same plant species (the correlation coefficient varies in separate months and years: from $r = +0.673$, $p < 0.01$ to $r = +0.966$, $p < 0.001$). Besides, there were no difference in feeding on herb layer species between all mature individuals and all sexually immature ones.

The applied method revealed — for instance — the positive impact of high density of a plant species on its consumption rate. Is it the effect of high probability of finding such a plant species by a bank vole searching for some food? Or, the real reason is bioenergetic background: rare — even more valuable — plant species cannot be easily located, and therefore need more energy to be lost by a bank vole searching for food. Another question: the owner of a small home range is certainly able to locate valuable food items in a relatively short time. Contrary to that, a migrating rodent is also able to locate and feed on valuable food items? Thus, the applied method enhances to ask many questions.

Over half century ago we began to study various aspects of population ecology, and all that time that have passed, accompanied us the S. S. Shwartz ideas promoted in his publications, especially in the fundamental book «Evolutionary Animal Ecology». Besides, prof. K. Petruszewicz, our teacher and also friend of prof. Shwartz, frequently underlined prof. Shwartz results. At that time personal information was the main method of transfer knowledge on population ecology.

Now, we want to dedicate prof. Shwartz a part of our investigations on the bank vole food preference. Joy and interest — were our, as well as prof. Shwartz — usual feeling during any research.

HERB LAYER PLANTS CHOSEN TO EAT BY BANK VOLES

Bujalska G., Grüm L.

Polish Academy of Sciences, Warsaw, Poland

e-mail: gables@neostrada.pl

This paper shows bank vole food preferences: some herb layer plants are always preferred, some others are always omitted, and there are other plants whose attractiveness

vary in relation to the presence of other herb layer plants in their neighbourhood.

Key words: *bank vole, herb layer plants, food preferences.*

ПЕРСПЕКТИВЫ ИЗУЧЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (LIPOTYRNLA, RODENTIA) В ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКОЙ ТУНДРЕ

Быховец Н. М., Петров А. Н.

Институт биологии, Коми Научный центр УрО РАН, г. Сыктывкар, Россия

e-mail: bykhovets.n@ib.komisc.ru

Small mammals — rodents and shrews — are on the head position in Arctic ecosystems. They actively influence on vegetation, relief, landscape and processes of soil forming, taking part in predators' trophic chains. Pulsating type of population dynamics, high values of small mammals' abundance and biomass make very significant contribution in processes of energy transformation and transfer, and totally in tundra biota functioning cycles. Large-scale investigations on this theme began after intensive industrial exploitation of Arctic regions — oil and gas fields exploration, pipe-lines mounting, different infrastructure elements development (roads, sites for industrial objects etc.). Small mammals are excellent indicator species for ecological monitoring; they very informatively reflect environmental characteristic changes.

Anthropogenic impact on tundra ecosystems is various. This is geological exploration of mineral, oil and gas fields and their exploitation; transport impact; chemical contamination; agriculture; recreation; revegetation etc. Most significant consequence of ecosystem transformation is disturbance of soil-vegetation cover. Revegetation on anthropogenic territories is going with forming of derivative long existing grass-gramineous vegetation communities. The anthropogenic phase of tundra vegetation development is characterized by this process of «tundra grassification».

World studies of Arctic landscapes' transformation proved during last decades were primarily devoted to global climate change and to connected with it «Arctic Greening» phenomenon: typical moss-lichen landscapes were changed on shrub ones, mainly due to willow sticks (*Salix spp.*) development. During last decades significant increase of overground vegetative biomass (but not of its species diversity) in Arctic tundra was registered; it was connected with climate warming.

Long-term studies of small mammals populations' reaction on tundra landscape anthropogenic change are practically absent, this question is little-studied. It should be noted that world studies of Arctic landscape ecosystems are proved mainly on Alaska, in Canada and in Fennoscandia. In Russia investigation of technogenic impact on small mammals were proved in Sub-Arctic area of Kolski Peninsula, on Yamal Peninsula and on North-East of Siberia; mostly ecotoxicological aspects of animals' reaction on aero-

technogenic vegetation damage were studied.

Our long-term investigations have been proved in East-European tundra near Vorkuta city (67°30' N. 64°02' E). This is unique region due its climate, landscape and fauna. It is unique and due to area of secondary grasslands that have been developed on place of formed agricultural fields (during 1950th — 1980th years near Vorkuta large fields of forage crops for cattle feeding existed. This experience does not have analogs in the world practice).

During last years on the base of long-term stationary field works we had investigated structure of animal communities in main types of biotopes, comparative analysis of qualitative and quantitative indexes was proved, changes in fauna and population structure connected with landscape anthropogenic transformation were registered. It was shown that anthropogenic transformation of primary tundra vegetative communities influences significantly on small mammals, what leads to change in fauna complexes' species structure and population ecological characteristics. As an answer on anthropogenic grassification, in small mammals communities a compensatory reaction expressed in specialized herbivorous species number and biomass increasing was registered (Petrov, 2007; Petrov, Bykhovets, 2012, both in Russian).

One of the most significant effects of climate change is no doubt change of dominant species in Arctic communities: typical euarctic species as lemmings *Dicrostonyx spp.* and *Lemmus spp.* are being replaced by voles. This may lead to number decreasing or disappearing of species depending on lemmings (Arctic fox, skuas, snowy owl) (Callaghan et al., 2004). In addition, it was registered, that typical 3–4 year lemming population cycles got longer, and population dynamics got more smoothed (Oksanen et al., 2008; Gilg et al., 2009; Prost et al., 2013). Our investigation confirms this process too.

Population is the main unit of mammals organization on over-organism level. Thus, on the next stage of our investigation it is necessary to find and analyze changes of small mammals' basic population parameters under impact of tundra grassification as combined anthropogenic factor.

Population approach in ecologic investigations will allow to display compensatory mechanisms in populations supporting sustainability in conditions of anthropogenic transformation of environment. Revealed features of structure and ecological characteristics of small mammals' populations on transformed territories, results of analysis of topical and trophic connections of animals and vegetation on transformed territories will be interesting for development of succession process in Arctic theory, tundra ecosystems' organization and functioning, ecogenesis of species. Investigation results will be useful for recommendations working-out in sanitary-hygienic and hunting practice, ecological monitoring organization, creation of informative database of natural resources cadastre and realization of biodiversity programs realization. They may be used for ecological prognoses connected with industrial exploration of East-European tundra.

The work was supported by State Project «Distribution, systematics and spatial organization of fauna and animals population in taiga and tundra landscapes and ecosystems at the Northeast European Russia» № AAAA–A17–117112850235–2.

PERSPECTIVES OF SMALL MAMMALS (LIPOTYPHILA, RODENTIA) RESEARCHES IN EAST EUROPEAN TUNDRA

Bykhovets N. M., Petrov A. N.

Institute of Biology Komi SC UB RAS, Syktyvkar, Russia

e-mail: *bykhovets.n@ib.komisc.ru*

Perspectives of small mammals (rodents and insectivores) researches in West European tundra are grounded. It is shown that anthropogenic transformations of landscapes apart with global climate change are the most considerable factors effecting on small mammals population in Arctic. During multiannual investigation in Vorkuta (the Komi Republic) vicinity it was revealed the compensatory response of small mammals' communities to herbage extension in tundra that manifests in numbers and biomass increase of grass-eating specialis. The population approach application for further researches is discussed.

Key words: *small mammals, tundra, herbage extension.*

ДИНАМИКА ПЛОТНОСТИ ОБЫКНОВЕННОЙ ЛИСИЦЫ (*VULPES VULPES*) В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ

Госьков А. М., Корытин Н. С.

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

e-mail: *goskov_am@ipae.uran.ru*

Для обыкновенной лисицы характерна значительная географическая изменчивость — на всем ареале вида выделяют до 45 подвидов (Wilson, Reeder, 2005). На территории бывшего СССР по разным сводкам выделяют 14–17 подвидов, объединяемых в 3 группы: *vulpes*, *karagan*, *caucasica* (Гептнер и др., 1967; Аристов, Барышников, 2001), которые в целом соответствуют природным зонам. Подвиды группы *vulpes* населяют лесную зону; *karagan* — лесостепи, степи и пустыни; *caucasica* — горы. Морфологическая дискретность, выражающаяся в подвидах, сочетается с ее непрерывной клинальной изменчивостью (Терентьев, 1966; Россолимо, 1984), что вносит фактор неопределенности, относительной условности и размытости в понятие подвида. Кроме того, существует хронографическая изменчивость размеров, диапазон которой в одной точке ареала перекрыл более 80% проанализированного в работе ареала лисицы в Евразии (Госьков и др., 2017).

Для каждой природной зоны характерна своя средняя плотность населения лисицы. Лесостепи и степи принято считать оптимальными местообитаниями, так как здесь лисица достигает максимальной плотности (Вайсфельд, 1985). В ев-

ропейской части территории бывшего СССР плотность населения лисицы увеличивается с севера на юг, без образования повышенного очага в лесостепной и степной зонах. Это связано, скорее всего, с отсутствием выраженных пустынных ландшафтов вплоть до Кавказа (за исключением Черных Песков в Калмыкии). По данным зимних маршрутных учетов, численность лисицы в южной тайге увеличивается в несколько раз по сравнению со средней тайгой. Согласно материалам о заготовках шкурок, граница значительного увеличения плотности протекает по подтаежным лесам (Кинер, 2010). Остается неясным, существуют ли какие-либо различия не только в плотности населения, но и в динамике численности лисицы в разных природных зонах. Согласно С. С. Шварцу (1980), динамика численности есть некое имманентное свойство популяции (наравне с рождаемостью и смертностью), формирующееся как ответ на комплекс специфических и неспецифических факторов, воздействующих на популяцию. В нашей работе мы преследуем несколько иную цель, в основном в связи со значительной грубостью оценок плотности, полученных на основании имеющегося в распоряжении материала: оценить, существует ли сходство в динамике плотности населения лисицы на больших территориях, сопоставимых с распространением ландшафтных зон.

Проанализирован характер динамики плотности населения лисицы в административных образованиях европейской части территории СССР, а также Южного и Среднего Урала с 1950 по 1980 гг. (по данным заготовок шкурок). Возможность использования этого показателя в качестве оценки численности или плотности была показана нами ранее (Корытин, 2003) — заготовки шкурок лучше других методов учета на больших территориях отражают численность животных. За выбранный период времени имелись наиболее полные данные, а пропуски были заполнены средними значениями. Плотность населения лисицы рассчитывали как отношение числа заготовленных шкурок на 1000 га угодий в административном образовании. Оценки плотности нормировали по формуле $y = \ln x + 1$. Для оценки степени сходства использовали метод кластерного анализа со связыванием по Уорду. В качестве меры дистанции между объектами выбрано Евклидово расстояние.

В результате на первом этапе были выделены три основные группы регионов. Сильнее всего отличается первая группа, территориально совпавшая с подзонами северной и средней тайги (Республики Коми и Карелия, Архангельская и Мурманская области). Далее идёт группа регионов в зоне южно-таёжных и смешанных лесов. Южная половина европейской части образовала третью группу, в которую вошли административные образования, расположенные преимущественно в лесостепной, степной зонах и на Кавказе. Выделенные группы регионов со сходной динамикой численности совпали в общих чертах с делением по сходству средней плотности населения лисицы.

Полученное нами деление территории европейской части бывшего СССР свидетельствует о том, что сходство динамики численности может проявляться не только на популяционном уровне, но также объединять большие пространства по признаку общности лесорастительных и климатических условий. Этот факт

свидетельствует также в пользу значительного влияния внешних факторов на динамику численности популяции.

Отметим, что ареалы подвидов не совпадают с близкими по характеру динамики плотности территориями. В пределах ареала подвида *vulpes* оказались два северных кластера, а третий кластер объединил территорию подвидов *stepensis*, *alpherakui*, *krimeamontana*, *caucasica*, *alticola*. Ареалы горных подвидов занимают относительно небольшую площадь, которая меньше либо кратна площади территориальных единиц. Возможно, с этим связано их попадание в один кластер со степным подвидом.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (№ госрегистрации 1201356803).

DENSITY DYNAMICS OF THE RED FOX (*VULPES VULPES*) IN EASTERN EUROPE

Gos'kov A. M., Korytin N. S.

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

e-mail: goskov_am@ipae.uran.ru

Population density dynamics of the red fox was analyzed for the administrative regions of the European part of the USSR, Southern and Middle Urals from 1950 to 1980 using fur harvesting data. The similarity of population dynamics revealed not only at a populational level but also in large territories with the same vegetation and climate conditions. Environmental factors could have a more significant impact on population dynamics, rather than interpopulational.

Key words: *red fox, Vulpes vulpes, density dynamic, subspecies.*

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ НАСЕЛЕНИЯ И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ГРЫЗУНОВ

Добринский Н. Л.

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

e-mail: dobrin@ipae.uran.ru

В результате 35-летних стационарных исследований на Среднем Урале разработана концепция элементарной хорологической структуры видового населения мелких млекопитающих на примере лесных полевок. В рамках данной концепции основу видового населения грызунов составляют элементарные хорологиче-

ские структурные единицы или хорусы. В наиболее строгой форме эти базовые элементы населения могут быть определены как целостные, далее неделимые (и/или не делящиеся без потери основополагающих качеств) территориально-пространственные ячейки населения вида, наделенные функциональным единством, генетическим своеобразием и способностью к автономному существованию, по крайней мере в продолжение нескольких последовательных поколений.

Зарождение новых «дочерних» ячеек в каждом конкретном, например модельном, году начинается, как правило, в весенний период после начала размножения перезимовавших грызунов из состава полностью сформировавшихся «родительских» хорусов предыдущего года зарождения. Такие «родительские» хорусы в снежный период чаще всего формируются в дискретно расположенных на экологической матрице среды «станциях переживания».

В дальнейшем происходит постепенное вымирание перезимовавших животных предыдущего года рождения и наращивание численности сеголеток текущего (модельного) года. По мере полового созревания последние тоже включаются в процесс увеличения видового населения вплоть до окончания сезона размножения. Затем в осенний период происходит полное вымирание перезимовавших животных из состава «родительских» хорусов и начинается пространственное формирование контуров новых преемственных ячеек данного модельного года зарождения на фоне начала массовой элиминации сеголеток. Заканчивается процесс территориального формирования обновленной сетевой хорологической структуры населения грызунов уже в следующем (по отношению к модельному) году к началу очередного сезона размножения при значительном снижении обилия теперь уже рожденных в модельном году перезимовавших животных. После начала репродуктивного периода численность перезимовавших грызунов, как и в предыдущем году, продолжает постепенно снижаться, а в осенний период все они вымирают, и таким образом жизненный цикл хорусов рассматриваемого модельного года зарождения полностью завершается.

Следует подчеркнуть, что жизненные циклы отдельных хорусов начинаются после рождения первых сеголеток и завершаются с гибелью последних перезимовавших животных в следующем году. Поэтому они могут иметь различную длительность в зависимости от комплекса экологических условий отдельных лет, но практически всегда укладываются в интервал времени от 1 года до 2 лет. Следовательно, можно сделать вывод о том, что фундаментальные особенности видов с R-стратегией жизненных циклов особей сохраняются и на более высоком популяционном уровне. При этом жизненные циклы базовых элементарных форм организации населения грызунов обязательно и в строгой последовательности включают следующие фазы: первая фаза роста численности от нулевой отметки; вторая фаза максимальной численности или пика; третья фаза снижения численности и депрессии вплоть до нуля. Причем если объектом рассмотрения в рамках предлагаемой концепции является композиционное население грызунов в виде определенного набора хорусов на достаточно большой территории, то и жизнен-

ные циклы этой формы интеграции населения тоже без изменения сохраняют все перечисленные выше параметры, т.е. также подчиняются R-стратегии.

В отличие от коротких инвариантных жизненных циклов населения грызунов регулярные многолетние колебания численности для этих животных не являются облигатными. Например, после единственной за все 35 лет наблюдений нулевой численности лесных полевков в осенний и зимний периоды 1984 г., затем с 1985 по 1993 г. численность грызунов по данным осенних учетов разнонаправленно колебалась около среднего уровня 50 экз/га, а максимальные значения были достигнуты осенью 1989 г. и 1992 г. с показателями 112 и 160 экз/га соответственно. После этого итоговая осенняя численность модельных видов грызунов в 1994 и 1995 г. опять достигала пиковых уровней с отметками 124 и 156 экз/га. В 1995 г. на Среднем Урале в районе исследований в весенний период произошел массовый вывал леса по причине шквалистого усиления ветра. В дальнейшем ежегодная итоговая осенняя численность на ветровальных и прилегающих к ним территориях с 1997 по 2018 г. стабилизировалась на высоком и сверхвысоком уровне. Так, в период с 1998 по 2004 г. средняя численность лесных полевков составила 66.7 ± 0.8 экз. на 0.5 га. Данный феномен был обусловлен синергетическим (сочетанным) эффектом от совместного действия двух ведущих экологических факторов — трофического и фактора защитных условий среды обитания грызунов после образования зоны обширных вывалов леса, когда в результате осветления биотопов и сукцессионных процессов преобладающей стала злаковая растительность.

Установленные закономерности формирования и функционирования элементарных хорологических ячеек видового населения позволяют сделать заключение о том, что естественный отбор в природных условиях может реализовываться не только на уровне отдельных особей, но и на уровне хорусов. Последние являются самоорганизующимися и саморегулирующимися единицами видового населения, и поэтому в природе необходимую селекционную работу в форме самоотбора (автоселекции) могут выполнять сами животные, которые активно взаимодействуют в составе целостных и автономных ячеек.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, а также при частичной финансовой поддержке Комплексной программы УрО РАН (проект № 18–4–4–28).

POPULATION LIFE CYCLES AND DYNAMICS OF NUMBERS OF RODENTS

Dobrinskii N. L.

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

e-mail: dobrin@ipae.uran.ru

As the result of 35-year stationary study at the Middle Urals the concept of small mammals elementary chorological structure was developed by the example of bank vole.

It is ascertained that the base chorological units in population of model species are of short life cycles within time interval from 1 up to 2 years. The conclusion is done that natural selection can be at the level of autonomous population units.

Key words: forest voles, spatial structure, life strategy, natural selection.

ЦИКЛИЧЕСКИЕ СОСТАВЛЯЮЩИЕ ДИНАМИЧЕСКИХ РЯДОВ, ВЫЯВЛЯЕМЫЕ МЕТОДОМ ГЛАВНЫХ КОМПОНЕНТ (PCA-SEQ)

Ефимов В. М.^{1,2,3,4}, Ковалева В. Ю.²

¹Институт цитологии и генетики СО РАН, г. Новосибирск, Россия

²Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск, Россия

³Новосибирский государственный университет, г. Новосибирск, Россия

⁴Томский государственный университет, г. Томск, Россия

e-mail: vmefimov@ngs.ru

В 40-х годах прошлого столетия Карунен и Лоев (Karhunen, 1947; Loève, 1948) предложили метод обработки одномерного числового временного ряда преобразованием его в многомерный путем нескольких сдвигов и обработкой методом главных компонент. Метод много раз независимо возникал и применялся на практике под различными названиями (EOF, SSA, Гусеница и т.д.). Оказалось, что он универсален, применим к любому временному ряду, автоматически разлагает его на тренд, циклические составляющие и шум без предположения стационарности. В начале 1980-х годов выяснилось, что очень полезным является исключение времени и рассмотрение зависимости главных компонент друг от друга, т.е. построение фазовых портретов. В частности, это было использовано при анализе и прогнозе динамики численности водяной полевки *Arvicola amphibius* и обработке сопутствующей информации (сток рек, солнечная активность, динамика численности хищников, заболеваемость человека туляремией и т.д.) (Ефимов, Галактионов, 1983; Ефимов и др., 1988; 2000). Тогда же Такенс (Takens, 1980) показал, что по траектории всего одной переменной динамической системы через преобразование ее в многомерную путем сдвигов можно получить аттрактор и соответственно фазовые портреты этой системы, и тем самым подвел под метод мощную теоретическую базу.

Мы (Ефимов et al., 2018) распространили этот метод на одномерную последовательность элементов любого типа и назвали его PCA-Seq. Он реализован в свободно распространяемом пакете Jacobi 4 (<http://mrherrn.github.io/JACOBI4/>). Последовательность длины N режется скользящим окном на фрагменты длины L . Между всеми фрагментами вычисляется матрица евклидовых расстояний, по которой методом главных координат вычисляются главные компоненты (Gower,

1966). Для любой последовательности, без всяких дополнительных предположений PCA-Seq позволяет получить ее главные компоненты в числовом виде и визуализировать их в виде фазовых портретов.

PCA-Seq расширяет возможности обработки обычных числовых рядов. Евклидовы расстояния между фрагментами могут быть вычислены разными способами, в том числе и после различных преобразований этих фрагментов. В частности, для выявления цикличности полезными оказались предварительное центрирование и нормирование каждого фрагмента, выравнивающее амплитуду колебаний всего ряда. Применение этого приема к стоку р. Оми, динамике численности водяной полевки и заболеваемости человека туляремией в Новосибирской области позволило более четко описать причинно-следственную связь между этими процессами.

PCA-Seq применим к любым нечисловым рядам. В частности, мы обработали методом PCA-Seq аминокислотную последовательность гена *cytB* водяной полевки *Arvicola amphibius* (#MF099519, GenBank, $N = 380$, $L = 8$). Первые две главные компоненты продемонстрировали одну и ту же цикличность, несмотря на их некоррелированность (это известное свойство ортогональных разложений временного ряда). Как правило, одна из компонент является производной от другой. Примером может служить пара синус–косинус. При сопоставлении с помощью 2B-PLS анализа полученных компонент с содержанием во фрагментах всех 20 аминокислот выявилась бикомпонента, коррелирующая с содержанием лейцина на уровне 0.968 ($N = 373$, $p < 10^{-6}$). Известно, что ген *cytB* кодирует мембранный белок, 8–9 раз пронизывающий мембрану митохондрии, а гидрофобный лейцин чаще встречается именно внутри мембраны. Очевидно, найдена именно эта цикличность.

Работа поддержана РФФИ (проект № 19–07–00658).

CYCLIC COMPONENTS OF DYNAMIC SERIES DETECTED BY THE PRINCIPAL COMPONENT ANALYSIS (PCA-SEQ)

Efimov V. M.^{1,2,3,4}, Kovaleva V. Yu.²

¹ Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

² Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk, Russia

³ Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

⁴ Tomsk State University, Tomsk, Russia

e-mail: vmefimov@ngs.ru

We suggest a new algorithm for detecting the cyclic components of dynamic series based on the principal component method, called PCA-Seq, which is implemented in the freely distributed Jacobi 4 package (<http://mrherrn.github.io/JACOBI4/>). A one-dimensional sequence of elements of any type of length N is cut by a sliding window into fragments of length L . A matrix of Euclidean distances is calculated between all the fragments. The principal components are calculated by the method of the main coordinates. PCA-Seq

allows to obtain the principal components of any sequence in the numerical form without any additional assumptions and to visualize them as phase portraits.

Key words: *principal component method, cyclic dynamic series, phase portrait.*

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЭКОЛОГИИ АЗИАТСКОГО БАРСУКА (*MELES LEUCURUS*) В АЛТАЙСКОМ КРАЕ

Загайнова О. С.^{1,2}, Марков Н. И.¹, Панкова Н. Л.³, Бондарев А. Я.⁴

¹ Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

² Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия

³ ФГБУ «Окский государственный природный биосферный заповедник»,
п. Брыкин Бор, Россия

⁴ ФГБУ «Центрхотконтроль», г. Москва, Россия

e-mail: zagainova_o@mail.ru

Барсук в качестве убежищ использует сложноустроенные норы и обитает в них по многу лет подряд. В большинстве случаев он роет их самостоятельно. Иногда его норы занимают другие виды. Известны примеры, когда в поселении барсука совместно с ним жили лисица или енотовидная собака, при этом разные животные использовали, как правило, различные входы, однако и в этом случае подобное «сожитительство» протекало не всегда мирно (Лихачев, 1956; Буневич, 1983). А. А. Черкасов (1884) утверждал, что барсук может занимать норы сурка, предварительно расправившись с хозяином. Повышенное внимание хищника к сурчинам отмечали и другие исследователи (Колесников, Машкин, 2015). По мнению Э. Л. Бауэра (1988), барсук использует в качестве временных убежищ только незанятые норы сурка. Таким образом, вопрос о взаимоотношениях барсука с другими норными видами, обитающими с ним на одной территории, является весьма актуальным.

В рамках настоящего исследования сделана попытка выяснить характер взаимодействия азиатского барсука (*Meles leucurus*) и лесостепного сурка Кащенко (*Marmota baibacina kastschenkoi*) на участке их совместного обитания в лесостепной зоне Сибири. Полевой материал собирали на территории охотничьего хозяйства «Алтайсельхозпродукт» (окрестности пос. Клюквенный, Троицкий район, Алтайский край) с 28 июня по 10 июля 2016 г.

В районе исследований мы обнаружили 17 поселений норных животных. На основании внешних признаков (тип биотопа, число отнорков, специфичная расчистка грунта перед входом, наличие барсучих троп и «уборных») 5 поселений мы отнесли к барсучьим норам. Они располагались на лесных склонах логов, в березовых колках или глубине леса и имели 1–5 отнорков. Разнообразие биотопов, в которых обнаружены норы барсука, свидетельствует о его пластичности в выборе места для

устройства убежищ. Остальные поселения были обнаружены на открытых луговых склонах. Известно, что сурки весьма требовательны к местообитаниям — для них важно наличие открытых участков для обеспечения зрительно-звуковой связи между особями, присутствие поблизости от норы длительно вегетирующих сочных растений, которыми животные кормятся (Сидоров и др., 2011). Отмеченным требованиям в полной мере соответствовали 4 поселения, расположенные на луговых склонах, а также вблизи этих нор присутствовали характерные для грызунов утрамбованные «наблюдательные площадки» на бутанах и/или экскременты зверя у входа. Для 8 поселений не удалось однозначно определить хозяина, т.к. по внешним признакам норы можно отнести как к сурчиным, так и к барсучьим.

Для изучения использования убежищ на восьми поселениях у их входов мы установили фотоловушки. Продолжительность съемки в режиме «видео» составляла 30 с, промежуток между роликами — 3 с. Отработано 79 ловушко-суток. На трех поселениях получено 6 роликов, по которым можно четко определить видовую принадлежность животных. На первом поселении с 3 входами однократно отмечен барсук. Вторая нора имела один вход с характерными следами расчистки его барсуком. На ней дважды зафиксировали появление барсука, один раз отмечен сурок. Третье поселение имело 6 входов, от которых отходили барсучьи тропы, также поблизости располагался бутан. Около этого поселения был трижды зафиксирован сурок, один раз в ролике присутствовали две особи барсука одновременно. Необходимо отметить, что в некоторых случаях барсук не был заснят на норах, имеющих явные признаки постоянного обитания этого животного. Напротив, встречи хищника имели место в случаях, когда поселение обладало признаками обитания как барсука, так и сурка. Таким образом, из восьми обследованных поселений на двух из них (25%) присутствовали оба вида — эти норы располагались на открытых участках луговых склонов. Можно предположить, что именно в таком биотопе высока вероятность межвидовой конкуренции за использование местообитаний для норения.

Описаны редкие случаи охоты барсука на сурка (Колесников, Машкин, 2015). Чтобы выяснить, охотится ли барсук на сурка в районе исследований, изучено питание хищника по экскрементам (23 образца). В его рационе были выявлены 8 групп кормов. Встречаемость кормовых остатков (процент образцов с данным кормом от общего числа проб) следующая: насекомые — 100.0%, растительные корма — 87.0%, рептилии — 52.2%, амфибии — 47.8%, дождевые черви — 30.4%, млекопитающие — 21.7%, птицы — 13.0%, моллюски — 8.7%. Среди млекопитающих в питании хищника отмечены полевки и бурозубки, кормовые остатки сурка не обнаружены. Можно допустить, что в данный период спектр кормов барсука достаточно разнообразен, поэтому нападения на сурка с целью питания не выявлены. Не исключено, что кормовые остатки этого грызуна не были обнаружены в пробах в связи с небольшим объемом выборки для анализа питания хищника.

Таким образом, в районе исследований, с одной стороны, можно предположить антагонистичные взаимодействия азиатского барсука и лесостепного сурка, с другой — совместное использование нор. Взаимоотношения этих норных животных

имеют неоднозначный характер, и требуется дополнительный сбор материала. Исследования подобного рода могут иметь теоретическое значение при установлении закономерностей взаимодействия видов в сообществе. В практическом плане эти данные способствуют прогнозированию состояния популяций обоих видов охотничьих ресурсов и эпизоотической обстановки. Кроме того, изучение этого феномена имеет природоохранное значение в изучении биологии лесостепного сурка и факторов, влияющих на его распространение и численность, поскольку вид является реликтом России, и в ряде регионов он внесен в Красную книгу. Немаловажно, что и в районе исследований численность сурка также снижается.

SOME ASPECTS OF ASIAN BADGER (*MELES LEUCURUS*) ECOLOGY IN ALTAYSKY KRAI (SOUTH-WESTERN SIBERIA)

Zagainova O. S.^{1,2}, Markov N. I.¹, Pankova N. L.³, Bondarev A. Ya.⁴

¹*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

²*Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia*

³*FSBI «Oksky State Biosphere Nature Reserve», Brykin Bor, Russia*

⁴*FSBI «Analytical Center of Game animals and Habitats», Moscow, Russia*

e-mail: zagainova_o@mail.ru

We studied the interactions of *Meles leucurus* and *Marmota kastschenkoi* on a site of their joint habitation in the forest steppe zone of Siberia. Both antagonistic interactions of the two species and their joint use of burrows were recorded.

Key words: *Meles leucurus*, *Marmota kastschenkoi*, joint use of burrows.

ВЛИЯНИЕ ХАРАКТЕРИСТИК ДЕРЕВЬЕВ НА ПОКАЗАТЕЛИ СУБЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *LOBARIA PULMONARIA* (L.) HOFFM. В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ КАРЕЛИИ

Игнатенко Р. В.^{1,2}, Тарасова В. Н.¹

¹*Петрозаводский государственный университет, г. Петрозаводск, Россия*

²*Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук», г. Петрозаводск, Россия*

e-mail: ocean-9@mail.ru

Популяционные исследования лишайников — перспективное направление современной лихенологии. Такие исследования особенно необходимы при изучении редких и находящихся под угрозой исчезновения видов, например лобарии

легочной *Lobaria pulmonaria*. В последнее столетие в Европе отмечается сокращение популяции *L. pulmonaria*. Резкое уменьшение численности вида зарегистрировано в густонаселенных и промышленных районах благодаря усилению практики управления лесами и загрязнению атмосферного воздуха (Rose, 1988).

Исследования субценопопуляций *L. pulmonaria* проводились в 2014–2016 гг. в лесных сообществах Карелии в подзоне средней (заповедник «Кивач», национальный парк «Водлозерский», заказник «Кижский», Петрозаводский городской округ) и северной (заповедник «Костомукшский», национальный парк «Паанаярви») тайги. Работы выполнены на сети постоянных пробных площадей (ПП) размером 1 га. На каждой ПП были выполнены полные геоботанические описания фитоценозов. Показатели талломов лишайника (площадь, площадь некротов, принадлежность к функционально-возрастной группе согласно И. Н. Михайловой, 2005) исследовали методом сплошного учёта на всех субстратах на высоте 0–2 м от земли с регистрацией характеристик местообитания (параметров деревьев — возраст, диаметр, высота, параметры кроны, площадь субстрата, и микроусловий).

Данные собраны на 33 ПП, расположенных в различных типах леса с давностью нарушения от 80 до 450 лет. В подзоне средней тайги все изученные фитоценозы принадлежат к единому эколого-динамическому ряду, представляющему собой восстановительную динамику ельника черничного зеленомошного в результате смены пород (через осину). Средневозрастные осинники в подзоне северной тайги в результате рекогносцировочных маршрутов (~110 км) не были зарегистрированы, поэтому исследования здесь проводили только в двух типах лесов: 1) смешанных елово-березовых сообществах злаково-черничных (180–200 лет) и 2) ельниках черничных зеленомошных субклимаксовых (210–270 лет).

Анализ выполнен на основе описания 4528 талломов, произрастающих на 676 субстратных единицах (отдельно стоящих или лежащих деревьях и кустарниках). В изученных лесных фитоценозах Карелии *L. pulmonaria* чаще всего колонизирует лиственные породы деревьев — *Populus tremula* (64%), *Sorbus aucuparia* (12%), *Salix caprea* (9%), *Betula* spp. (3.5%), *Alnus incana* (0.3%), *Padus avium* (0.1%). Талломы были зарегистрированы также на хвойных деревьях и кустарниках — *Picea* spp. (9%) и *Juniperus communis* (1%). При этом 70% субстратных единиц с талломами *L. pulmonaria* являются живыми деревьями, 21% приходится на сухостой, а 9% — на валеж. В среднетаежной подзоне вид чаще всего произрастает на стволах *P. tremula* и *S. aucuparia*, а в северотаежной — на *P. tremula* и *S. caprea*.

В результате исследования установлено, что возраст *P. tremula*, стволы которой колонизирует *L. pulmonaria*, в лесных сообществах среднетаежной подзоны варьирует от 42 до 203 лет. С увеличением возраста дерева повышается среднее число талломов на стволе — с 1.2 до 6.4 шт. ($R^2 = 0.92$; $p = 0.01$); доля молодых талломов — с 40 до 75% ($R^2 = 0.51$; $p = 0.05$); в то же время снижается средняя площадь талломов — с 212 см² до 45 см² ($R^2 = 0.94$; $p = 0.001$) и доля регрессивных субценопопуляций — с 0.83 до 0.17 шт. ($R^2 = 0.67$; $p = 0.01$).

Вид начинает колонизировать стволы деревьев *P. tremula*, диаметр которых (на высоте 1.3 м) составляет не менее 13 см. Диаметр дерева оказывает существенное влияние на характеристики *L. pulmonaria*: 14 (70%) из 20 изученных параметров вида коррелирует с изменением диаметра ствола. Так, с увеличением этого показателя общая площадь талломов, а также число талломов растет, а затем стабилизируется; снижается средняя площадь таллома и некротических образований. При повышении диаметра дерева происходят изменения в онтогенетическом и субценопопуляционном спектрах.

При увеличении радиуса кроны с 1 до 6 м число талломов *L. pulmonaria* повышается в 2 раза: с 3 до 6 шт. ($R^2 = 0.58$; $p = 0.05$), растет доля молодых талломов с 50 до 65% ($R^2 = 0.60$; $p = 0.05$), увеличивается число растущих субценопопуляций с 0.07 до 0.25 шт. ($R^2 = 0.87$; $p = 0.01$). В это же время уменьшается средняя площадь таллома лишайника — с 143 до 57 см² ($R^2 = 0.85$; $p = 0.001$), а также доля сенильных талломов — с 29 до 20% ($R^2 = 0.84$; $p = 0.01$).

Таким образом, количественные и качественные параметры субценопопуляций *L. pulmonaria* тесно связаны с характеристиками дерева. С ростом дерева изменяются физические и химические свойства субстрата, режим увлажнения и освещенности, а также увеличивается время, необходимое для колонизации, роста и развития лишайника. Наиболее оптимальные условия для развития и успешного воспроизводства вида складываются на деревьях *P. tremula*, имеющих следующие характеристики: возраст — 130–200 лет, диаметр ствола (на высоте 1.3 м) — 50–100 см, радиус кроны — 4–6 м, площадь субстрата (на высоте от 0 до 2 м) — 3–5.5 м².

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта «Комплексная оценка восстановительного потенциала мохового и лишайникового покрова в ходе вторичных автогенных сукцессий в таежных экосистемах Северо-Запада России» (Госзадание Минобрнауки 5.8740.2017/БЧ).

INFLUENCE OF TREE CHARACTERISTICS ON THE SUBPOPULATIONS OF *LOBARIA PULMONARIA* (L.) HOFFM. IN THE FOREST COMMUNITIES OF KARELIA

Ignatenko R. V.^{1,2}, Tarasova V. N.¹

¹Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Russia

²Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

e-mail: ocean-9@mail.ru

The study showed that the main substrate of *Lobaria pulmonaria* in Karelia forest communities are *Populus tremula* living trunks. The quantitative and qualitative parameters of *L. pulmonaria* subcenopopulations are closely related to the characteristics of the tree. The most optimal conditions for the development and successful reproduction of the species are found on *P. tremula* trees, having the following characteristics: age

130–200 years, trunk diameter (at a height of 1.3 m) — 50–100 cm, crown radius 4–6 m, area substrate (at a height of 0 to 2 m) — 3–5.5 m².

Key words: *Lobaria pulmonaria*, *Populus tremula*, substrates, lichen, subcenopopulations.

О ФЕНОМЕНЕ ВИЗИТЕРСТВА У ПТИЦ-ДУПЛОГНЕЗДНИКОВ И ЕГО ИНФОРМАЦИОННОЙ РОЛИ В ПОСЛЕГНЕЗДОВОЙ ПЕРИОД

Ильина Т. А.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия

e-mail: ilyina@mail.bio.msu.ru

Для птиц-дуплогнездников наличие дупел или сходных с ними мест для гнездования может служить в период размножения лимитирующим фактором (Lack, 1954; Von Haartman, 1957; Newton, 1998). Этот ресурс важен и в другие сезоны, способствуя минимизации затрат птиц на терморегуляцию при неблагоприятных погодных условиях (Дольник, 1995; Mainwaring, 2011). Хорошо известно, что дуплогнездники проявляют интерес к дуплам в гнездовой сезон как к месту для привлечения самки и постройки гнезда, а оседлые виды — еще и в зимний период, как к убежищу для ночевки. Обнаружено также, что некоторые дуплогнездники в сезон размножения посещают не только свои дупла, но и чужие, преимущественно своего, а иногда и другого вида (Иноземцев, 1978; Ottosson et al., 2001; Ильина, 2011, 2012). Среди посторонних особей лишь единицы проявляют родительское поведение по отношению к чужим птенцам и выступают как кормилицы (Иноземцев, 1978; Ильина, 2012), а визиты большинства особей носят исследовательский характер. Зависит ли реакция на этот стимул от фазы годового цикла, окружающей среды и состояния особи? Или вид любого дупла привлекателен для дуплогнездников в течение всей жизни?

Мы исследовали сезонную динамику появления посторонних особей у гнезд мухоловок-пеструшек (*Ficedula hypoleuca*), больших синиц (*Parus major*) и москвовок (*Periparus ater*), заселяющих синичники на территории Звенигородской биологической станции МГУ в Московской области. В период выкармливания птенцов (май–июль 2009–2018 гг.) проводили видеозаписи у синичников с птенцами старшего возраста при помощи цифровых видеокамер (Ильина, 2012; Ильина др., 2013). У гнезд перечисленных видов проанализировано соответственно 316, 80 и 42 ч видеозаписей. В конце сезона размножения и после его окончания мы проверяли посещаемость пустых дуплянок, прикрепляя под летком полоску копировальной бумаги на белой подложке. Через 1–3 дня проверяли наличие оставленных на них следов. Суммарная длительность экспозиции следовых дорожек составила более 1600 суток.

Выявлено, что взрослые синицы практически не посещали чужие гнезда: за все время наблюдений зарегистрировано единственное появление синицы у чужого гнезда — на леток дуплянки с выводком мухоловки-пеструшки присаживалась и проявляла интерес к птенцам лазоревка (*Cyanistes caeruleus*). В отличие от синиц посторонние мухоловки-пеструшки были отмечены во время наблюдений у гнезд всех видов, которые были под наблюдением. Гнезда конспецификов они посещали достоверно чаще, чем гнезда синиц. Отмечено резкое снижение интенсивности визитов взрослых мухоловок в чужие гнезда к концу сезона и появление в это время визитеров-сеголеток. Молодые мухоловки-пеструшки и большие синицы в ювенильном оперении неоднократно были зарегистрированы у гнезд конспецификов. Все они проявляли исследовательское поведение, заглядывая в дуплянки с птенцами. Аналогичное поведение свойственно не только дуплогнезdnикам. Ранее мы неоднократно наблюдали, как молодые зяблики и пеночки-веснички присаживались к гнездам зябликов и с любопытством рассматривали птенцов, несмотря на агрессию со стороны хозяев (неопубликованные данные).

По результатам обследования следовых дорожек, в июле птицы проявляли интерес к пустым синичникам, но посещали их реже, чем те, в которых были птенцы. Наличие гнезд, оставленных после вылета птенцов, не влияло на вероятность появления следов птиц на пустых синичниках. Возраст и вид птиц по отпечаткам следов определить нельзя, остается только предположить, что интерес к пустым синичникам проявляли представители тех же групп, которые отмечены при посещении заселенных синичников в те же сроки. В августе посещаемость дуплянок птицами резко снизилась, но при этом появились следы грызунов. В синичниках неоднократно были встречены малые лесные мыши (*Sylvaemus uralensis*) и орешниковые сони (*Muscardinus avellanarius*).

Если дупло как стимул для исследовательского поведения проявляется еще у неполовозрелых особей в благоприятное время года, то наличие таких стимулов у молодых птиц может вызвать повышенный интерес к этой территории и оценить ее как привлекательную. Дупла с птенцами более привлекательны, чем пустые, но их обследование возможно только для птенцов из ранних выводков, которые уже успели приобрести самостоятельность. Птенцы из поздних выводков лишены такой возможности. Связь с районом будущего гнездования происходит у сеголеток во время послегнездовых перемещений по принципу импринтинга (Соколов, 1991). Известно, что птенцы из ранних выводков чаще, чем из поздних, возвращаются на гнездование в район своего рождения (Соколов, 1991). Не исключено, что задержка молодых птиц на территории с наличием дупел, особенно жилых, и их обследование в чувствительный для запечатления период повышает вероятность повышения у них степени филопатрии. Позднее гнездование невыгодно для самой размножающейся особи, но в качестве формирования информационного поля для раннего молодняка выгодно для популяции в целом.

Исследование частично поддержано РФФИ (проект № 18–04–00536). В сборе полевого материала принимали участие студенты первого курса биологическо-

го факультета МГУ Н. Басалова, Е. Головина, Е. Калинин, С. Кудрявцева, М. Михайлова, А. Неплюхина, Е. Турищева, Д. Обшарова, А. Садовская, А. Самородова, А. Сошкина и С. Щербакова.

HOLLOWS RECONNAISSANCE IN CAVITY-NESTING BIRDS AND ITS ROLE IN POST-NESTING TIME

Ilyina T. A.

Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

e-mail: ilyina@mail.bio.msu.ru

Cavity-nesting birds displays interesting for a hollows in a tree trunk in the breeding season as a place to attract females and build a nest, a sedentary species — as a shelter for the night in the winter. Does the bird response on hollows depend on the phase of annual cycle, environmental and individual condition?

Key words: *cavity-nesting birds, seasonal dynamics, chicks.*

ПРОВОЦИРОВАННАЯ ДИСПЕРСИЯ: ПОСЛЕДСТВИЯ ЛОКАЛЬНОГО ВЫЛОВА

Калинин А. А.

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, г. Москва,
Россия*

e-mail: benguan@yandex.ru

Дисперсия трудно учитывается количественно и часто рассматривается как чисто стохастический процесс. Следовательно, остается неопределенность относительно того, как на нее влияют отдельные факторы. Обычно дисперсию определяют как движение особи от места рождения к месту воспроизводства или движение между последовательными местами воспроизводства. Всех животных, находящихся не на своем домашнем участке, было предложено объединить под общим понятием «нерезиденты» (Щипанов, Купцов, 2004) противопоставляя эту группу оседлым особям. Именно за счет дисперсии происходит восстановление популяций после внезапного краха.

Широко используемый метод оценки дисперсии — зачистка территории с последующим контролем освобожденной площади. Предполагается, что после уничтожения оседлого населения пойманные впоследствии особи являются переселенцами. Изучение дисперсии при безвозвратном изъятии проводили как на площадках (Krebs et al., 1976; McGuire et al., 2009 и др.), так и на линиях ловушек

(Kozakiewicz, 1976; Щипанов, 1990; Лукьянов, 1991). В большинстве работ подразумевается, что дисперсия на контрольных и депопулированных территориях остается неизменной. Поскольку сама методика оценки дисперсии методом «пустого пространства» может оказывать влияние на величину изучаемого явления, необходимо иметь сравнительные данные либо для аналогичных контрольных территорий, на которых не проводили изъятие, либо для той же территории до и после изъятия.

В данной работе мы рассматриваем последствия локального снижения численности в поселениях мелких млекопитающих лесной зоны при вылове линиями плашек. На линиях живоловок (Калинин, 2012) оценивали плотность оседлого населения (особей на 1 га) и величину нерезидентной активности (особей на 1 проверку на 100 ловушек) до начала учетов плашками и непосредственно после. В верхнем течении р. Илыч в августе 2015–2017 гг. проведены 3 эксперимента. Каждый эксперимент включал:

1. учет живоловками на линиях — 100 живоловок через 7.5 м, продолжительность 6–8 дней;
2. учет методом безвозвратного изъятия на линиях плашек — 150 ловушек по той же линии через 5 м, продолжительность 2 сут.;
3. повторение учета живоловками на линиях — начало работы на следующий день после окончания учета плашками, продолжительность учета 4–7 дней.

Всего зарегистрировано 614 особей мелких млекопитающих 8 видов, из них 4 вида — красная и рыжая полевки, обыкновенная и средняя бурозубки — отмечены во всех сессиях учетов и дали в сумме 97.6% поимок, поэтому именно они рассматриваются в настоящей работе. Сравнивали средние показатели (плотность оседлого населения и нерезидентная активность) для всех видов и отдельно для лесных полевок и землероек-бурозубок.

При проведении учетов плашками было выловлено 63% от ранее помеченных особей (в первой сессии). Отлавливали преимущественно оседлых животных, постоянно находящихся на данной территории. Нерезидентные зверьки, отмечаемые на линиях живоловок лишь единичными поимками, в учеты плашками не попадали. В результате вылова плотность оседлого населения для всех видов (в среднем за 3 года) достоверно снизилась с 12.3 ± 1.7 ос/га до 4.5 ± 1.0 (критерий Вилкоксона $N = 12$; $Z = 2.8$, $p = 0.005$). Снижение общей плотности произошло преимущественно за счет лесных полевок (8.7 ± 2.2 и 2.0 ± 0.9 ос/га, $N = 6$; $Z = 2.2$, $p = 0.03$), в то время как снижение плотности оседлого населения у землероек недостоверно (3.7 ± 0.7 и 2.4 ± 0.3 ос/га, $N = 6$; $Z = 1.57$, $p = 0.11$). Такое неравномерное снижение плотности может быть связано с избирательностью орудий лова по отношению к разным видам.

Среди оседлого населения, отмеченного после проведения вылова, 47.5% составили особи, меченные ранее (до вылова): у полевок этот показатель составил 38.9%, а у землероек — 54.5%, различия между этими группами по критерию Фишера недостоверны ($p = 0.36$). Таким образом, после локального снижения численности уже в первые дни появились новые особи, которые можно классифицировать как резидентов, и они составили около половины оседлого населения.

Плотность оседлого населения после вылова определяется не только выжившими животными (остаточная плотность), но и вновь появившимися.

Уровень нерезидентной активности определяли при учетах на линиях живоловок как превышение количества единичных поимок над расчетным уровнем при наличии только оседлого населения (Калинин, 2012). После учета плашками уровень нерезидентной активности значительно вырос. В целом для всех видов показано достоверное увеличение этого показателя с 1.9 ± 0.6 особей на проверку в расчете на 100 ловушек до 3.3 ± 0.8 ($N = 12$; $Z = 2.59$, $p = 0.01$), при этом увеличение нерезидентной активности у землероек с 0.9 ± 0.3 до 1.5 ± 0.2 достоверно ($N = 6$; $Z = 2.2$, $p = 0.028$), а у полевок — с 1.0 ± 0.5 до 1.7 ± 0.8 , что близко к достоверному ($N = 6$; $Z = 1.83$, $p = 0.068$). Эти данные показывают, что при локальном снижении численности нерезидентная активность увеличивается. На территориях, освобожденных от коренного населения, количество «нерезидентов» возрастает. Скорее всего, такое увеличение происходит не за счет общего возрастания нерезидентной активности во всем районе вокруг области изъятия, а за счет накопления нерезидентов в месте локального снижения плотности. «Социальный вакуум», возникающий на такой территории, вызывает задерживание (аккумуляцию) нерезидентов, при этом часть из них может оставаться и переходить к оседлому образу жизни.

Возможность увеличения дисперсии, спровоцированного локальным снижением плотности, требует осторожного отношения к показателям дисперсии полученным методом «пустого пространства». После зачистки территории от оседлого населения, при дальнейшем контроле освобожденной площади, полученные показатели дисперсии могут быть завышены по сравнению с интактными участками.

INDUCED DISPERSAL: CONSEQUENCES OF REMOVAL EXPERIMENTS

Kalinin A. A.

Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, Russia

e-mail: *benguan@yandex.ru*

It is demonstrated in the work that at a local decrease of small mammals numbers their nonresidential activity increases. Emerged in such the territory «social vacuum» evokes detention (accumulation) of nonresidents, and the portion of them can stay and turn to settled mode of life. Account must be taken that at further control of territory after clearing up of resident population the obtained parameters of dispersal can be overvalued in comparison with intact areas.

Key words: *small mammals, dispersal, nonresidents, local removal.*

ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ПОДХОД В ИЗУЧЕНИИ ЭКОЛОГИИ ОТКРЫТОЖИВУЩИХ НАСЕКОМЫХ-ФИТОФАГОВ

Каплин В. Г.

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

e-mail: ctenolepisma@mail.ru

На примере растительных сообществ первичной псаммогенной сукцессии и черносакасульников Восточных Каракумов обоснован популяционный подход в изучении пространственно-временной динамики популяций насекомых-фитофагов с неполным превращением.

С экологической точки зрения под популяцией понимается пространственно наименьшая целостная совокупность особей вида, способная самостоятельно существовать и развиваться в течение длительного, практически не ограниченного времени (Шварц, 1969). Если в фитоценологии такой элементарной системой является совокупность особей доминирующих видов растений в фитоценозе, получившая название ценопопуляции (Работнов, 1950), то в энтомологии этот вопрос еще далек от разрешения.

Исследования проводили в Репетекском биосферном заповеднике (Восточные Каракумы) в ландшафте крупногрядовых песков в растительных сообществах первичной псаммогенной сукцессии по мере уменьшения степени подвижности песка: эркекселиновых группировках (*Stipagrostis karelinii*) на крупнобарханных песках, эркекселиновых кандымниках (*Calligonum borescens* — *Stipagrostis karelinii*) на среднебарханных песках, уркачиселиновых кандымниках (*Calligonum caput-medusae* — *Stipagrostis minor*) на барханно-мелкобугристых песках, уркачиселиновых белосаксаульниках (*Haloxylon persicum* — *Stipagrostis minor*) на барханно-бугристых песках, мохово-илаковых белосаксаульниках (*Haloxylon persicum* — *Carex physodes* — *Tortulades ertorum*) на мелкобугристых песках и в черносакасульниках (*Haloxylon aphyllum*) по долинообразным понижениям, где ведущим фактором является глубина залегания слабо минерализованных грунтовых вод. В каждом из типов фитоценозов на постоянных площадках в одни и те же сроки в течение 2–3 дней учитывали численность (экз./куст, экз./га) и живую биомассу (г/га), возрастной состав популяции, среднюю массу особей имаго и личинок разных возрастов сеноедов *Mesopsocus hyemalis*, *M. apterus*, трофически связанных с эпифитными водорослями, развивающимися во влажный и прохладный период года на коре кустарников с конца октября до конца марта; цикадовых рода *Melicharella* — узких олигофагов кустарников рода *Calligonum*; *Achrus* — узких олигофагов саксаула, кустарников родов *Xylosalsola*; цикадок *Stirellus aristidae*, *Paradorydium ferganae*, *P. aristidae* и клопов-лигеид *Stenophthalmicus leptosomus*, *Geocoris patta kumensis* — узких олигофагов дерновинных многолетних злаков рода *Stipagrostis*.

Сеноеды рода *Mesopsocus* в кандымниках были представлены популяциями партеногенетического бескрылого вида *M. apterus*, в белосаксаульниках — *M. apterus* (40–48%) и обоеполого с крылатыми самцами и бескрылыми самками *M. hyemalis* (52–60%); в черносаксаульниках — исключительно *M. hyemalis*. Развитие их личинок 6-возрастное. Осенью наиболее раннее отрождение личинок происходит в барханных песках, а позднее — в наиболее сомкнутых злаково-разнотравно-однолетне-солянковых черносаксаульниках в понижениях. В январе в популяциях сеноедов в кандымниках и белосаксаульниках преобладали личинки 6-го, а в черносаксаульниках — 5-го возраста; в первой декаде февраля — соответственно имаго и личинки 6-го возраста; в первой декаде марта повсеместно доминировали имаго. Численность и живая биомасса во всех популяциях сеноедов достигали максимума в первой половине января, увеличиваясь от 7–24 тыс. экз./га (12–30 г/га) в кандымниках до 125–241 (175–311) — в белосаксаульниках и 1272–3015 (1165–2891) — в черносаксаульниках пропорционально увеличению их кормовой базы (эпифитных водорослей). Наименьшие размеры и масса тела взрослых особей отмечены в наиболее многочисленной популяции сеноедов в черносаксаульниках, а наибольшие — в кандымниках на барханных и белосаксаульниках на барханно-бугристых песках, меняясь у самок от 3.3 до 4.2 мг.

Оптимальные условия обитания для цикадок *Melicharella paradizea* складываются в барханных песках на *Calligonum arborescens*, *M. planifrons* — в барханно-бугристых песках на *C. caput-medusae* и *M. basalis* — в мелкобугристых песках на *C. rubescens*, сменяющих друг друга по мере увеличения степени закрепленности субстрата в первичной псаммогенной сукцессии. Развиваются в трех поколениях в году с зимовкой личинок 2–4-го возрастов третьего поколения. Наибольшая масса тела имаго и личинок у этих видов наблюдается в третьем поколении при дополнительном питании после зимовки, а наименьшая — во втором летнем поколении. Содержание воды в теле зимующих личинок снижается на 6–8%. В первом поколении (май — начало июня) численность *M. paradizea* в барханных песках составляла 4.0–4.8, *M. planifrons* в барханно-бугристых песках — 1.6–3.0 и *M. basalis* в мелкобугристых песках — 3.3–3.7 тыс. экз./га; во втором (конец июня — август) — 0.6–0.7; в третьем перед зимовкой (вторая половина сентября — октябрь) соответственно 10.8, 2.4–3.9 и 4.5, после зимовки (первая половина апреля) 0.7–0.8, 0.9–1.2 и 1.0–1.3 тыс. экз./га.

На рыхлокустовых дерновинных злаках рода *Stipagrostis* максимальная численность цикадок *Paradorydium* и *Stirellus aristidae* наблюдалась в первом или втором поколениях, а минимальная — в третьем зимующем поколении как до зимовки, так и после нее. Вероятно, это связано с поздними сроками цветения селинов и растянутостью их роста и развития. Численность цикадок рода *Paradorydium*, развивающихся в популяциях *S. karelinii*, *S. pennata* и *S. mino*, в первом поколении возрастала от 1.5–2.0 тыс. экз./га в барханных песках до 36.6–87.8 в барханно-бугристых и снижалась до 1.7 в мелкобугристых; *Stirellus aristidae* — монофаг *S. karelinii*, его численность в первом поколении в барханных песках составляла 2.5–7.3 тыс. экз./га.

POPULATION APPROACH TO THE STUDY OF ECOLOGY
OF FREE-LIVING PHYTOPHAGOUS INSECTS

Kaplin V. G.

All-Russian Institute of Plant Protection, Saint-Petersburg, Pushkin, Russia

e-mail: ctenolepisma@mail.ru

A population-based approach for a study of spatial-temporal dynamics of phytophagous insects with incomplete metamorphosis in a black saxaul and primary succession plant communities of the Eastern Karakum (Repetek biosphere reserve) was used. Population density, biomass, age composition, average mass for the imagoes and the larvae of *Mesopsocus hyemalis*, *M. apterus*; *Melicharella*, *Achrus*, *Stirellus aristidae*, *Paradorydium ferganae*, *P. aristidae*, *Stenophthalmicus leptosomus*, *Geocoris patta* were estimated on permanent plots.

Key words: *phytophagous insects, psammogenic succession, Eastern Karakum.*

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ
СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ БЕЛКИ ОБЫКНОВЕННОЙ
(*SCIURUS VULGARIS L.*) НА АЛТАЕ-САЯНСКОМ УЧАСТКЕ АРЕАЛА

Кельбешев Б. К.

Институт прикладной биотехнологии и ветеринарной медицины

Красноярского ГАУ, г. Красноярск, Россия

e-mail: Kelbbor@mail.ru

Изучена внутривидовая структура белки обыкновенной (*Sciurus vulgaris L.*) на алтае-саянском участке ареала по фенотипическому признаку. Исследованы 6153 шкурок белки, закупленные пушно-меховой компанией у охотников в 1979, 1980, 1995 гг. в 44 районах Красноярского края, Иркутской области, Республик Алтай, Тыва, Хакасия. Район исследования охватывает юго-западную оконечность Западно-Сибирской низменности и значительную часть Алтае-Саянской горной страны (Кузнецкий Алатау, Алтай, Восточный и Западный Саяны; АСГС).

В качестве фенотипического признака изучали окрас хвоста по общему фону с дорзальной стороны. Выделены чернохвостки, чернобурохвостки, бурохвостки и рыжехвостки согласно схеме классификации белок по окрасу хвоста (Кузнецов, 1941). Все выборки по данному признаку сравнивали между собой по критерию χ^2 , величина которого соответствует расстоянию между выборками

и выступает в качестве индекса сходства (ИС) выборок, когда переменные имеют более двух значений (Руниор, 1982). Выборки считались принадлежащими к одной генеральной совокупности, если не отвергалась нулевая гипотеза (H_0), в противном случае — к разным. Порог устанавливали по таблице стандартных значений χ^2 . Материал был разбит на однородные группы по фенотипическому составу с применением иерархически агломеративного метода кластерного анализа (Дюран, Оделл, 1977).

Выявлена географическая изменчивость белки по окрасу хвоста в АСГС. Если участки добычи белок расположены рядом, то и выборки сходны по фенотипическим признакам, что иллюстрируется дендрограммой и индексами сходства. С расстоянием между выборками растут различия в фенотипе. Были выделены 10 кластеров (популяций) со специфичным фенотипическим составом ($p < 0.05$). При более высоких значениях ИС кластеры также могут укрупняться (надпопуляции, географические популяции; Наумов, 1963).

Участки, расположенные на северо-западе региона, населены белкой с низкой долей чернохвосток (3.6%) и преобладанием бурохвосток (60.5%), что характерно для западно-сибирского подвида (Огнев, 1940). К юго-востоку доля чернохвосток в популяции возрастает с максимумом (60%) на осевом хребте Западного Саяна, а доля бурохвосток и рыжехвосток снижается до 1.5–2.5%. По фенотипу эти популяции близки к алтайскому подвиду. Южнее основного Саянского хребта выделены 3 популяции, где доминируют чернохвостки (60–80%). Они хорошо отличаются от алтайского подвида и, вероятно, принадлежат к еще не выделенному тувинскому подвиду.

Динамика изученного признака, по-видимому, имеет адаптивный характер. Он проявляется в преобладании рыжехвосток в сосновых лесах, чернохвосток серых оттенков (темнохвосток) — в еловых и кедровых лесах, а чернохвосток черно-антрацитного цвета — в каменистых кедровниках, т. е. фенотип соответствует составу лесной растительности. Но если бы распространение популяций определялось только их адаптивными способностями, то конфигурации кластеров копировали бы формы границ ландшафтов и лесорастительных условий. Реально же выделенные популяции имеют сильно вытянутую форму, в виде клина шириной 50–60 км, а длиной около 1000 км.

Ареал белки на данной территории пересекается с севера на юг цепью котловин (Назаровская, Чулымо-Енисейская, Сыдо-Ербинская и Минусинская), занятые непригодными для белки степными сообществами (Кушев, Леонов, 1964), что исключает обмен генетической информацией между разобщенными группировками вида. Обращает на себя внимание строгая последовательность изменения фенотипического состава населения белки, обитающей по разные стороны степных участков.

Интересно, что клин пересекает участки с разными геоморфологическими и лесорастительными условиями, но фенотипический состав популяции остается стабильным. Такие последовательные синхронные изменения возможны, ког-

да популяции получают генетический материал из одного источника, расположенного на северо-западе. Постоянная миграция белки из Западно-Сибирской низменности в юго-восточном направлении через исследуемый нами участок определяет клинальную изменчивость фенотипического состава. Следовательно, фенотипический состав популяции белки формируется не только в результате адаптации вида к конкретным условиям, а также под воздействием потока генов из участков, находящихся на значительном удалении. Влияние генетических потоков на формирование фенооблика природных популяций в литературе не описан, а вопрос о том, как выделять популяции, когда они «простреливаются» генетическими потоками, даже теоретически не рассматривался. Признание данного факта может изменить наше представление о природной популяции животных.

Плавное преобразование фенотипа указывает на зависимость одних популяций от других. В клине первого порядка генетические потоки преобразуют популяции этого ряда, в следующий клин генетический материал поступит в несколько преобразованном виде, и в результате мы наблюдаем постепенное изменение фенотипического состава популяции белки. По имеющим материалам мы можем судить только о популяции, занимающей весь клин, а установить истинное количество популяционных образований на этом участке пока невозможно. На таком лентовидном участке, вероятно, существует несколько популяций с одинаковым фенотипическим составом (популяции — «близнецы»).

Предполагается, что на исследованной территории АСГС существуют 10 популяционных образований. Из них одну группировку мы рассматриваем как источник генетических потоков, 6 других формируют клиновидный ареал, который включает несколько популяций близнецов, а три южных не подвержены воздействию генетических потоков. Все популяции объединяются в 3 группировки более высокого ранга, границы которых совпадают с ареалами подвидов. По фенотипическому составу популяций для исследуемого региона идентифицируются три подвида обыкновенной белки: западно-сибирский (*Sciurus vulgaris martensi* Matschie, 1901), алтайский (*Sciurus vulgaris altaicus* Serebrennikov, 1928) и тувинский (*предполагаемый подвид*).

SPATIAL PHENOTYPIC STRUCTURE OF SQUIRREL POPULATIONS (*SCIURUS VULGARIS* L.) IN THE ALTAI-SAYAN PART OF THE RANGE

Kelbeshekov B. K.

Institute of Applied Biotechnology and Veterinary Medicine of Krasnoyarsk State Agrarian University, Krasnoyarsk, Russia

e-mail: Kelbbor@mail.ru

We studied the color of the tail of the common squirrel (*Sciurus vulgaris*) from 44 districts of Republics of Altai, Tuva, Khakassia, Krasnoyarsk- and Irkutsk region, 6153

skins in total. It is assumed that there are 10 populations in the studied area. Based on phenotypic composition, 3 subspecies of common squirrel — the Western-Siberian (*S. vulgaris martensi* Matschie, 1901), Altai (*S. vulgaris altaicus* Serebrennikov, 1928) and Tuva (the putative subspecies) were recognized.

Key words: *Sciurus vulgaris*, subspecies, population.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ КЛЮЧЕВЫХ ВИДОВ ГОРНО-ТАЕЖНЫХ КЕДРОВНИКОВ ВОСТОЧНОГО САЯНА

Коновалова М. Е.

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, ФИЦ КНЦ СО РАН, г. Красноярск,
Россия

e-mail: markonovalova@mail.ru

В горах Южной Сибири таежные кедровники являются самым распространенным вариантом кедровых лесов. Для оценки их устойчивости актуальны исследования ценопопуляций ключевых видов в лесных сообществах, испытывающих наименьшую антропогенную нагрузку. К таким объектам относятся кедровники на территории государственного заказника краевого значения «Тайбинский». Цель исследования состояла в выявлении демографической структуры ценопопуляций видов-ценозообразователей поздне-сукцессионных чернично-зеленомошных кедровников Манско-Канского округа Восточносаянской горной лесорастительной провинции кедровых лесов, представляющих один из наиболее распространенных типов леса горно-таежных лесов влажного климатического сектора Алтае-Саянской горной области. В качестве объектов исследования рассмотрены ценопопуляции *Pinus sibirica* (Du Tour) и *Abies sibirica* (Ledeb.).

Исследования проводили в среднегорном рельефе северо-восточной части хребта Идарское Белогорье. Постоянная пробная площадь (50×50 м) была заложена в средней части склона западной экспозиции, крутизной 2°, на абсолютной высоте 1000 м над ур. м. (54°44' с. ш., 96°07' в. д.). Почва подзолистого типа. Насажение имеет низкую продуктивность (V класс бонитета) при высокой полноте древостоя (суммарная относительная полнота двух ярусов превышает 1), смешанный состав, сложную вертикальную и возрастную структуры (первый ярус древостоя: 9К(180)1Б(80)+П(90) со средней высотой 17 м, второй ярус: 7К(100)3П(60) со средней высотой 9 м, где К — *P. sibirica*, П — *A. sibirica*, Б — *Betula pendula* (Roth); цифрами в скобках обозначен средний возраст поколений древесных видов). Онтогенетическое состояние древесных видов устанавливали по качествен-

ным признакам. Несмотря на следы пожаров прошлых лет (уголь в почвенных разрезах), на момент обследования фитоценоз обладает всеми признаками позднесукцессионного сообщества: имеет следы прошлых поколений всех доминантных видов, абсолютную разновозрастность и сложную мозаику ключевых видов, а также связанных с ними подчиненных видов. В нижнем ярусе растительности преобладают зеленые мхи (*Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum scoparium* Hedw.) и черника (*Vaccinium myrtillus* L.). Подлесок разреженный (*Sorbus sibirica* Hedl., *Lonicera altaica* Pall.). Поколения древесных видов и растительности нижнего яруса равномерно размещены по площади. В структуре древесного полога преобладает *P. sibirica* как по числу деревьев (*P. sibirica* — 460 шт. га⁻¹, *A. sibirica* — 200 шт. га⁻¹), так и по запасу древесины (*P. sibirica* — 200 м³ га⁻¹, *A. sibirica* — 11 м³ га⁻¹).

Ценопопуляции *P. sibirica* и *A. sibirica* имеют абсолютно разновозрастную структуру (с варьированием возраста для *P. sibirica* от 1 до 210 лет, для *A. sibirica* — от 1 до 120 лет). Для обеих ценопопуляций характерны полночленные онтогенетические спектры. Оба вида имеют мощный возобновительный потенциал, о чем свидетельствует левосторонняя асимметрия онтогенетических спектров. По данным учета урожайности кедрового ореха, проводимого КГБУ «Ирбейское лесничество» (Министерство лесного хозяйства Красноярского края), на постоянном лесосеменном участке в непосредственной близости от объекта исследования, урожайные годы *P. sibirica* продолжаются в течение 3 лет через 5 лет, о чем свидетельствует волновой характер возрастной структуры иматурных и ювенильных особей. Семенная продуктивность *A. sibirica* в горах Южной Сибири может иметь всплески, но не прерывается полностью, что подтверждается в изучаемом фитоценозе абсолютной разновозрастностью иматурных и ювенильных особей. Примечательно, что, несмотря на преимущество в периодичности инспермации, в возобновлении численно доминирует *P. sibirica* (2625 шт. га⁻¹, *A. sibirica* — 1625 шт. га⁻¹). Второй, менее выраженный пик онтогенетического спектра ценопопуляции *P. sibirica* образуют старые генеративные особи (5% общей численности). В спектре ценопопуляции *A. sibirica* второго пика не наблюдается в связи с быстрым отмиранием зрелых особей (до 130 лет).

В целом онтогенетические спектры обеих видов относятся к типу с «нормальным состоянием», способных к спонтанному самоподдержанию ценопопуляций. Однако с позиции демографического подхода структура ценопопуляции *P. sibirica* оценена как более устойчивая, т.к. имеет полночленный спектр, более массовое возобновление и большую продолжительность жизни особей. Ценопопуляция *A. sibirica* занимает второстепенные позиции, проникая в фоновые кедровники зеленомошной группы типов леса с вогнутых участков пологих склонов, где развиваются крупнотравно-папоротниковые кедрово-пихтовые насаждения.

Исследование выполнено в рамках Базового проекта № 0356–2017–0741 и при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 18–05–00781 А).

ONTOGENETIC STRUCTURE OF KEY SPECIES COENOPOPULATION IN SIBERIAN PINE TAIGA FORESTS OF EASTERN SAYAN MOUNTAINS

Konovalova M. E.

Sukachev Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

e-mail: markonovalova@mail.ru

We revealed the demographic structure of coenopopulations of *Pinus sibirica* and *Abies sibirica* — cenosis-forming species in the late-successional blueberry-green moss cedar forests of the Mansko-Kansk district of the East-Sayan mountain forest province of the cedar forests of the Altai-Sayan mountain region. The ontogenetic spectra of both species are of the “normal state” type, capable of spontaneous self-maintenance of coenopopulations. Cenopopulation of *P. sibirica* is assessed as more sustainable, cenopopulation *A. sibirica* occupies a secondary position.

Key words: *taiga cedars, coenopopulation, Pinus sibirica, Abies sibirica, ontogenetic structure, Eastern Sayan.*

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ОБЫКНОВЕННОЙ ЛИСИЦЫ: ВНЕШНЕЕ ВЛИЯНИЕ ИЛИ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫЕ ФАКТОРЫ?

Корытин Н. С.

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

e-mail: nsk@ipae.uran.ru

С целью познания закономерностей динамики численности анализировали большой набор морфологических признаков и демографических параметров популяций обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*) из Предуралья и Зауралья в течение 14-летнего периода. Подробно изучено квазистационарное состояние популяции: получены сопряженные оценки выживаемости, удельной выживаемости, плодовитости разных возрастных классов. Проанализировано изменение демографических параметров на разных фазах цикла численности. Подъем численности начинается при одновременном увеличении среднего числа эмбрионов, повышении доли участвующих в размножении самок, увеличении выживаемости во всех возрастных группах, в том числе и сеголетов. Сокращение численности происходит также при одновременном снижении как плодовитости, так и выживаемости. Такое поведение демографических параметров свидетельствует о том, что популяция существует в весьма жестких рамках внешних условий. Среди

большого числа проанализированных абиотических факторов удалось выявить влияние летних погодных условий на численность сеголетов и взрослых лисиц. Прямая связь между количеством осадков и суммой температур отсутствует, однако при преобразовании данных на основании понятия «нормы — не нормы» появилась сильная связь между численностью и погодными факторами, которые изменялись в направлении от средних значений температур и осадков к аномальным — жарким или холодным, дождливым или сухим. В зимний период существенным оказалось отрицательное влияние на численность как молодых, так и взрослых лисиц частоты возникновения оттепелей и соответственно образования настов, затрудняющих мышкование или, попросту, исключаящих возможность добычи полевок из-под снега.

Изучено воздействие гельминтозов желудочно-кишечного тракта на демографические параметры популяции. Экстенсивность и интенсивность инвазии у самцов практически всегда выше, чем у самок. Интенсивность инвазии круглыми гельминтами у самцов с возрастом растет, у самок — снижается, что мы связываем с самолечением самок глистогонными растениями. Зараженность нематодами сокращает долю участвующих в размножении самок и несколько снижает удельную выживаемость животных. Общее токсическое воздействие на хозяина можно охарактеризовать как слабое. Соответственно и роль круглых гельминтов в популяционной динамике хозяина невелика. Интенсивность инвазии нематодами находится в прямой зависимости от численности популяции лисицы, т.е. не оказывает существенного воздействия на популяцию хозяина.

Инвазия цестодами снижает среднее число эмбрионов (плацентарных пятен), значительно сокращает долю размножающихся и очень сильно — удельную выживаемость больных животных. Общую токсичность можно охарактеризовать как сильную. Экстенсивность инвазии находится в обратной зависимости от численности хозяина, т.е. инвазия цестодами способна ограничивать численность. Иными словами, инвазия плоскими гельминтами может выполнять роль биогенного регулятора численности хозяина. Численность лисицы высока при незначительном распространении инвазии в популяции хозяина и снижается по мере увеличения доли зараженных животных.

Негативное воздействие промысла, как дополнительного фактора смертности, несколько сглаживается повышенной репродукцией в ответ на умеренное снижение плотности. Обнаружена стихийно сложившаяся зависимость интенсивности промысла от численности популяции — она похожа на запаздывающую реакцию хищника в системе «хищник–жертва». Интенсивность промысла следует за изменениями численности, но с запаздыванием на год. В результате негативное воздействие промысла снижается на фазах роста и пика численности и усиливается на фазах спада и депрессии.

При анализе внутривидовых параметров выявлены специфические особенности разных когорт. Появляющаяся в годы высокой численности родителей когорта обладает большей продолжительностью жизни и более высокой плодотворностью.

витостью, чем когорта, появляющаяся в годы низкой численности родителей. Высокая плодовитость сохраняется на протяжении всей жизни когорты. В итоге этой когорте свойственна большая репродуктивная ценность, большая общая продукция потомков. Соответственно можно говорить и о большей приспособленности когорты, рожденной при высокой плотности населения родителей. В годы низкой численности родителей рождается когорта с низкой выживаемостью и репродуктивной ценностью. Иными словами, разные начальные условия при рождении приводят к появлению либо долгоживущей и продуктивной, либо малоплодовой, с небольшой продолжительностью жизни когорты. Ранее похожее явление было обнаружено у водяной полевки (Назарова, 1993; Назарова, Евсиков, 2003), которое авторы связывают с материнским эффектом. В стандартных условиях вивария полевок, отловленные в период спада численности, обладали повышенной смертностью и пониженными репродуктивными способностями. Эти свойства сохранялись и в первом поколении от родителей, родившихся в период спада численности.

Несмотря на достаточно мощное действие промысла в период исследований, в популяциях лисицы обнаружен механизм авторегуляции по гипотезе Кристиана и Дэвиса (Christian, Davis, 1964): с ростом численности увеличивается масса надпочечника и снижается доля участвующих в размножении молодых самок. По мере снижения численности масса надпочечника уменьшается и увеличивается доля участвующих в размножении самок. Кроме того, высокая плотность населения (увеличенное число контактов) способствует более раннему началу гона и раннему рождению молодых, что приводит к повышенной смертности молодых в период до начала промысла. Эти зависимости сокращают прирост численности на фазе роста и пика. С другой стороны, они несколько компенсируют снижение плодовитости на фазе спада численности, происходящее за счет действия внешних факторов, путем увеличения доли участвующих в размножении молодых самок, но не способны полностью остановить снижение численности, продолжающееся из-за высокой смертности животных.

Отметим, что у лисицы высокая численность родителей формируется после сочетания благоприятных зимних и летних условий, о которых было сказано выше. Благоприятные погодные условия способствуют сохранению численности родительского поголовья и высокой численности их потомков в первый год жизни. Остаются неясными причины сохранения высоких или низких значений демографических параметров в последующие годы жизни когорт.

Таким образом, по отношению к лисице нельзя сказать, что какая-либо из существующих гипотез регуляции численности действует в «чистом» виде. В таких случаях принято говорить о «полифакторной» природе колебаний. Мощностью воздействия внешних, абиотических и биотических факторов существенно выше каких-то внутренних регуляторных ответов популяции. Внешние факторы выступают триггером, запускающим колебания численности. Внешнее воздействие вызывает неоднозначный ответ популяции лисицы, заключающийся в разнонаправленном изменении демографических параметров.

RED FOX POPULATION DYNAMICS: EXTERNAL INFLUENCE OR INTRAPOPULATION FACTORS?

Korytin N. S.

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

e-mail: nsk@ipae.uran.ru

In order to learn the regularities of population dynamics, we studied the quasi-stationary state of the Red Fox *Vulpes vulpes* population in the Urals and the Trans-Urals for 14 years. We obtained conjugate estimates of survival, specific survival, and fertility of different age classes. In regards to Red Fox, we can speak about the «multiple-factor» nature of the population abundance fluctuations. External factors trigger population fluctuations and cause a complex population response consisting of multidirectional changes in the demographic parameters.

Key words: *population dynamics, Vulpes vulpes, population status.*

ЭКОЛОГИЯ РЕДКИХ ВИДОВ АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА СЕНГИЛЕЕВСКИЕ ГОРЫ

Кривошеев В. А.

Ульяновский государственный педагогический университет, г. Ульяновск, Россия

e-mail: krivosh@list.ru

Приводятся данные по редким видам амфибий и рептилий национального парка «Сенгилеевские горы», общей площадью около 50 тыс. га, который располагается в центральной части Сенгилеевского района Ульяновской области. Западная часть находится на останцах возвышенного плато «Гранное ухо» и «Шиловская шишка», вытянутых вдоль р. Волги. Центральная часть парка расположена на останцах «Сенгилеевских гор» нижнемелового, верхнемелового, третичного и палеогенового возраста. Сложное геологическое строение, разнообразие рельефа и почвенно-эдафических факторов определяют разнообразие растительного и животного мира парка.

Цикл активности амфибий и рептилий, обитающих на территории национального парка, в течение года охватывает 6–7 мес.: с 15–16 апреля по 25–29 октября. Важную роль в регуляции активности амфибий и рептилий играют колебания температуры и влажности, среднегодовое количество осадков, пересеченный рельеф местности с сильным перепадом высот от 40 до 250 м и своеобразный микроклимат в районе обитания батрахо- и герпетофауны. Из низших назем-

ных позвоночных на территории парка нами отмечены: обыкновенный тритон *Lissotriton vulgaris*, гребенчатый тритон *Triturus cristatus*, краснобрюхая жерлянка *Bombina bombina*, обыкновенная чесночница *Pelobates fuscus*, серая жаба *Bufo bufo*, зеленая жаба *Bufo viridis*, травяная лягушка *Rana temporaria*, остромордая лягушка *Rana arvalis*, озерная лягушка *Rana ridibunda*, прудовая лягушка *Rana lessonae*, веретеница ломкая *Anguis fragilis*, прыткая ящерица *Lacerta agilis*, живородящая ящерица *Zootoca vivipara*, обыкновенный уж *Natrix natrix*, обыкновенная медянка *Coronella austriaca*, степная гадюка *Vipera renardi*, обыкновенная гадюка *Vipera berus*; из них травяная лягушка, степная гадюка занесены в Красную книгу Ульяновской области (Кривошеев, 2001, 2002а, 2003, 2004, 2008, 2015).

Гребенчатый тритон, обитающий в национальном парке «Сенгилеевские горы», предпочитает лесные биотопы: нагорные дубравы по рекам Тушенка, Атца, Сенгилейка, Елаурка, Тукшумка, Волга. Его численность по сравнению с обыкновенным тритоном ниже, хотя в широколиственных лесах, расположенных вдоль р. Волги (нагорных дубравах), он также распространен, как и обыкновенный. На зимовку тритоны уходят в конце октября, с зимовки появляются, по нашим наблюдениям, в конце апреля — начале мая при температуре воздуха + 9...+10 °С и температуре воды +6 °С. Через 3–6 сут. тритоны приобретают брачный наряд. После оплодотворения самка откладывает от 80 до 600 яиц (Банников и др., 1977). Мы насчитывали от 80 до 196 яиц. В старице р. Сенгилейка площадью 10 м² нами было зафиксировано 15 особей гребенчатого тритона. По нашим данным, взрослые животные в воде кормятся личинками различных насекомых (комаров, стрекоз и т. д.), водяными жуками, водными моллюсками, на суше — дождевыми червями, гусеницами насекомых и другими наземными беспозвоночными. Нами отмечены зимовки гребенчатого тритона в 4 км северо-западнее с. Лапшанка в ямах с опавшей листвой, в трухлявых березовых и дубовых пнях, а также зимовочное скопление в количестве 45 особей в старых заброшенных землянках.

Травяная лягушка уходит на зимовку в конце сентября–начале октября. Самая последняя встреча лягушки на территории национального парка «Сенгилеевские горы» зарегистрирована нами 28 сентября 2005 г. По нашим наблюдениям, травяные лягушки зимуют в незамерзающих речках, родниках, ручьях с ключевой водой, образуя скопления до 200 особей. В Сенгилеевском районе, в 7 км южнее с. Тушна, было обнаружено зимовочное скопление травяной лягушки в количестве 137 экз. в р. Атца, в омуте на глубине 1.5 м; температура воды составляла +2 °С, общая жесткость 5.8–6 мг-экв./л. Выходят с зимовок раньше всех лягушек в начале или середине апреля, когда в лесу еще лежит снег. Самый ранний выход с зимовки был зарегистрирован 14–17 апреля 1997 г. в окрестностях с. Лапшанка Сенгилеевского района. В 1990, 1995, 1997, 1999, 2004, 2006 гг. выход травяных лягушек был отмечен с 20 по 23 апреля, на пути к нерестовым водоемам у лягушек начинают формироваться пары. Для нереста используют временные лужи, колеи дорог, пруды, старицы, водоемы со стоячей или слабо проточной водой, верхо-

вья малых рек Атцы, Сенгилейки, Елаурки, Лапшанки (Сенгилеевский район). На территории национального парка травяная лягушка тяготеет к сырým биотопам: вблизи родников, на сырых лугах, по берегам болот, стариц, малых рек и озер. В Сенгилеевском районе, в 7 км южнее с. Тушна, численность травяной лягушки на 1 км маршрута составила 35 экз.

Наши встречи с обыкновенной медянкой приходились на время с 10 до 19 ч. Первые встречи были зафиксированы в начале мая (с 5 по 9 число) 1997, 1999, 2004, 2006 гг. На зимовку уходят в конце августа. Зимуют медянки, уходя на глубину ниже промерзания в конце сентября–начале октября. Эти сроки отмечались нами с конца августа до начала сентября в 1985, 1987, 1988, 1989 и 2001 гг. На территории национального парка «Сенгилеевские горы» сеголетки появлялись в конце июля (с 20 по 29 число) в 1988, 1989, 2001, 2004, 2005 гг. Максимальная плотность — 3 экз./га — отмечена нами в Сенгилеевском районе в окр. с. Тушна (1999 г.). В 2015 г. в окрестностях этого же села зафиксирована плотность медянки 4 особи на 1 км маршрута.

На территории Ульяновской области нами зарегистрированы находки степных гадюк как светлой окраски, с хорошо выраженной зигзагообразной полосой темного цвета вдоль хребта, так и совершенно черного цвета (в 2 км северо-западнее пос. Цемзавод, останец «Граное Ухо», Сенгилеевский район, 2001 г.). На зимовку гадюки уходят в конце августа–начале сентября. В эти сроки они были отмечены на территории Сенгилеевского заказника в 1991, 1992, 1994–1998 годы. После зимовки гадюки появляются в конце апреля (с 27 по 30 число) или начале мая (с 1 по 9 число). В эти сроки гадюки были отмечены в 1991, 1992, 1994–1998, 2000, 2001, 2004–2006 гг. на территории заказника. Места зимовок используются одними и теми же змеями несколько лет подряд. Согласно нашим данным, в Сенгилеевском районе (1990 и 2001 гг.) максимальная плотность вида не превышает 4–5 экз./га. Отмечены случаи гибели степных гадюк на дорогах с асфальтовым покрытием (4 особи на 1 км маршрута, окрестности с. Шиловка Сенгилеевского района, май 2014 г.).

ECOLOGY OF RARE SPECIES AMPHIBIANS AND REPTILES IN THE NATIONAL PARK SENGILEEV MOUNTAINS

Krivosheev V. A.

Ulyanovsk State Pedagogical University, Ulyanovsk, Russia

e-mail: krivosheev@list.ru

The data on the rare species of amphibians and reptiles in the National park «Senguileyev Mountains» are presented. Complex geological composition, relief variety, and edaphic factors determine the plant and animal variety in the National park. Of inferior terrestrial vertebrates in National park territory 17 species are registered. There

are detailed ecological descriptions of crested newt (*Triturus cristatus*), smooth snake (*Coronella austriaca*), brown frog (*Rana temporaria*), and steppe viper (*Vipera renardi*); the two latter of them are put down in the Red Book of Ulianovsk region.

Key words: rare species, national park, amphibians, reptiles.

ПОПУЛЯЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ДРЕВОСТОЕВ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ В КОНТРАСТНЫХ ЛЕСОРАСТИТЕЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

Кулагин А. Ю.

Уфимский институт биологии УФИЦ РАН, г. Уфа, Россия

e-mail: coolagin@list.ru

Популяционная экология — направление комплексных исследований, в результате которых на основе изучения биологических, экологических, генетических и адаптационных особенностей видов животных и растений составляется обобщенная характеристика их состояния и продуктивности, что имеет большое значение для разработки различных аспектов экологического прогнозирования (Шварц, 1969, 1976; Кулагин, 1985; Моисеев, 1987; и др.). Вопросы формирования высокопродуктивных и устойчивых лесных насаждений остаются актуальными на протяжении многих десятилетий. Ключевой проблемой в обосновании эффективных мероприятий по лесовосстановлению выступает учет региональных ландшафтно-экологических особенностей, трансформации окружающей среды на фоне природно-климатических изменений и загрязнения окружающей среды в результате добычи полезных ископаемых, их транспортировки, переработки, использования и утилизации отходов (Горчаковский, 1972; Баталов и др., 1986; Кулагин, 1998; Залесов и др., 2001; Smith, 1981; и др.).

Популяционно-экологические подходы к оценке закономерностей роста и формирования древесных насаждений и характеристике насаждений в естественных условиях в целом изучены и успешно применяются на практике. Однако анализ результатов исследований и обобщений свидетельствует о том, что обоснования по лесоводству и лесоведению сделаны на основе экстраполяции и аналогий. Наиболее успешным примером реализации такого подхода выступают работы в области дендрохронологии (Ваганов и др., 1996; Шиятов, 2009; и др.). Следует отметить, что такой подход основан на статистических методах и в целом определяется как вероятностный.

На Южном Урале и в Предуралье в контрастных лесорастительных условиях на протяжении ряда лет выполняются исследования по характеристике особенностей формирования древостоев основных лесообразующих видов древесных

растений. При организации и проведения работ использованы классические подходы лесоведения и лесоводства (Ткаченко, 1955; Сукачев, 1966; Молчанов, 1973; и др.). Выполнение систематических исследований по единой методологии на сети постоянных пробных площадей позволяет получить значительный объем фактического материала и сформировать базу данных на основании результатов прямых наблюдений. Примером эффективности такого подхода служат материалы работы на Талицком стационаре, где в результате многолетних прямых наблюдений изучены особенности возобновления сосняков и успешность естественного возобновления на гарях (Санников, 1992–2012).

Мы проводили работы в водоохранно-защитных лесах Уфимского плато и санитарно-защитных насаждениях промышленных центров (Южный Урал, Предуралье). Водоохранно-защитные широколиственно-хвойные леса защитной полосы Павловского водохранилища (р. Уфа) характеризуются проявлением многолетней почвенной мерзлоты. В этих условиях выполнен анализ динамики основных таксационных показателей более чем за 40-летний период. В условиях отсутствия хозяйственной деятельности за данный период таксационные показатели взрослых древостоев основных хвойных лесообразователей (*Pinus sylvestris*, *Larix sukaczewii*, *Picea obovata*, *Abies sibirica*) изменились незначительно (средний возраст деревьев, диаметр и запас древесины постепенно и планомерно увеличиваются; бонитет не изменяется; полнота и средняя высота варьируют в небольших пределах). Более половины из 44 лет наблюдений у деревьев сосны отмечается средний и высокий урожай шишек (древостой второго яруса характеризуется преимущественно слабыми урожаями или даже их полным отсутствием); у деревьев лиственницы первого яруса преобладают годы со средним урожаем, второго яруса — преимущественно со слабыми урожаями или даже их полным отсутствием; у деревьев ели первого яруса преобладают годы со средним и высоким урожаем, второго яруса — преимущественно с средними и слабыми урожаями. У деревьев пихты первого яруса преобладают годы со слабым и средним урожаем, для второго яруса характерно слабое и полное отсутствие урожаев. В целом урожаев шишек и семян хвойных лесообразователей, несмотря на некоторые колебания по годам, достаточно для обеспечения непрерывности возобновительного процесса под пологом древостоев (подтверждается периодическими учетами естественного возобновления). Это свидетельствует о стабильном состоянии лесных ценозов, незначительной дифференциации древостоев лесообразующих видов и в целом позволяет прогнозировать их успешный рост, состояние и развитие.

В условиях Стерлитамакского промышленного центра в санитарно-защитных насаждениях на сети постоянных пробных площадей проводились систематические исследования на протяжении 35 лет. Отмечается дифференциация древостоев в условиях загрязнения окружающей среды. По относительному жизненному состоянию в насаждениях выделяются здоровые, ослабленные, сильно ослабленные, усыхающие и сухие деревья (использован метод В. А. Алексеева,

1990 с дополнениями). Установлено, что корни «здоровых» деревьев способны поглощать и накапливать большее количество металлов по сравнению с «ослабленными» деревьями. У ослабленных деревьев с увеличением концентрации металлов в корнях повышается содержание металлов и в надземных органах (листьях/хвое и ветвях), что является одной из причин снижения относительного жизненного состояния деревьев. Показана перспективность использования лиственных и хвойных пород (*Betula pendula*, *Populus balsamifera*, *Larix sukaczewii*) в создании санитарно-защитных насаждений в условиях промышленного центра с выраженным полиметаллическим загрязнением окружающей среды.

Гомеостаз древостоев лесобразующих видов (естественные насаждения и лесные культуры) поддерживается посредством дифференциации деревьев. Анализ реакций отдельных деревьев на действие различных экстремальных факторов (природных и техногенных) свидетельствует о реализации комплекса структурно-функциональных адаптивных реакций, направленных на устойчивость ценопопуляций. Популяционно-экологические исследования древостоев лесобразующих видов, основанные на прямых многолетних наблюдениях за ростом, формированием и оценкой динамики изменений состояния и дифференциации древостоев на сети постоянных пробных площадей, определяют корректность теоретических построений и обоснования практических мероприятий по ведению лесного хозяйства в контрастных лесорастительных условиях.

Исследования выполнены с использованием оборудования ЦКП «Агидель».

POPULATION AND ECOLOGICAL ASPECTS DIFFERENTIATION OF TREES FOR FOREST FORMING SPECIES IN CONTRAST FORESTING CONDITIONS

Kulagin A. Yu.

Ufa Institute of Biology UFRC RAS, Ufa, Russia

e-mail: coolagin@list.ru

In forest populations, reactions of individual trees to the action of various extreme factors (natural and man-made) are established. On the basis of long-term observations, it was shown that the implementation of a set of structural and functional adaptations is aimed at ensuring the sustainability of forest cenopopulations. The characteristic of the dynamics of changes in the state and differentiation of tree stands determines the correctness of theoretical constructions and substantiation of practical measures for forest management in contrasting forest growing conditions.

Key words: *population, resistance, extreme factors, differentiation of tree stands.*

АНАЛИЗ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ЕВРАЗИИ (НА ПРИМЕРЕ ПОЛЕВОК РОДА *MYODES*)

Курхинен Ю.^{1,2}, Хляп Л.³, Левых А.⁴, Добролюбов А.⁵, Ивантер Э.⁶,
Бабина С.⁷, Катаев Г.⁸, Козулин В.⁹, Кузнецова И.¹⁰, Куприянова И.¹¹,
Кутенков А.¹², Мергасова Л.¹³, Новикова Т.¹⁴, Оваскайнен О.^{1,15},
Павлов А.¹⁶, Павлова К.¹⁷, Потиха Е.¹⁸, Рогожникова Е.¹⁹, Каменева А.²⁰,
Сивков А.²¹, Хенттонен Х.²², Хуйту О.²², Гашев С.⁴, Якимова А.²³

¹Университет Хельсинки, г. Хельсинки, Финляндия

²Институт леса, Карельский научный центр РАН, г. Петрозаводск, Россия

³Институт экологии и эволюции РАН им. А. Н. Северцова, г. Москва, Россия

⁴Тюменский государственный университет, г. Тюмень, Россия

⁵Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь», г. Пенза,
Россия

⁶Петрозаводский государственный университет, г. Петрозаводск, Россия

⁷Объединенная дирекция государственного природного заповедника «Заповедное
Прибайкалье», г. Иркутск, Россия

⁸Государственный природный заповедник «Лапландский», г. Мончегорск, Россия

⁹Объединенная дирекция Баргузинского государственного природного биосферного
заповедника и Забайкальского национального парка «Заповедное Подлеморье»,
п. Усть-Баргузин, Россия

¹⁰Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

¹¹Печоро-Илычский государственный природный заповедник, п. Якша, Россия

¹²Государственный природный заповедник «Кивач», Республика Карелия,
Кондопожский р-н, п. Кивач, Россия

¹³Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики
им. Н. П. Лаверова РАН, г. Архангельск, Россия

¹⁴Государственный заповедник «Полистовский», Псковская область, Бежаницкий
р-он, п. Бежаницы, Россия

¹⁵Норвежский университет наук и технологий, г. Трондхейм, Норвегия

¹⁶Государственный природный биосферный заповедник «Волжско-Камский»,
Республика Татарстан, Зеленодольский р-он, п. Садовый, Россия

¹⁷Государственный природный заповедник «Зейский», г. Зeya, Россия

¹⁸Государственный природный биосферный заповедник «Сихотэ-Алиньский»
им. К. Г. Абрамова, Приморский край, Тернейский р-он, п. Терней, Россия

¹⁹Государственный природный заповедник «Нургуш», Кировская обл.,
Котельнический р-он, с. Боровка, Россия

²⁰Государственный природный заповедник «Тигирек», г. Барнаул, Россия

²¹Государственный природный заповедник «Пинежский», Архангельская обл.,
Пинежский р-он, п. Пинега, Россия

²²Институт природных ресурсов Финляндии, г. Хельсинки, Финляндия

²³Институт биологии, Карельский научный центр РАН, г. Петрозаводск, Россия

Наиболее актуальны в настоящее время проблемы изучения последствий глобальных изменений климата на экосистемы бореальных лесов, которые в последние десятилетия к тому же подвергаются еще и интенсивному хозяйственному освоению. Как разделить это влияние и изучить оба процесса отдельно, хотя бы на примере некоторых компонентов таежных экосистем? Задача представляется весьма сложной, т. к. эти два глобальных процесса воздействия протекают одновременно. В связи с этим особое значение могут иметь материалы «Летописей природы» заповедных территорий, поскольку рубки леса и антропогенные пожары не влияют на экосистемы, по крайней мере крупных ООПТ. При этом не теряют актуальность и исследования на сериях сукцессионных стадий таежных лесов вне заповедников, тем более если они расположены в природных условиях сходных с заповедниками в ландшафтном отношении и могут служить своеобразными «опытными участками».

Материал собран в ходе восьми лет функционирования международной сети сотрудничества «Eurasian Chronicle of Nature — Large Scale Analysis of Changing Ecosystems» («Летопись природы Евразии: крупномасштабный анализ изменяющихся экосистем»). С самого начала проекта перед нами стояла следующая задача — создание совместной Базы данных массовых учетов животных (млекопитающие, птицы, беспозвоночные), учетов динамики обилия и разнообразия сосудистых растений и грибов, статистики охоты, динамики показателей метеофакторов, структуры лесного покрова и фенологических данных. Участников проекта объединяли в первую очередь общие цели работы, которые подразумевают изучение общих трендов изменений в структуре биома тайги, анализ причин этих изменений, а также совместный анализ глобальных факторов, способных повлиять на биоту бореальных лесов (в том числе последствий изменения климата). Следует подчеркнуть, что участники Сети сотрудничества, объединяя усилия для решения новых масштабных задач, сохраняют при этом свою полную независимость как исследователи и владельцы собственных баз данных. Известно, что на территории биома тайги Евразии имеется немало локалитетов, где собраны уникальные материалы многолетних исследований, в том числе учеты мелких млекопитающих. Исследователи, как правило, успешно обрабатывают собранные в своих регионах материалы. Однако мало работ, где сравнивается динамика численности в разных частях ареала. Это особенно актуально для таких широкоареальных видов, как представители рода лесных полевок *Myodes*, и такой огромной территории, как биом тайги Евразии.

Материал по численности полевок включает около 50 точек многолетних учетов на значительной территории лесной зоны Евразии: от запада Финляндии (побережье Ботнического залива Балтийского моря) до российского побережья Японского моря (Сихотэ-Алиньский заповедник). Методика учетов (учет давил-

ками, канавками, ловчими конусами) преимущественно идентична, особенно на территории России. При сборе и интерпретации материала использован комплекс методов статистической обработки и математического моделирования, позволяющий изучить специфику трендов динамики численности отдельных видов в разных ландшафтных условиях и при разной структуре видовых сообществ. Оценивали возможность выявить влияние климатических изменений на характер динамических процессов в сообществах и популяциях.

**ANALYSIS OF THE LONG-TERM POPULATION DYNAMICS
OF SMALL MAMMALS IN FOREST ECOSYSTEMS OF EURASIA
(ON THE EXAMPLE OF MYODES SPP.)**

Kurhinen J.^{1,2}, Khljap L.³, Levyh A.⁴, Dobroliubov A.⁵, Ivanter E.⁶, Babina S.⁷, Kataev G.⁸, Kozulin V.⁹, Kuznecova I.¹⁰, Kupriyanova I.¹¹, Kutentkov A.¹², Mergasova L.¹³, Novikova N.¹⁴, Ovaskainen O.^{1,15}, Pavlov A.¹⁶, Pavlova K.¹⁷, Potiha E.¹⁸, Rogoznikova E.¹⁹, Kameneva A.²⁰, Sivkov A.²¹, Henttonen H.²², Huitu O.²², Gashev S.⁴, Jakimova A.²³

¹*University of Helsinki, Helsinki, Finland*

²*Forestry Research Institute of Karelian Research Centre RAS, Petrozavodsk, Russia*

³*Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, Russia*

⁴*Tyumen State University, Tyumen, Russia*

⁵*State Nature Reserve "Privolzhsкая lesostep", Penza, Russia*

⁶*Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Russia*

⁷*State Nature Reserve "Zapovednoe Pribajkalje", Irkutsk, Russia*

⁸*Lapland State Nature Reserve, Monchegorsk, Russia*

⁹*Zapovednoje Podlemorje, v. Ust-Barguzin, Russia*

¹⁰*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

¹¹*Pechoro-Ilychskii State Nature Reserve, Yaksha, Russia*

¹²*State Nature Reserve Kivach, Karelia Republic, Kondopoga District, v. Kivach, Russia*

¹³*Federal Center for Integrated Arctic Research, Arkhangelsk, Russia*

¹⁴*Polistovsky State Nature Reserve, Pskov Region, Bezhanitsy distr., v. Bezhanitsy, Russia*

¹⁵*Centre for Biodiversity Dynamics, Department of Biology, Norwegian University of Science and Technology, Trondheim, Norway*

¹⁶*Volzhsko-Kamsky National Nature Biosphere Reserve, Tatarstan Republic, Zelenodolsk distr., v. Sadovy, Russia*

¹⁷*Zeya State Nature Reserve, Zeya, Russia*

¹⁸*Sikhote-Alin State Nature Biosphere Reserve named after K. G. Abramov, Primorsky Krai, Ternei distr., v. Ternei, Russia*

¹⁹*State Nature Reserve «Nurgush», Kirov Region, Kotelnich distr., v. Borovka, Russia*

²⁰*Tigirek State Nature Reserve, Barnaul, Russia*

²¹*Pinezhsky State Nature Reserve, Arkhangelsk Region, Pinega distr., v. Pinega, Russia*

²²*Natural Resources Institute Finland, Helsinki, Finland*

²³*Institute of Biology of Karelian Research Centre RAS, Petrozavodsk, Russia*

We discuss the results of long-term analysis of the population dynamics of small mammals in forest ecosystems of Eurasia on the example of the genus *Myodes*. About 50 accounting points in the forest zone were studied: from the west of Finland to the Russian coast of the Japan Sea. The animal accounting methods were mostly identical. When analyzing and interpreting the collected data, we used methods of statistical processing and mathematical modeling to assess the specificity of the population dynamics trends in different landscape conditions and in species communities with different structure. We also estimated the possibility of identifying the impact of climate change upon the nature of dynamic processes in communities and populations.

Key words: *population dynamics, Voles, Myodes, climate influence.*

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА МЕСТООБИТАНИЙ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX ARANEUS*) В КОНТРАСТНЫХ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ: КОРМОВОЙ АСПЕКТ

Лукьянова Л. Е.¹, Ухова Н. Л.²

¹*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия*

²*Висимский государственный природный биосферный заповедник, г. Кировград, Россия*

e-mail: lukyanova@ipae.uran.ru

Жизнедеятельность мелких насекомоядных животных в природных условиях зависит от влияния комплекса внешних факторов, среди которых кормовой фактор имеет ведущее значение. Землеройки отличаются высоким уровнем метаболизма, примерно в 4 раза более высоким, чем у мелких грызунов, и в несколько десятков раз более интенсивным, чем у крупных млекопитающих, о чем свидетельствует исключительно большое количество потребляемой ими пищи и полная неспособность переносить голодание (Шварц, 1955). Кормовой спектр обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) наиболее широк по сравнению с другими видами рода. Степень кормообеспеченности местообитаний, оцениваемая в значениях биомассы беспозвоночных, потенциальных кормовых объектов мелких насекомоядных, отражается на их биотопическом размещении (Ивантер, 1975; Ивантер, Макаров, 2001). Рацион обыкновенной бурозубки разнообразен, он включает имаго и личинок жесткокрылых, среди которых преобладают жуе-лицы, стафилиниды и щелкуны. Обычны в питании дождевые черви, моллюски, паукообразные, а также двукрылые насекомые (Зайцев и др., 2014). Отсутствие в

литературе данных по оценке местообитаний *S. araneus* с позиции их кормовых характеристик в экологически контрастной среде определило цель данного исследования.

Контрастность биотопических условий на территории Висимского заповедника (Свердловская обл., Средний Урал) – результат существенной трансформации лесных сообществ под воздействием мощного ветровала (1995 г.) и двух последующих пожаров (1998 и 2010 гг.). Исследования проводили в период 2013–2017 гг. на отличающихся по степени нарушенности природными катастрофическими факторами постоянных зоологических пробных площадях в трех биотопах: малонарушенный пихто-ельник высокотравно-папоротниковый, коренной, ненарушенный пожаром березняк вейниково-разнотравный и ветровальный участок, дважды подвергшийся пирогенному воздействию. Отлов животных проводили методом ловушко-линий. В каждом биотопе размещали 50 ловушек на расстоянии 5 м, вокруг каждой ловушки в квадрате площадью 10 м² проводили количественное описание параметров микросреды (в августе 2013 г. и повторно в 2017 г.). Кормообеспеченность местообитаний оценивали по значениям показателя общего обилия потенциальных кормовых объектов обыкновенной бурозубки — представителей почвенно-подстилочных беспозвоночных, добытых с помощью методов почвенных проб и ловушек. Статистическая обработка собранного материала проведена методами множественного регрессионного, дисперсионного и дискриминантного анализа с использованием пакета прикладных программ Statistica 6.0.

Трансформация лесных сообществ, вызванная воздействием природных катастрофических факторов, привела к существенным изменениям в структуре микроместообитаний мелких млекопитающих. Дискриминантный анализ переменных, характеризующих защитные условия среды обитания обыкновенной бурозубки, выявил статистически высоко значимые различия между тремя биотопами по результатам описаний в 2013 и 2017 гг. (Δ Уилкса = 0.26, $F = 13.38$, $p < 0.001$ и Δ Уилкса = 0.16, $F = 19.85$, $p < 0.001$ соответственно). Основные различия проявились вдоль первой канонической оси, наибольший вклад в дискриминацию среды биотопов внесли такие микросредовые характеристики, как площадь покрытия участков мхом, кустарником, подростом древесных пород и стволами деревьев. Множественный регрессионный анализ не выявил тесной связи особей *S. araneus* со средой микроместообитаний. Статистически значимая связь локальной численности бурозубок с площадью покрытия микроучастков валежом найдена лишь в наиболее нарушенном биотопе ($\beta = 0.36$, $p < 0.05$).

Многолетняя динамика показателя численности обыкновенной бурозубки во всех местообитаниях характеризовалась синхронностью и отличалась уровнем значений. Общее обилие беспозвоночных за многолетний период изменялось асинхронно и не имело значительных биотопических различий. «Стабильность» данного показателя в экологически контрастной среде может быть объяснена с позиции «принципа компенсации» или возмещения недостающих элементов по-

средством формирования заменяющих структур, что является одним из фундаментальных свойств биологических систем (Чернов, 2008). В целом сообщество беспозвоночных животных в нарушенных условиях среды сохраняет устойчивость за счет перераспределения по численности видов, входящих в его состав. Дисперсионный анализ показателей обилия отдельных групп почвенно-подстилочных беспозвоночных выявил статистически значимые биотопические и межгодовые отличия.

С помощью дискриминантного анализа выделены группы потенциальных кормовых объектов обыкновенной бурозубки, вносящие наибольший вклад в биотопические различия в разные годы. В 2013 и 2016 гг. это были жужелицы, представители семейства Carabidae, численность которых была наиболее высокой в дважды пирогенно нарушенном ветровальном биотопе, значения стандартизированного коэффициента дискриминации (c_d) составили 0.76 и 0.66 соответственно (Δ Уилкса = 0.28, $F = 4.33$, $p < 0.001$). В 2014 г. биотопические отличия определяли два многочисленных семейства малощетинковых червей — дождевые черви (Lumbricidae) и энхитреиды (Enchytraeidae), значения c_d равнялись 0.51 и 0.81 соответственно (Δ Уилкса = 0.35, $F = 4.16$, $p < 0.001$). В 2015 г. наибольший вклад в дискриминацию внесли представители отряда двукрылых насекомых (Diptera), $c_d = 0.51$ (Δ Уилкса = 0.41, $F = 2.76$, $p < 0.001$). В 2017 г. биотопические отличия определяло семейство Enchytraeidae, $c_d = 0.64$ (Δ Уилкса = 0.29, $F = 4.26$, $p < 0.001$). Выявлена положительная тесная связь обилия *S. araneus* во всех биотопах с их кормообеспеченностью в предыдущем году, коэффициент корреляции достигал значений 0.8–0.9. Существенно эта зависимость проявилась в 2014 г., когда население бурозубок в трех местообитаниях было наиболее многочисленным за исследуемый период, а предыдущий 2013 г. отличался высокой численностью беспозвоночных.

Таким образом, кормообеспеченность биотопов (общее обилие беспозвоночных животных) является устойчивой многолетней характеристикой, отражающей состояние кормовой базы обыкновенной бурозубки, что обеспечивается за счет численного перераспределения разных групп почвенно-подстилочных беспозвоночных и отражается в целом на обилии *S. araneus* в экологически контрастных условиях среды на заповедной территории Среднего Урала.

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института экологии растений и животных УрО РАН и Висимского государственного природного биосферного заповедника.

ECOLOGICAL ESTIMATION OF COMMON SHREW (*SOEX ARANEUS*) HABITATS IN CONTRAST ENVIRONMENTAL CONDITIONS: FOOD ASPECT

Lukyanova L. E.¹, Ukhova N. L.²

¹Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia

²*Visim State Biosphere Reserve, Kirovgrad, Russia*
e-mail: *lukyanova@ipae.uran.ru*

We studied food characteristics of common shrew habitats in ecologically contrasting environment. The food availability of biotopes was assessed by the values of total abundance of soil-litter invertebrates — the food objects of *S. araneus*. The positive relationship between the abundance of common shrew in all biotopes with their food availability in the previous year was revealed. This indicator is the stable long-term characteristic due to the numerical repartition of different groups of invertebrates. Our results reflects the condition of the food availability of common shrew habitats.

Key words: *common shrew, soil-litter invertebrates, food availability, ecologically contrast biotope.*

ИЗМЕНЕНИЕ ПОПУЛЯЦИИ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ

Малышева О. Д.¹, Малышева К. Д.², Малышев И. Д.³

¹*Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург, Россия*

²*Институт наук о Земле СПбГУ, г. Санкт-Петербург, Россия*

³*Федеральное агентство лесного хозяйства «РОСЛЕСИНФОРГ»,
г. Санкт-Петербург, Россия*

e-mail: *odma@list.ru*

Если сравнить данные лесоустройства 70-х годов прошлого века с современными, то оказывается, что происходит смена главных лесообразующих пород на большей части территории Северо-Запада России. Вокруг крупных городов и промышленных центров мы наблюдаем замену сосняков ельниками. Например, вокруг г. Санкт-Петербурга смена пород наблюдается в радиусе около 100–120 км. Очень часто можно видеть, что верхний полог представлен сосной 3,4,5-го класса возраста, а подрост — елью. В некоторых местах этот процесс уже завершился: ельники полностью сменили сосняки. При этом происходит смена не только главных лесообразующих пород, но и смена большинства видов флоры и фауны, в частности меняется состав рыжих лесных муравьев.

В данном регионе *F. polyctena* является типичным обитателем сосняков, а *F. aquilonia* — ельников. Процесс распространения ели ухудшает условия обитания *F. polyctena* (Малышев и др., 2018): они не переносят сильного и полного затенения. Муравейники погибают постепенно. Затемненные гнезда переселяются на более освещенные места. Но количество этих мест для организации муравейника край-

не ограниченно: муравейник не может располагаться как на открытом месте при полном освещении, так и в полном затенении. Он должен быть на хорошо дренированном месте и, как правило, на месте старого пня, чтобы на месте разрушения гнезда (например, кабаном) часть ядра гнезда все-таки осталась целой. Таким образом, численность *F. polystena* сокращается, но при этом мы наблюдаем расселение *F. aquilonia*, которые занимают еще не покинутые ослабевшие гнезда *F. polystena*. В начале они обитают вместе, но не смешиваются, т. е. одна дорога — для *F. aquilonia*, а другая — для *F. polystena*. При этом общегнездовые работы выполняются совместно.

Через несколько (3–5) лет наблюдается смешение видов, и трудно обнаружить особей, представляющих чисто *F. polystena* или *F. aquilonia*. При этом численность особей в гнездах понижается примерно на порядок, а общая численность рыжих лесных муравьев более чем на два порядка. При этом происходит аналогичное снижение численности чешуекрылых и пилильчиков — большей частью они исчезают полностью, хотя известно, они являются главным источником белкового питания этих видов муравьев.

В настоящее время чистые линии рыжих лесных муравьев встречаются в незатронутых деградацией лесных биоценозах. При смене сосняков ельниками происходит обеднение биоценозов (Гусев, Римский-Корсаков, 1951). Известно, что на сосне обитает около 70 видов фито- и ксилофагов в данной зоне, а иногда и до 120. У ели этот список на порядок меньше. Кроме того, почки сосны в зимнее время являются источником питания лесных куриных, а луб сосны — лося. Как известно, сосна образует светлохвойные таежные формации, т. е. под ее пологом имеется развитый напочвенный покров, в котором часто преобладают ягодники: брусника, черника, малина и земляника — в зависимости от типов леса, чего не наблюдается в ельниках. Следовательно, происходит деградация не только рыжих лесных муравьев, но и всего биоценоза в целом.

CHANGE IN THE WOOD ANT POPULATION IN THE NORTHWEST OF RUSSIA

Malysheva O. D.¹, Malysheva K. D.², Malyshev I. D.³

¹Zoological Institute of RAS, Saint-Petersburg, Russia

²Institute of Earth Sciences Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russia

³Federal forestry agency «ROSLESINFORG», Saint-Petersburg, Russia

e-mail: odma@list.ru

The change of the main forest-forming tree species in the northwest of Russia causes a replacement of some wood ant species with others. The nests of mixed species built in the process of replacement are less numerous and less productive.

Key words: wood ants, population, northwest of Russia.

ПОТЕПЛЕНИЕ КЛИМАТА В ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ И ДИНАМИКА АРЕАЛОВ ПТИЦ КАК ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ОТВЕТ НА ИЗМЕНЕНИЯ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

Мельников Ю. И.

*Байкальский музей Иркутского научного центра, Иркутская обл., п. Листвянка,
Россия*

e-mail: yumel48@mail.ru

Вся первая половина XX столетия относится климатологами к позднеледниковью (Мухина и др., 1965). В это время на территории СССР были выделены четыре крупных региона, объединенных единством атмосферных процессов, четко отражающихся на приземной температуре воздуха (Афанасьев, 1967). Восточная Сибирь является одним из таких регионов. Данный период отличался достаточно сильным похолоданием, которое было связано с ростом ледового покрова Северного Ледовитого океана (Леви и др., 2013). В связи с этим климат региона не мог быть теплым. Наблюдалось смещение северных границ ареалов многих групп птиц в более южные районы Якутии и Восточной Сибири (Мельников, 2019).

Текущее потепление климата становится хорошо заметным во второй половине XX столетия. Оно охватило всю планету, в Северном полушарии составило в среднем $0.7\text{ }^{\circ}\text{C}/100\text{ лет}$. Потепление протекает неравномерно, разные регионы в зависимости от характера подстилающей поверхности (горы или равнины) сильно различаются по степени его выраженности. Выделено несколько крупных регионов, где приземная температура воздуха была значительно выше средней по Северному полушарию (Жеребцов и др., 2011, 2013). В Восточной Сибири средняя приземная температура воздуха в конце XX и начале XXI столетий, по сравнению с предыдущим периодом была выше на $1.9\text{ }^{\circ}\text{C}/100\text{ лет}$ (Шимараев, Старыгина, 2010; Жеребцов и др., 2011, 2013; Латышева и др., 2011, 2013; Бережных и др., 2012; Обязов, 2012; Кочугова, 2015), т. е. она была в 2.7 раза выше средней по Северному полушарию Земли.

Реакция птиц на такой уровень потепления должна быть хорошо выражена. Действительно, по сравнению с прилежащими регионами в Восточной Сибири обнаружено очень много новых видов птиц, ранее здесь не отмечавшихся. В Предбайкалье, котловине оз. Байкал и Забайкалье регистрируется от 84 до 95 новых видов птиц, основу которых составляют залетные виды, преимущественно использующие для гнездования влажные местообитания (Мельников, 2016, 2017, 2018; Мельников и др., 2018). Их появление здесь обусловлено массовыми выселениями из пустынных и степных регионов Центральной Азии, охваченной крупными засухами в начале второй половины XX столетия (Кошеленко,

1983; Леви и др., 2003; Мельников, 2009), а затем формированием здесь длительного маловодного периода (Мельников, 2007, 2009, 2010; Бережных и др., 2012; Обязов, 2012).

Характерно, что основная часть новых видов птиц очень редко достигает высокой численности. Обычно встречаются одиночные особи, пары и небольшие группы их 3–5 особей. Для некоторых из них в Восточной Сибири отмечается эпизодическое гнездование. И лишь у 5–7 видов численность временами может заметно увеличиваться в результате концентрации на узловых участках пролета и гнездования. Как правило, очень высокое обилие характерно только для немногих узкоспециализированных птиц, обычно ихтиофагов или инсектофагов, в массе переселяющихся к северу из южных участков ареалов в результате резкого осушения территории: серая цапля *Ardea cinerea*, большой баклан *Phalacrocorax carbo*, белошекая *Chlidonias hybrida*, черная *Ch. nigra* и белокрылая *Ch. leucopterus* крачки, чомга *Podiceps cristatus* и др. (Мельников, 1977, 2004, 2007, 2009, 2010; Мельников, Гагина-Скалон, 2016).

В то же время многочисленные и обычные виды околотовных и водоплавающих птиц могут почти полностью покидать прежние места гнездования и перемещаться на другие, как правило, более северные участки ареалов. В зависимости от динамики климата для них являются обычными перемещения юг-север-юг, что ранее было хорошо показано для западных регионов России (Кривенко, 1991; Кривенко, Виноградов, 2008). Основная причина перемещений заключается в том, что эти птицы осваивают интразональные местообитания, встречающиеся во всех природных зонах и горных поясах. Именно поэтому для них характерны очень обширные ареалы и достаточно частая смена мест гнездования, обычно обусловленная сукцессионными процессами на водоемах разных природных зон, вызванными периодическими изменениями уровней обводненности южных районов гнездовых ареалов. Для исконно степных и пустынных видов птиц более характерны перемещения в пределах своей природной зоны, и только очень незначительная их часть перемещается к северной границе (Мельников, 2017, 2018).

Таким образом, для околотовных и водоплавающих птиц характерна динамичная пространственная структура (Мельников, 1981, 2009). Сильные изменения их ареалов наблюдаются на границах климатических циклов не ниже векового уровня, но, как правило, они наиболее характерны для границ циклов многовековых уровней, т.е. продолжительностью в 1500–2000 лет и более (Кривенко, 1991; Мельников, 2009). Формирование пространственной структуры является результатом сложных форм поведения особей разных популяций, на основе которых формируются тип освоения пространства и специфический механизм адаптации на популяционно-видовом уровне. Ареалы данной группы птиц постоянно пульсируют в зависимости от сложившейся климатической ситуации. В настоящее время уже уверенно выделяются малые внутривековые (7–14 лет), большие внутривековые (35–40 лет, иногда 19–22 года) и вековые (80–120 лет) климатические циклы. И только долговременные тренды многовековых климатических циклов

могут определять однонаправленные смещения границ их ареалов далеко к северу или югу. В то же время даже в пределах многовековых климатических циклов динамика ареалов околоводных и водоплавающих птиц имеет циклический характер, определяя периодическую смену их смещений по типу север-юг-север. Возможно, данная закономерность свойственна и птицам, характерным для конкретных природных зон, но данный вопрос требует дальнейших более глубоких и длительных исследований.

CLIMATE WARMING IN EASTERN SIBERIA AND THE DYNAMICS OF BIRD SPECIES RANGES AS A POPULATION RESPONSE TO CHANGES IN THE ENVIRONMENT

Mel'nikov Yu. I.

*Baikal Museum of the Irkutsk Scientific Center, Irkutsk Region, s. Listvyanka, Russia
e-mail: yumel48@mail.ru*

The reaction of birds to the current warming in Eastern Siberia is well expressed. In comparison with the adjacent regions, we found many new bird species not recorded here before. Within centuries-long climatic cycles, the dynamics of the ranges of semiaquatic birds and waterfowl has a cyclic character determining periodic changes of their transitions by the type north — south — north.

Key words: *warming, Eastern Siberia, semi-aquatic birds, waterfowl, species range.*

АНАЛИЗ РЕЖИМОВ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ НАСЕКОМЫХ ПРИ ПЛОТНОСТНО ЗАВИСИМОЙ РЕГУЛЯЦИИ С ЗАПАЗДЫВАНИЕМ: МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ И ЧИСЛЕННЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТЫ

Неверова Г. П.^{1, 2, 3}, Фрисман Е. Я.²

¹*Институт автоматизации и процессов управления, г. Владивосток, Россия*

²*Институт комплексного анализа региональных проблем, г. Биробиджан, Россия*

³*Дальневосточный Федеральный Университет, г. Владивосток, Россия*

e-mail: galina.nev@gmail.com

Исследованию динамики численности популяций насекомых посвящено большое количество работ: от отдельных научных статей до объемных монографий. Интерес к данному объекту обусловлен тем, что многие виды насекомых имеют годовой

жизненный цикл, что позволяет использовать модели с перекрывающимися поколениями, и сложную флуктуирующую динамику вплоть до «вспышек» численности. Также не маловажную роль играют многочисленные ряды данных по динамике разных видов насекомых, накопленные научным сообществом за годы исследований.

Модель Морана-Рикера с запаздыванием весьма успешно применяется к описанию и анализу динамики насекомых. В частности, в некоторых работах (Sadykova, Nedorezov, 2013; Nedorezov, Sadykova, 2015) эта модель при различных значениях лага была применена для описания динамики численности листовёртки листовенничной (*Zeiraphera diniana*). Основное внимание в подобных исследованиях, как правило, уделяется оценке качественных и количественных показателей, характеризующих качество аппроксимации эмпирических данных модельными. При этом возможности математического моделирования для анализа динамики реальных популяций используются не в полной мере. Однако экстраполяция некоторых особенностей динамического поведения модели на реальные объекты может объяснить ряд явлений, наблюдаемых в природе. В частности, модель Рикера-Морана с запаздыванием обладает весьма богатым спектром динамических режимов. Более того, в этой системе наблюдается явление мультирежимности, когда при одних и тех же значениях демографических параметров популяция демонстрирует различные типы динамики — либо стабильную, либо периодическую, либо хаотическую. Данное явление позволяет объяснить и выявить смену наблюдаемого динамического режима, вызванную вариацией текущей численности популяции.

В данной работе модель Морана-Рикера с различным значением лага использована для описания динамики серой листовенничной листовёртки (*Zeiraphera griseana*), еловой листовёртки-иглоеда (*Epinotia tedella*), совки сосновой (*Panolis flammea*) и пяденицы сосновой (*Bupalus piniaria*). Данные по численности насекомых имеются в свободном доступе в Интернете (*The Global Population Dynamics Database*). Анализ соответствия между эмпирическими временными рядами и модельными траекториями проведен на основе стандартной методики. Среди моделей с разным значением лага предпочтение отдавалось той, у которой значение критерия Акаике было наименьшим. Показано, что модель Морана-Рикера с запаздыванием удовлетворительно описывает динамику рассматриваемых видов насекомых: описывает характер динамики популяций и улавливает вспышки численности.

Таким образом, показано, что для анализа и описания динамики реальных популяций, помимо проверки точечной оценки модели на адекватность и соответствие реальному объекту, необходимо дополнительное исследование возможных динамических режимов модели, соседствующих с найденной точечной оценкой. Изучение данного аспекта позволяет идентифицировать динамические режимы, между которыми возможны переходы. В частности, показано, что найденные точечные оценки демографических параметров, соответствующие динамике реальных популяций, располагаются в области квазипериодических колебаний и, как правило, соседствуют с другим динамическим режимом. Следовательно, вариация демографических параметров, например, в результате эволюции может привести к смене динамического режима. Более того, в случае сосуществования нескольких динамических режимов

смена может произойти из-за изменения величины текущей численности популяции, вызванной, в частности, влиянием факторов внешней среды.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект № 18–04–00073_a) и Программы фундаментальных исследований РАН «Приоритетные научные исследования в интересах комплексного развития Дальневосточного отделения РАН» (проект № 18–5–051).

DYNAMICS MODE ANALYSIS OF INSECT POPULATION SIZE UNDER DENSITY DEPENDENT REGULATION WITH DELAY: MATHEMATICAL MODELING AND SIMULATION

Neverova G. P.^{1,2,3}, Frisman E. Ya.²

¹*Institute for Automation and Control Processes FEB RAS, Vladivostok, Russia*

²*Institute of Complex Analysis of Regional Problem FEB RAS, Birobidzhan, Russia*

³*Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russia*

e-mail: galina.nev@gmail.com

A discrete-time model for “predator-prey” system is presented. The model describes the dynamics of Arctic Fox and rodent community and takes into account life cycle seasonality. Each species has an age structure which was represented by two stages. Interacting species can exhibit either stationary community or variety of complex fluctuations. Prey dynamics, as a rule, determines the dynamics of predator — fluctuations in prey population lead to similar fluctuations in predator or predator demographic parameters can match stable or irregular dynamic mode.

Key words: *population dynamics, age structure, Lotka-Volterra model, Arctic Fox, rodents.*

НЕСТАНДАРТНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МНОГОПЕРЕМЕННЫХ СТАТИСТИЧЕСКИХ ТЕХНИК В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Нохрин Д. Ю.

*Уральский федеральный аграрный научно-исследовательский центр УрО РАН,
г. Челябинск, Россия*

e-mail: nokhrin8@mail.ru

Многопеременные техники статистического анализа прочно вошли в практику экологических исследований, а некоторые из них даже зародились или стали популярными именно благодаря работе ученых разных экологических школ. Наш

опыт показывает, что спектр их использования может быть расширен нестандартными приемами, из которых выделим следующие.

1. Использование ординационных техник на малых выборках. Современное аналитическое оборудование позволяет относительно легко и быстро определять большое число показателей в пробе. Вместе с тем сам способ получения проб претерпел мало изменений за века исследовательской практики и связан обычно с трудоемкими экспедиционными работами. В результате многие массивы данных в экологии имеют плоскую структуру: малое число объектов в строках при большом числе показателей в колонках. Большинство литературных источников не рекомендуют использовать для анализа этих массивов такие традиционные многомерные техники, как анализ главных компонент, факторный анализ или анализ соответствий. Однако практический опыт авторов многочисленных публикаций и собственных изысканий свидетельствует о высокой информативности попыток такого анализа. В особенности это относится к случаям анализа таких консервативных сред, как почва, донные отложения (ДО) водоемов, снеговой покров в природных и техногенных градиентах. В качестве примера в докладе рассматриваются данные по микроэлементному составу ДО ряда уральских водохранилищ. Также для анализа плоских данных может быть использована популярная в хемометрии регрессионная техника частных наименьших квадратов (Partial least squares regression, PLS).

2. Многомерный анализ опубликованных табличных данных. Как показывает практика, многие авторы публикаций далеко не всегда умеют извлечь из своих данных всю важную информацию. При этом сами статьи часто содержат весьма объемный табличный материал оригинальных данных или средних значений, который также может быть проанализирован с получением новых и самостоятельных выводов. Для этого возможно использовать отдельные таблицы, а также объединять несколько таблиц с добавлением индикаторных переменных (вид, пол, возраст, локалитет). В качестве примеров приведен анализ таблиц из публикаций по микроэлементному составу ДО водоемов и тканей рыб.

3. Оцифровка возрастных состояний. Формирование морфологических и функциональных структур организма в ходе онтогенеза протекает неравномерно и обычно нелинейно. Вместе с тем выделение однородных возрастных состояний по комплексу признаков необходимо как для понимания и моделирования онтогенеза, так и для оценки гомеостаза развития в различных экологических условиях. Наш опыт показывает, что большой комплекс проблем может быть успешно решен с помощью статистической техники оптимального шкалирования (ОШ), основанной на преобразовании Джифи (Gifi transformation) и доступной в пакете SPSS (метод CATPCA) и программно-статистической среде R (пакет homals). Приведены примеры оцифровки возраста у рыб и полевок (собственные и опубликованные данные) по комплексу различных признаков.

4. Обнаружение качественных изменений по комплексу количественных признаков. Закон перехода количественных изменений в качественные, берущий начало в диалектике Гегеля, считается всеобщим законом развития природы, материального мира, а также человеческого общества и мышления. Вместе с тем

границы таких переходов не всегда очевидны, способы их визуализации не разработаны. Анализ многочисленных графиков оцифровки количественных признаков, полученных техникой ОШ, показал, что часто они имеют ступенчатую структуру, где линии подъема графика соответствуют динамике или индивидуальным особенностям в рамках данного уровня биологической изменчивости, а выходы на плато указывают на достижение новых устойчивых качественных состояний. Такие графики могут быть использованы для визуализации и установления границ перехода количественных изменений в качественные. Приведены примеры оцифровки возраста, микроэлементного состава растений и тканей рыб.

5. Использование «многомерного шума» (МШ). Многомерные техники используются обычно для редукции данных с обобщением. При этом основное внимание исследователей направлено на интерпретацию латентных переменных (главные компоненты, факторы, оси, размерности) и показатели, давшие на них максимальную нагрузку. Вместе с тем необъясненная изменчивость, остающаяся после выражения и снятия эффектов главных обобщающих переменных (обычно это сильные факторы и хорошо зарегулированные процессы), может представлять самостоятельный интерес. Обнаружение такого МШ возможно с помощью техник ОШ и анализа избыточности (Redundancy analysis, RDA). На примере микроэлементного состава тканей рыб показана возможность использования МШ для выявления ксенобиотиков в экологических исследованиях.

6. Корреляционная адаптометрия (КА) — направление в отечественной биологии, медицине и биоинформатике, изучающее формирование связей в биологических системах и их изменение при действии стрессирующих факторов. Главным показателем в КА выступает вес корреляционного графа (ВКГ) — сумма абсолютных значений коэффициентов корреляции между всеми анализируемыми показателями. С ростом адаптационных затрат в популяции в ответ на стресс ВКГ обычно увеличивается и может быть использован в качестве интегральной меры стресса. Методология КА практически не используется экологами; также не разработаны методы статистического сравнения ВКГ в популяциях. На примере КА микроэлементного состава тканей рыб показано, что для сравнения ВКГ в популяциях может быть использован дисперсионный анализ на псевдозначениях техники складного ножа.

NON-STANDARD USE OF MULTIVARIATE STATISTICAL TECHNIQUES IN ECOLOGICAL STUDIES

Nokhrin D. Yu.

Ural Federal Agrarian Scientific Research Centre UB RAS, Chelyabinsk, Russia

e-mail: nokhrin8@mail.ru

We suggest the existing but still rarely used in ecology techniques of multivariate statistical analysis for the solution of specific environmental problems. We discuss

examples of using the methods of partial least square regression analysis (PLS-analysis), optimal scaling (OS), redundancy analysis (RDA), correlation adaptometry and other methods in ecology.

Key words: ecology, multivariate statistics, PLS, RDA, correlation adaptometry.

ОБИЛИЕ И БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (LIPOTYPHIA, RODENTIA) В МАЛОЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЕ

Петров А. Н., Быховец Н. М.

Институт биологии, Коми Научный центр УрО РАН, г. Сыктывкар, Россия

e-mail: tpetrov@ib.komisc.ru

Malozemelskaya Tundra is large region of European Subarctic; its small mammals fauna and diversity are little-studied, as their abundance specific features as territorial distribution of animals in different landscape elements (Pechora Delta..., 2000; Petrov, 2007; Pokrovsky et al., 2014).

Field investigations were proved on the Western Shore of Korovinskaya Guba (in Pechora River Delta), between Sedooy-Yakha and Sengry-Yakha rivers (Nenets Autonomous District, Russia, N 68°20'2" E 53°18'15") in August-September 2015 and 2016. The purpose of works was estimation of small mammals' population background diversity on territories of planned oil and gas field development. Animal accounting was made by trap-lines method, with mouse-traps and trapping cones. Total trap-night amount was about 5000; 405 small mammals were trapped. 30 exemplars were separated out of predators food debris. 8 species of small mammals were registered: 5 of Rodents – *Dicrostonyx torquatus*, *Microtus oeconomus*, *Myodes glareolus*, *Arvicola terrestris*, *Sicista betulina*; 3 of Lipotyphla – *Sorex araneus*, *Sorex caecutiens*, *Sorex minutus*. Besides them, *Ondatra zibethicus* was registered in predators' food debris.

Species of the Taiga faunistic complex were dominant — *Myodes glareolus*, *Microtus oeconomus*, *Sicista betulina*, *Sorex araneus* and *Sorex caecutiens* (totally 89.9%). The wide-spread species (*Arvicola terrestris* and *Sorex minutus*) were on the second position (8.4%). Only one species belonged to the Tundra faunistic complex — *Dicrostonyx torquatus* (1.7%).

In total animals amount 56.5% are Lipotyphla and 43.5% are Rodentia; there are 7 background species. 3 species are dominants: *S. araneus* (49.9%), *M. glareolus* (21.2%) and *M. oeconomus* (17.0%). All the rest species are secondary (less than 10%). Forest species, as *S. minutus*, and Taiga complex species, as *M. glareolus*, *M. oeconomus*, *S. betulina*, *S. caecutiens* and *S. araneus*, are prevalent in faunistic composition (75%) and in

population (96.1%). Amongst typical taiga species most abundant are *S. araneus* (56%) and *M. oeconomus* (25%); this is 88.1% of total animals number.

All species of this list have Palaearctic origin, including ones, whose contemporary area is out of Palaearctic boundaries (i. e. *Microtus oeconomus* — arctoboreal species of holarctic distribution). Origin center of typical tundra species (lemmings) is in Siberian part of their contemporary area. Most species of the Taiga faunistic complex (eastern palaearctic and trans-palaearctic species) also are including in Siberian faunistic group. European species — *M. glareolus*, *S. betulina*, *A. terrestris*, *S. araneus* and *S. minutus* — generally have west-palaearctic distribution. One species — *M. oeconomus* — is classified as «trans-palaearctic species», but its relative connections and centre of origin are not yet known. In total species list it has about 12%. Thus, most significant in our data massive are 2 species groups — European and Siberian faunistic elements.

Biotopic distribution of small mammals showed that specific diversity was increasing in the row: typical tundra (3 species) — anthropogenic secondary grass communities (5 species) — intrazonal willow-stands near streams and on hill slopes (5 species) — willow-dwarf birch tundra (6 species) — complex grass-lichen-moss swamps (7 species).

Small mammals' community in investigation territory had poor specific diversity. 3 species were most dominant on abundance. Polyzonal and forest rodent and insectivorous species with high ecological plasticity and associated mostly to intrazonal landscape elements were dominant in population. Territorial distribution of small mammals was relatively even in medium moisturized microhabitats with well developed three layers of vegetation and high projective cover — in sedge-willow and dwarf birch tundra and willow sticks on the lower parts of slopes, on complex swamps boundaries and meadows near streams.

As a conclusion, small mammals' fauna of Malozemelskaya tundra is characterized by complexity and heterogeneity of its composition with extremely poor specific diversity. Due all this, biotopic small mammals complexes in this region are not alike as zonal tundra as typical taiga ones. Together with complexity of faunistic elements, mixed composition of different ecologically specialized groups is most evident. Totally in population dominants are polyzonal, eurytopic, ecologically plastic species of rodents and shrews — *M. oeconomus*, *M. glareolus*, *S. araneus* and *S. minutus*, more common in intrazonal landscape elements. Points of our boreal shrew species findings — *S. caecutiens* and *S. minutus* — are located on 120 km northwards from area boundaries known before in Malozemelskaya tundra for these species. The fact of typical forest species (*M. glareolus*) domination in tundra rodents populations is registered in first time for territories of East-European and Euro-Asian tundra. Bank vole was distributed and was marked in all investigated biotopes except typical moss-lichen placore tundra. Number of typical tundra species — lemmings — was low.

The work was supported by State Project «Distribution, systematics and spatial organization of fauna and animals population in taiga and tundra landscapes and ecosystems at the Northeast European Russia» № AAAA-A17-117112850235-2.

SMALL MAMMALS (LIPOTYPHILA, RODENTIA) ABUNDANCE AND BIOTOPIC DISTRIBUTION IN MALOZEMELSKAYA TUNDRA

Petrov A. N., Bykhovets N. M.

Institute of Biology Komi SC UB RAS, Syktyvkar, Russia

e-mail: *tpetrov@ib.komisc.ru*

It was studied small mammals (rodents and insectivores) abundance and biotopic distribution in Malozemelskaya tundra in the area of Korovinskaya Guba (Pechora river left bank, NAO). The small mammals' community in the study area was characterized by low species richness with numbers domination of three species — poly-zonal and sylvatic, ecologically plastic species of rodents and insectivores generally confined to intra-zonal elements of landscape.

Key words: *small mammals, Malozemelskaya tundra, biotopic diversity.*

МОНИТОРИНГ РЕДКИХ ВИДОВ В ЗАПОВЕДНИКЕ «СТОЛБЫ»: КАЛИПСО ЛУКОВИЧНАЯ *CALYPSO BULBOSA* (L.)

Полянская Д. Ю.

Государственный природный заповедник «Столбы», г. Красноярск, Россия

e-mail: *Donation333@Yandex.ru*

На территории заповедника «Столбы» на юге Красноярского края распространено около 150 видов растений, подлежащих особой охране. Среди них — неморальные реликты и реликты ледникового времени, а также эндемики Алтае-Саянской области и Приенисейских степей, 51 вид занесен в Красные книги РФ и Красноярского края, 29% составляют представители семейства орхидных (Orchidaceae).

Одним из наиболее редких для территории видов является калипсо луковичная (*Calypso bulbosa*) (Красная книга РФ, 2008; Красная книга Красноярского края, 2012). Ее эколого-биоморфологические характеристики хорошо известны (Лукс, 1961; Askerman, 1981; Boyden, 1982; Вахрамеева и др., 1991; Блинова, 2006, 2010; Вахрамеева, 2014; Быченко, 2008; и др.). Популяционные исследования *C. bulbosa* проводились в разных частях его ареала: на северо-западе (Блинова, 2006; Чупракова, 2012; Сусллова, 2015; Дровнина и др., 2016; Пучнина, 20017); на Среднем Урале (Блинова, 2006); в Иркутской области и Республике Бурятия (Быченко, 2008); в восточном Забайкалье (Андриевская, 2009). Наши исследования по выявлению характера распространения и эколого-биологических особенностей *C. bulbosa* на

территории, имеющей статус особой охраны в течение 90 лет, могут быть интересны в плане популяционно-экологических изысканий вида в целом.

Первые находки *C. bulbosa* на территории заповедника датируются 1948 г. В дальнейшем исследования данного вида ограничивались фиксацией его мест произрастания (1980, 2000 гг.). В результате маршрутного обследования территории в 2017 и 2018 гг. в начальный этап вегетационного периода обнаружены новые для заповедника местонахождения вида (Полянская, 2018).

В основу работы положен метод маршрутных учетов и постоянных площадей (ПП) с закладкой учетных микроплощадок (1 м²) (Толмачев, 1959). Для выявления эколого-ценотической приуроченности вида на площадях и учетных площадках по стандартным методикам (Методика..., 1938; Полевая..., 1972) проводились геоботанические описания. Численность учитывали в период массового цветения — за 1 условную особь принимали 1 надземный побег (Пучнина, 2017). При изучении онтогенетического состояния учитывались лишь особи, которые имели надземный лист. Их разносили в группы по размеру листовой пластинки и наличию цветков.

В целях мониторинга за ценопопуляциями (ЦП) на территории заповедника заложены три ПП. Две (ПП № 1а и № 1б) располагались на северо-восточном макросклоне, на левой надпойменной террасе руч. Весёлого, левого притока Базаихи, в 200 м от кордона Долгуша:

№ 1а. Площадь 100 м², 8 микроплощадок (на 5 из 8 произрастает *C. bulbosa*). Располагается в ельнике зеленомошно-мелкотравно-таежном (6Е2П2Б+С) с участием осочки на террасе в долине руч. Веселого. Отмечается обилие замшелого валежа, наличие подлеска, общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 65–70%. Доминанты живого напочвенного покрова — *Carex macrourea*, *Oxalis acetosella*, *Equisetum pratense*; общее число видов — 40.

№ 1б. Площадь 350 м², 6 микроплощадок (на 5 из 6 произрастает *C. bulbosa*). Располагается в ельнике зеленомошно-мелкотравно-таежном (8Е1Б1П) на приручейной террасе руч. Веселого; минимальное количество валежа; присутствует подлесок; общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 55–60%. Виды-доминанты — *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Cerastium pauciflorum*, *Carex macrourea* — единично, небольшими группами; общее число видов — 36.

ПП № 2 заложена на юго-западном макросклоне, на второй надпойменной террасе р. Маны, в 100 метрах от кор. Кандалак вниз по течению реки: площадь 100 м², 10 микро-площадок (на 6 из 10 произрастает *C. bulbosa*). Располагается в ельнике мелкотравно-зеленомошно-осочковом (4Е3С3П+Б, пихта во II ярусе). Минимум валежа; присутствует подлесок; общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 50–60%. Доминанты — *Carex macrourea*, *Pyrola rotundifolia*, *Oxalis acetosella*, *Orthilia secunda* и некоторые другие; общее число видов — 39.

Все три ЦП немногочисленны. Наибольшее количество особей *C. bulbosa* в популяции № 2 — 94 шт.; ЦП 1а — 50 шт.; ЦП 1б — 33 шт. Вид имеет диффузно-групповое распределение по площадкам, отдельные группы состоят из разновозрастных особей. Доля цветущих особей ЦП № 1а — 34%, № 1б — 46%, № 2 — 21%.

Вегетация *C. bulbosa* начинается со схода снега, который в 2017–2018 гг. приходился на 15–20 апреля. Цветение, наступающее в начале вегетационного периода, в 2017 г. было в первой половине мая, в 2018 г. — в начале июня. Созревание семян и отрастание нового листа в 2018 г. закончилось к 6 сентября.

На территории заповедника *C. bulbosa* произрастает в темнохвойно-таежных зеленомошно-мелкотравных и светлохвойно-мелколиственных зеленомошных фитоценозах, нередко возле известковых выходов, реже в мертвопокровных и осочково-разнотравных фитоценозах, по обочинам старых дорог. В основном все обнаруженные местообитания вида удалены от участков с постоянной рекреационной нагрузкой и хозяйственной деятельностью, а также от мест, в недавнем прошлом пройденных пожарами. Ценопопуляции вида на территории малочисленны. Самая крупная из известных приурочена к долине р. Маны.

MONITORING OF RARE SPECIES IN THE «STOLBY» RESERVE: OAKES (*CALYPSO BULBOSA* (L.)).

Polyanskaya D. Yu.

State Nature Reserve “Stolby”, Krasnoyarsk, Russia

e-mail: Donation333@Yandex.ru

The results of monitoring of three cenopopulations of *Calypso bulbosa* in the Stolby nature reserve in the South of Krasnoyarsk region are discussed. All cenopopulations are small, and the distribution of individuals is of a diffuse-group; the proportion of flowering individuals varied 21–46%. *Calypso bulbosa* habitats are remote from areas with constant recreational load and economic activity.

Key words: *Calypso bulbosa*, monitoring, cenopopulation, Krasnoyarsk region.

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОХОТНИЧЬИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЕВРЕЙСКОЙ АВТОНОМНОЙ ОБЛАСТИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ГОРИМОСТИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Ревуцкая О. Л., Глаголев В. А., Фетисов Д. М.

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
г. Биробиджан, Россия

e-mail: oksana-rev@mail.ru

Изучение пространственно-временной динамики животных является важной задачей в решении вопросов оценки ресурсного потенциала региона, радио-

нального использования и охраны биологических ресурсов. Цель данной работы — выявление закономерностей пространственного распределения охотничьих видов млекопитающих на территории Еврейской автономной области (ЕАО) в зависимости от горимости растительности.

В качестве объектов исследования выступили следующие виды охотничьих животных: лось (*Alces alces*), изюбрь (*Cervus elaphus xanthopygus*), кабан (*Sus scrofa*), косуля (*Capreolus pygargus*), белка (*Sciurus vulgaris*), соболь (*Martes zibellina*) и лиса (*Vulpes vulpes*). Основным источником информации о численности и плотности охотничьих млекопитающих были материалы годовых отчетов по зимним маршрутным учетам государственными службами, отвечающими за охрану и использование объектов животного мира в ЕАО (Охотхозяйственный реестр..., 2015). Анализировали данные учетов охотничьих млекопитающих, обитающих на территории охотничьих хозяйств «Сутара», «Ирбис», «Диана», «А. Н. Ларик» Областного общества охотников и рыболовов (ООиР) по административным районам ЕАО, Хабаровского государственного общества охотников и рыболовов (ХГООиР), общедоступных охотничьих угодий Октябрьского района, а также особо охраняемых природных территорий (ООПТ): государственных природных заказников областного значения «Шухи-Поктой», «Журавлиный», «Ульдуры» и «Чурки», государственного природного заповедника «Бастак» и кластера «Забеловский».

Для изучения горимости растительности была проанализирована информация о пожарах на территории ЕАО, детектированных по снимкам с космического аппарата TERRA за 5 лет (2010–2014 гг.) (данные дистанционного зондирования пожаров растительности представлены на сайте ФГУ «Авиалесоохрана» Федерального агентства лесного хозяйства <http://aviales.ru>). Оперативно-территориальными единицами расчета и анализа плотности животного населения выступили охотничьи хозяйства и ООПТ ЕАО. Для них были рассчитаны показатели, характеризующие фактическую горимость, включая частоту пожаров, горимость, среднюю площадь пожара (Софронов, Волокитина, 1990). Для изучения горимости категорий растительности (лес, луга и болота, сельскохозяйственные земли) была использована карта-схема, полученная в результате дешифрирования космических снимков среднего пространственного разрешения (30 м) 2012 г. со спутника Landsat 7 сенсора ETM+, находящихся в свободном доступе на сервере Американской геологической службы (Ревуцкая, Фетисов, 2015). Для выявления связи между пространственным размещением животных и показателями горимости применяли корреляционный и регрессионный анализы.

В западной, горной, части ЕАО наблюдается наибольшая плотность лося, изюбря, кабана, белки и соболя. Так, наибольшие плотности населения изюбря (в среднем 2.3 особи на 1 тыс. га) и кабана (в среднем 3.1 особи на 1 тыс. га) отмечаются на территориях заказников «Ульдуры», «Шухи-Поктой», «Чурки» (для изюбря), «Журавлиный» (для кабана), заповедника «Бастак» и охотничьего хозяйства «Диана»; лося (в среднем 3.7 особи на 10 тыс. га) — в охотхозяйствах «Су-

тара» и «Диана»; белки (в среднем 10.3 особей на 1 тыс. га) и соболя (в среднем 3.8 особи на 1 тыс. га) — в охотхозяйствах «Сутара», «Диана», «Ирбис», заказнике «Шухи-Поктой» (для белки) и заповеднике «Бастак» (для соболя). Наибольшие плотности косули отмечаются на территории заказника «Ульдуры» (в среднем 10.6 особи на 1 тыс. га), занимающего экотонное положение между горной и равнинной частями автономии.

Наибольшая горимость наблюдается в основном в пределах речных долин и на равнинных участках в юго-восточной части области. Анализ возгораний на расположенных здесь территориях хозяйств и ООПТ показал, что пожары преобладают как по частоте, так и площади. Повышенная горимость обусловлена большей освоенностью территории, сочетанием равнинного и горного рельефов и преобладанием растительности I и II класса пирологической устойчивости (Дорошенко, Коган, 2008). При этом плотности населения лося, кабана, изюбря, соболя и белки в пределах восточной зоны снижаются, а в некоторых хозяйствах данные виды отсутствуют. Одновременно с этим плотность лисы, наоборот, увеличивается. Так, наибольшая плотность лисиц (около 8 особей на 10 тыс. га) наблюдается в охотничьих хозяйствах ХГООиР, «Ларик» и Октябрьского ООиР.

Статистически подтверждено, что максимальные плотности населения популяций изюбря, кабана, соболя и белки в 2012 г. наблюдались в тех охотничьих хозяйствах и ООПТ, на территории которых отмечалась наименьшая горимость в предыдущий год. На территории тех хозяйств, где были зарегистрированы значительные площади пожаров, плотность копытных и пушных зверей на следующий год снижалась. Для изюбря и кабана обратная связь прослеживается с горимостью растительности в весенне-летний и осенний периоды. Причем обратная корреляция плотности кабана и изюбря отмечается как с лесными, так и нелесными пожарами. Выявлена значимая обратная связь между плотностью населения соболя и белки и лесными пожарами в весенне-летний период, которые возникают в апреле-июне (с максимумом в мае) во время размножения копытных и пушных зверей. В результате животные гибнут или меняют станции обитания. Вместе с тем масштабные осенние травяные пожары могут приводить к уничтожению кормовой базы, в частности для копытных, в результате чего животные перекочевывают в другие места обитания. Для популяции лисицы, в отличие от рассмотренных видов, выявлена положительная связь плотности населения с горимостью лесов в весенне-летние и осенние периоды предыдущих лет (Ревуцкая и др., 2018).

Работа выполнена в рамках государственного задания Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, а также при частичной финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований РАН «Приоритетных научных исследований в интересах комплексного развития Дальневосточного отделения РАН» (проекты № 18-5-051, 18-5-013).

SPATIAL DISTRIBUTION OF HUNTING MAMMALS IN JEWISH AUTONOMOUS REGION DEPENDING ON FIRE FREQUENCY

Revutskaya O. L., Glagolev V. A., Fetisov D. M.

Institute for Complex Analysis of Regional Problems FEB RAS, Birobidzhan, Russia

e-mail: oksana-rev@mail.ru

The regularities of spatial distribution of hunting mammals of the Jewish Autonomous region (EAO) depending on the burning regime were studied. It was confirmed statistically that the highest population density of deer, wild boar, sable and squirrel is observed in hunting farms and protected areas with the least burning in the previous year. A significant negative effect of sable density and wildfires in spring and summer on squirrel density was revealed.

Key words: *hunting mammals, protected areas, wildfire.*

ЭНДОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ В РАЗВИТИИ СТАРЫХ НАСАЖДЕНИЙ СОСНЫ

Рогозин М. В.

*Пермский государственный национальный исследовательский университет,
г. Пермь, Россия*

e-mail: rog-mikhail@yandex.ru

Цель исследований — выяснить, насколько эффективно дерево «распорядилось» доставшейся ему индивидуальной площадью питания. Вопрос имеет два уровня решения — на уровне индивидуальных (в микроценозах) и на уровне коллективных (макроценозах) взаимодействий в древостоях. Последний уровень изучен и воплощен в таблицах хода роста насаждений Г. С. Разина, но по микроценозам сведений мало. Между тем именно через них лесоводы регулируют площадь питания и общую густоту древостоев рубками ухода.

Нам удалось обнаружить хорошо сохранившийся 184-летний массив сосны I класса бонитета в кв. 61 Нижне-Курьинского участкового лесничества Пермского городского лесничества. Все живые (735 шт.) и отпавшие за последние 60 лет деревья (330 шт.) на площади 2.2 га мы нанесли на план в масштабе 1:100 с точностью $\pm 0.10-0.35$ м и оцифровали в программе ArcMap. Далее карту механически разбили на 216 площадок размером 10×10 м, т. е. на некие условные микроценозы, а также на пробные площадки размером от 0.04 до 0.36 га и посмотрели, как фак-

тор густоты, определяющий конкуренцию между деревьями, влияет на диаметр деревьев на уровне микро- и макроценозов.

На уровне микроценозов применяли три метода: метод ближнего соседа, метод индивидуальных полигонов питания у 40 модельных деревьев и метод механической разбивки территории на 216 площадок размером 10×10 м. На уровне макроценозов (древостоев) применяли пробные площади от 0.09 до 0.55 га, на которые разбивали данный массив.

Оказалось, что при разделении массива на 4 пробные площади размером по 0.55 га при естественной флуктуации густоты от 369 до 315 шт./га средние диаметры повысились от 39.4 до 43.8 см, а полнота возросла от 0.80 до 1.01. Лучшие показатели имела пробная площадь с малой густотой. На 18 пробных площадях размером 0.12 га естественные флуктуации густоты в 120–170 лет повлияли на средний диаметр сосны на них в 184 года с силой в среднем 47.3%. При такой силе конкуренция между деревьями в макроценозах в целом является одним из главных факторов, влияющих на размер деревьев.

Однако в микроценозах картина оказалась иной. Поставленный от лесных селекционеров вопрос *о силе влияния* площади питания дерева на его рост (на фенотип) позволил нам, отвечая на него, исследовать влияние ряда независимых переменных величин: густоты, площади питания и расстояния между деревьями в полигонах питания. Сила влияния густоты микроценозов при анализе 216 площадок размером 0.01 га оказалась в среднем около 10%, что в 3 раза слабее, чем, по литературным данным, влияет их генотип.

В структуре древостоя 40.4% деревьев растут в биогруппах, где расстояния между ними в 2 раза ближе (2.7 м и менее), чем в среднем по древостою (5.4 м). При этом неожиданно для нас в этом древостое с высокой полнотой до 25–30% территории (!) занимают прогаины и окна, где расстояния между деревьями достигают 8.7–14.0 м. Оказалось также, что деревья-соседи взаимно влияют на размеры друг друга: крупное дерево влияет на малое с корреляцией $r = 0.52 \pm 0.037$, т. е. при увеличении диаметра крупного дерева в паре его сосед также увеличивает диаметр, а при уменьшении — снижает. Это указывает на толерантность и партнерство деревьев в отличие от конкуренции, которая должна приводить, наоборот, к рассогласованию их роста. Подобные корреляции в контроле, т. е. в случайных парах деревьев, оказались недостоверны.

Из этого следует, что при выращивании леса усилия должны быть направлены на создание комфортных условий для деревьев-лидеров, имеющих лучшие генотипы, которые успешно реализуют себя как поодиночке, так и в составе био-групп. Этот вывод позволяет иначе расставить акценты в лесоводстве. Поэтому, понимая его важность, мы и проверяли его перекрестно тремя методами.

Наконец, у деревьев-соседей обнаружено действие всеобщего закона «Золотой пропорции» (1.618), имеющего место в отношениях площадей сечений больших деревьев к малым, равное 1.643 ± 0.063 . Близость к ней указывает на биологическую константу, определяющую устойчивость структуры, а также на верное направление исследований. Толерантность деревьев-соседей, вероятно, дополни-

тельно скрепляет структуру в единое целое и не дает ценопопуляции разрушаться из-за внутренней конкуренции, обеспечивая гомеостаз. Подобное явление отмечал В. М. Горячев (1999) при исследовании биогрупп в структуре девственных елово-пихтовых насаждений на Урале.

Однако новизну исследований определяют и новые возникающие вопросы. Один из них состоит в том, что если в микроценозах на долю установленного влияния площади питания приходится 10%, а на генотип 30%, то 60% влияния приходится на неизвестные факторы. И здесь мало поможет «примерка» моделей регулярной, случайной или групповой структуры насаждений, методов точечных полей и областей доминирования в работах П. Я. Грабарник и А. Н. Борисова. Модели эти не объясняют причин образования столь разных структур, считая их «случайными». Но если окна и прогалины на 25–30% площади образуются «случайно», затем еще 40% деревьев и тоже «случайно» растут в биогруппах, а на неизвестные факторы, влияющие на размер отдельного дерева, приходится 60% (!) влияния, то тогда и применение указанных моделей древостоев лишено смысла.

На наш взгляд, представление о том, что же делать с прежней «идеологемой конкуренции» при наличии указанных фактов, можно образно представить в виде того, что произошло бы, если конкуренция между деревьями-соседями была бы не такой слабой, как мы установили, а *очень сильной*. Тогда бы деревья, «победив» в конкурентной борьбе своих соседей, располагались в большинстве случаев поодиночке, и все они были бы крупные. Но этого нет. Следовательно, «логические» модели конкуренции между деревьями следует отбросить и выстраивать модели роста древостоев на реально установленных фактах.

Перспективы исследований видятся в изучении факторов образования биогрупп и прогалин, включая взаимодействие генотип — среда, литологию и неотектонику, в молодняках и средневозрастных насаждениях, где в период пика полноты разворачивается основная драма их развития с образованием по-прежнему непонятных для нас структур.

ENDOGENOUS FACTORS IN THE DEVELOPMENT OF OLD PLANTING OF PINE

Rogozin M. V.

Perm State National Research University, Perm, Russia

e-mail: rog-mikhail@yandex.ru

In 184-year-old pine forest of the first class of bonitet with completeness 0.91–0.95 on the area of 2 hectares all trees put on the plan. 216 microcensus determined the effect of the density, and throughout the tree stand, the influence of the feeding area and the distances between the trees on the average diameter of the trees was calculated. It was found that the neighboring trees affect the size of each other: large affects small with a

correlation of $r = 0.52 \pm 0.037$, indicating their tolerance and partnership. The average ratio of squares of cross-sections of large trees to small was equal to 1.643 ± 0.063 , which is statistically identical to the Golden proportion 1.618 and indicates the presence of the biological constants and the stability of the structure of the coenosis.

Key words: *tree stand, structure, close neighbors, tolerance.*

**ВЛИЯНИЕ ЗАГРЯЗНЕНИЯ НЕРЕСТОВЫХ ВОДОЕМОВ
НА РЕПРОДУКТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ
ЛЯГУШКИ *RANA DYBOWSKII* GUENTER, 1876
(ВЛАДИВОСТОК, РОССИЯ)**

Родина Э. Е.

Дальневосточный федеральный университет, г. Владивосток, Россия

e-mail: rodinaava@gmail.com

Земноводные в течение своей жизни привязаны к конкретной территории, что позволяет отследить длительное воздействие антропогенных факторов на их организм и сообщества (Вершинин, 1995). При этом одним из лимитирующих факторов для них является отсутствие подходящих для нереста водоемов и биотопов (Ручин, 2005). Развитие любого города предполагает искусственную трансформацию его биогеоценозов. В г. Владивостоке, несмотря на сильное антропогенное загрязнение биотопов, на его отдельных участках амфибии еще встречаются (Маслова, 2016). Объектом нашего исследования стала дальневосточная лягушка *Rana dybowskii*, одна из изолированных популяций которой обитает в северной части города на территории жилой застройки и техногенной зоны, которые граничат с лесопарком. Исследования проводили в течение двух лет — с марта по август 2017–2018 гг. на трех модельных нерестовых водоемах (№ 1–3), расположенных на расстоянии около 400 м друг от друга. Они представляли собой небольшие бочажки техногенно-фрагментированных горных ручейков площадью от 4.5 м² до 16.9 м², были загрязнены в разной степени бытовым мусором и имели подток свежей воды из подземных ключей. Других видов амфибий на данных водоемах отмечено не было.

В весенний и летний период 2017 г. были проведены органолептические, физико-химические и микробиологические анализы воды, которые показали для всех водоемов перманганатную окисляемость выше нормы в 5 раз и завышенное количество микроорганизмов (коли-фагов, общих колиформных и термотолерантных колиформных бактерий). При этом для всех водоемов было отмечено активное нерестовое поведение *R. dybowskii*, сходное с таковым для природных биотопов юга Приморья (Кузьмин, 2005). Начало икрометания приходилось на 4–6 апреля, пик — на 10–22 апреля, завершение — 3–19 мая. Численность лягушек

в нерестовых водоемах была от 0.06 особи до 1.7 на 1 м², в природных водоемах — 2.6–11.0 (Кузьмин, 2005), количество кладок — от 5.9 до 11.3 на 1 м².

Площадь покрытия мусором на водоемах варьировала от 5 до 70%. Отмечена прямая корреляция между количеством кладок и уровнем загрязнения. Так, на водоеме № 1 в 2017 г., при замусоренности в 30% были отложены 104 кладки (8.18 на 1 м²), а в 2018 г. при покрытии мусором более 70% площадей — 51 (11.3 на 1 м²).

Аномалий в развитии кладок и головастиков, что часто отмечается в зоне производств (Вершинин, 1997), нами не было отмечено. Возможно, бытовое загрязнение не наносит такого ущерба, как промышленное. Отмечено более медленное развитие икры в модельных водоемах — от 15 (№ 3) до 35 (№ 1) и 36 (№ 2) дней при норме 3–18 дней (Кузьмин, 2005). Полагаем, что это связано с постоянным подтоком ключевой воды и, как следствие, низкой температурой (2–12 °С).

Таким образом, *R. dybowskii* проявляет высокую экологическую пластичность, используя для размножения водоемы со значительным уровнем бытового загрязнения. Большую роль в сохранении этого вида на фрагментарных участках города играет наличие убежищ и кормовой базы (в прилегающей лесополосе) и связь нерестовых водоемов с горными ключами.

EFFECT OF POLLUTION IN SPAWNING WATERBODIES ON THE REPRODUCTIVE BEHAVIOR OF DYBOWSKI'S FROG *RANA DYBOWSKII*

Rodina E. E.

Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russia

e-mail: rodinaava@gmail.com

We present data on reproductive behavior of Dybowski's Frog *Rana dybowskii* living in polluted waterbodies in the northern part of Vladivostok along with the results of the analysis of occurring deviations in comparison with natural biotopes.

Key words: *Rana dybowskii*, population, reproductive behavior, waterbody pollution.

СМЕНЯЕМОСТЬ ТИГРОВ (*PANTHERA TIGRIS* L., 1758) В ЛАЗОВСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ И НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ «ЗОВ ТИГРА»

Салькина Г. П.¹, Поддубная Н. Я.², Колесников В. С.¹, Колчин С. А.³

¹Объединённая дирекция Лазовского государственного заповедника
им. Л. Г. Капланова и национального парка «Зов тигра», с. Лазо, Россия

²Череповецкий государственный университет, г. Череповец, Россия

³*Институт водных и экологических проблем ДВО РАН г. Хабаровск, Россия*

e-mail: tpsrus@mail.ru

Чтобы отследить судьбу отдельных особей и изучить сменяемость и выживаемость тигров, мы использовали цифровые автоматические камеры наблюдения за животными. Особей идентифицировали по уникальному для каждого тигра узору полос и пятен на теле.

Фоторегистрацию тигров проводили в Лазовском заповеднике (площадь 1210 км²) и национальном парке «Зов тигра» (площадь 83 343 км²), а также в непосредственной близости от этих резерватов. Заповедник и парк расположены на юго-востоке горной системы Сихотэ-Алинь. В заповеднике фоторегистрацию тигров проводили в 2011–2018 гг., а в национальном парке — в 2015–2018 гг. Камеры устанавливали в местах наиболее вероятного прохождения тигров — напротив деревьев и скал, являющихся маркировочными объектами хищника. Аппараты работали в основном с декабря по май. В период фотоучетов — с февраля по апрель — фотоловушки устанавливали с плотностью 1 камера или 1 фотоловушка (2 камеры) на 50 км² или немного чаще (Karanth et al., 2002; Салькина и др., 2017). В некоторых скрытых от людей местах аппараты стояли круглогодично.

На территории исследований по фотографиям были идентифицированы 57 взрослых и полувзрослых тигров (полувзрослых тигров трудно отличить от взрослых, поэтому эти две категории особей объединили в одну возрастную группу), и 37 тигрят возрастом не старше года, часть из которых перешли в старшие возрастные группы. Не всех тигрят удается регистрировать, т.к. они обитают на ограниченной территории и не все из них фотографируются камерами, даже если выводок проходит мимо них. Только в течение года фиксировали 46% особей популяции (размер которой устанавливали другими методами), 2 года — 25%, 3 и 4 года — по 12% и 8 лет — по 5% особей соответственно.

Очевидно, что не все тигры, посещающие в течение года заповедник и парк, могут фиксироваться фотоловушками, т.к. в бесснежный период используется небольшое количество камер, и вероятность фоторегистрации хищников зависит от мест расположения камер. Поэтому количество тигров, которые посещали заповедник и парк (особенно внутрипопуляционные мигранты), скорее всего, недооценено.

Тигры приступают к самостоятельной жизни в возрасте 20–22 месяца (Юдин, Юдина, 2009). По размерам тела тигрята хорошо отличаются от взрослых до годовалого возраста. На второй год жизни они попадают в разряд полувзрослых. В эту же категорию могут попасть особи, которые не были сфотографированы в раннем возрасте (родились в заповеднике и парке, но не попали в камеры или родились за их пределами). Есть сведения, что на родительских участках обитания или вблизи них тигры могут оставаться и на третий год жизни, затем иногда формируя свои собственные участки (Салькина, 1993; Салькина и др., 2015; Керли и др., 2017). Таким образом, в долю взрослых и полувзрослых особей, которых регистрировали от 1 до

3 лет, могут попадать как мигрирующие тигры, так и местные молодые возрастом до 3 лет. В эту категорию попадают также оседлые особи, которые исчезли по каким-то причинам. Только 3 тигров (2 самки и самец) регистрировали в заповеднике более 8 лет. По имеющимся сведениям, их фотографировали с 2008 г. (Керли и др., 2017).

В связи с тем, что молодые могут оставаться на родительских участках обитания 2 года, иногда 3, можно принять, что особи, которых фиксировали более 2 лет, являются оседлыми. Таких особей было 29% от общего количества.

В природе тигры могут доживать до 19 лет (Юдин, Юдина, 2009). В заповеднике 3 особей отмечали 11 лет, возможно, они жили здесь и ранее. Их участки обитания выходят на побережье Японского моря. Самец использовал около половины территории заповедника. Самки, в отличие от тигриц не заповедной территории, почти каждые два года приносят потомство. Все это свидетельствует о том, что их контакты с людьми случаются реже, чем у тигров, участки обитания которых не выходят к морю. И, следовательно, шансы погибнуть от рук браконьеров у последних выше. Участки обитания всех тигров в той или иной степени выходят за пределы резерватов.

Территорию заповедника могут использовать еще как минимум 8–9 оседлых тигров и жить продолжительное время, территорию парка могут использовать 8 оседлых особей. За 4 года наблюдений здесь отмечали только 4 особи. Несмотря на частую сменяемость большинства особей, в заповеднике численность взрослых и полувзрослых тигров остается стабильной, воспроизводство поддерживается на высоком уровне, а в парке численность снижается.

Очевидно, что исчезновение большинства оседлых тигров связано с их смертью (Салькина, 2010). На территории заповедника гибель тигров отмечали редко. Чаще такие случаи фиксировали на незаповедной территории района. С 1947 г. по 2009 г. по вине человека в Лазовском районе погибло 79% из 56 тигров, причём половина из них от рук браконьеров (Салькина, 2010). С 2008 г. по 2018 г. в районе погибли 6 тигров: один из них утонул, другие стали жертвами браконьеров. Экспертиза показала, что утонувший хищник и два убитых обитали в заповеднике.

С 1999 г. по 2007 г. на Дальнем Востоке РФ были конфискованы следующие дериваты тигра: 32 шкуры, 30 комплектов костей, 2 черепа, 8 лап и др. (Ляпустин и др., 2007). Погибли явно более 30 особей. Анализ данных средств массовой информации показал, что только в 2017–2018 гг. в Приморском крае конфискованы дериваты как минимум 32 тигров, 2 хищника найдены погибшими по вине браконьеров (Купчинская, 2018; Лапкина, 2018; Лукьянова, 2018; Свинова, 2018; и др.). Изъятие частей тела тигра у населения увеличилось после изменения Уголовного кодекса РФ, согласно которому незаконными являются не только добыча тигра, но и приобретение, хранение, перевозка и продажа хищника, его частей и производных.

Частота сменяемости особей в группировках тигров в Лазовском заповеднике и национальном парке «Зов тигра» носит неестественный характер. Частую сменяемость мы связываем с браконьерством в отношении тигров на неохранных территориях и, следовательно, с недостаточной его охраной за пределами заповедника.

**TURNOVER OF INDIVIDUALS IN THE TIGER POPULATION
(*PANTHERA TIGRIS* L., 1758) OF THE LAZOVSKI NATURE RESERVE
AND NATIONAL PARK “CALL OF THE TIGER”**

Salkina G. P.¹, Poddubnaya N. Ya.², Kolesnikov V. S.¹, Kolchin S. A.³

¹*United Directorate Lazovsky State Nature Reserve and the National Park “Call of the Tiger”, Lazo, Russia*

²*Cherepovets State University, Cherepovets, Russia*

³*Institute for Water and Environmental Problems, Khabarovsk, Russia*

e-mail: tpsrus@mail.ru

To trace the fate of separate individuals and to research the alternativeness and survival of tigers in Lasovski nature reserve and National park «Call of a tiger» we used digital automatic cameras of observation for animals. There was the attempt to study the migrations of animals taking into account their demographic structure. It is established that the frequency of individuals alteration is of unnatural character, that is related to poaching in unguarded territories beyond the bounds of the natural reserve.

Key words: *guarded territory, tiger, photoregistration, migrations.*

**РЕЗУЛЬТАТЫ ИНТРОДУКЦИИ И ЭКОЛОГИЯ ЛЕСНОГО БИЗОНА
В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ**

Сафронов В. М.¹, Сметанин Р. Н.²

¹*Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск, Россия*

²*Дирекция биологических ресурсов и ООПТ МОП РС (Я), г. Якутск, Россия*

e-mail: vmsafronov28@gmail.com

Современный лесной бизон (*Bison bison athabascae*) относится к азиатско-канадской ветви, которая сформировалась на северо-востоке Азии в вюрмское время и проникла в Северную Америку после исчезновения покровного оледенения (Флеров, 1979). Родство с азиатскими раннеголоценовыми бизонами и приспособленность к холодному климату позволяют считать эту форму пригодной для восстановления ареала Bison в Восточной Сибири.

Первая партия канадских лесных бизонов переселена в Центральную Якутию из национального парка «Элк-Айленд» в апреле 2006 г. Она включала 30 молодых бизонов (15 самцов и 15 самок), родившихся в 2004 и 2005 гг. Весной 2011 и 2013 г. из этого парка переселили еще по 30 телят 2010 и 2012 гг. рождения (по 20 самок и 10 самцов). Бизоны первой партии, ставшие племенным стадом, находятся в питомнике «Усть-Буотама» (123 га) в долине Лены. Остальные интродуценты из Канады

и все местные поколения в возрасте от 1 года содержатся в питомнике «Тымпынай» (292 га) в бассейне среднего течения р. Синяя. В летний период бизоны пасутся на естественных огороженных пастбищах, зимой подкармливаются сеном, сенажом и комбикормом. В отдельных загонах их содержали на подснежных кормах, без подкормки. В ноябре 2017 г. и июле 2018 г. в питомнике «Тымпынай», расположенном в природном парке «Сиинэ» (1470 тыс. га), были впервые выпущены на волю две группы бизонов по 30 голов. За прошедшее время они распространились по территории в пределах 25 км, у части животных сохраняется тяготение к питомнику.

Флора питомников включает 150 видов сосудистых растений. В кормах бизонов выявлено более 100 видов. В состав питания в целом по разным типам лугов входят осоки (51.8–52.8%), злаки (25.8–56.2%), разнотравье (10.3–37.5%) и бобовые (6.3–6.9%). Веточные корма поедаются мало. В Канаде соотношение основных групп кормов в рационе бизонов следующее: осоки (55.8–60.6%), злаки (15.9–23.6%), разнотравье (5.8–13.7%) и кустарники (9.5–10.3%) (Gates et al., 2010).

Прослежена степень воздействия бизонов на растительный покров при разных уровнях плотности. В питомнике «Усть-Буотама» с относительно постоянным поголовьем (32–37 экз.) в первые годы при площади 39.6 га (до 1.2 га/особь) выедалось за лето 73% зеленой массы, при расширении ограждений до 92 га (2.5–2.9 га/особь) — 25–30%, при дальнейшем увеличении до 123 га (3.3–3.8 га/особь) — 10–15% травостоя. В питомнике «Тымпынай» рост поголовья (от 6 экз. в 2009 г. до 150 экз. в 2017 г.) опережал темпы расширения вольеров в связи с завозом молодняка со стороны. При площади 101 га и небольшом поголовье (до 16.6 га/особь) степень изъятия фитомассы была малозаметной, при площади 292 га и увеличении числа бизонов (1.9 га/особь) она возросла до 20–25%, местами — до 42%, что выше допустимого уровня (25%, Strong, Gates, 2009). После выпуска 60 бизонов на свободу баланс потребления и урожайности кормов в этом питомнике нормализовался, что предусмотрено в технологии их дальнейшего содержания и репатриации.

В целом за прошедший период бизоны проявили способность к нагулу при сравнительно небольших пастбищных ресурсах. Коэффициент переваримости при потреблении луговой травы, рассчитанный по содержанию лигнина в кормах и фекалиях, составлял в среднем 52.0%. Суточное потребление корма равнялось 9.4–11.7 кг/особь в сухом весе (без учета телят-сеголеток). Обменная энергия определена с применением метода «сырого» сжигания (Кочан, 1982) в 101–125 МДж/особь в сутки. Биохимические свойства и питательная ценность растений в питомниках «Усть-Буотама» и «Тымпынай» сходные.

В питомнике «Усть-Буотама» молодняк первой партии достиг половой зрелости в 2007 г. в возрасте 2–3 лет. Первый отел наблюдался весной 2008 г. За прошедшее время появилось 11 поколений. Пополнение телятами по отношению к основному поголовью на начало года составляло 22–55%, в среднем 38%. В разные годы в отеле участвовало 46–100% самок. Процент их участия в размножении был в среднем выше (72%), чем на севере Канады (50%, Kirkpatrick et al., 1993). В питомнике «Тымпынай» массовое размножение началось в 2014 г., после созревания большой группы молодняка 2010 и 2011 гг. рождения. Прирост составлял 22–48%, в среднем 35.3% от взрослого поголовья на начало года.

Более чем десятилетнее разведение канадских лесных бизонов в Центральной Якутии показало, что природно-климатические условия региона соответствуют их экологическим требованиям и адаптивному потенциалу. Первоначальное содержание бизонов на огороженных пастбищах позволило увеличить племенное стадо, создать резерв поголовья для расселения в природу. Согласно полученным данным, при выпуске бизонов в естественную среду не ожидается их заметного трофического, механического и косвенного воздействия на состояние фитоценозов. Повышенная подконтрольность численности бизонов полностью исключает риски ее чрезмерного роста. Особое значение для обитания бизонов имеют мелководинные угодья с луговыми и кустарниковыми формациями, широко распространенные в Центральной Якутии. Они мало осваиваются другими копытными и представляют собой обширную и практически свободную экологическую нишу для данного вида. В сочетании с большими пространствами ненарушенных ландшафтов это обеспечивает благоприятные экологические условия для создания микропопуляций и сохранения вида в Якутии с перспективой расселения в другие районы прежнего ареала.

THE RESULTS OF INTRODUCTION AND ECOLOGY OF THE WOOD BISON IN CENTRAL YAKUTIA

Safronov V. M.¹, Smetanin R. N.²

¹*Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, Yakutsk, Russia*

²*Directorate of Biological Resources and Protected Areas MNP RS (Y), Yakutsk, Russia*

e-mail: vmsafronov28@gmail.com

The results of wood bison introduction in Central Yakutia were analyzed. We have traced the impact degree of bisons on vegetation cover at different levels of their density. More than decade of Canadian wood bisons breeding in Central Yakutia has shown that the climate and natural conditions of the region meet ecological demands of the animals and correspond to their adaptive potential.

Key words: *wood bison, introduction, adaptive potential, ecological niche.*

НАРУШЕНИЕ СОЦИАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ И ОТВЕТНЫЕ РЕАКЦИИ В ПОПУЛЯЦИИ ОДИЧАВШИХ ЛОШАДЕЙ

Спасская Н. Н.

Научно-исследовательский Зоологический музей Московского государственного университета им М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия

e-mail: equusnns@mail.ru

Исследования проведены в популяции одичавших лошадей, существующей на о. Водный (территория Государственного природного биосферного заповедника «Ростовский»). Мониторинг состояния популяции ведется с 2006 г., а с 2010 г. отслеживаются индивидуальные судьбы всех животных: известны даты рождения и смерти, родители и потомки, время начала размножения, продолжительность пребывания особей в разных социальных группах и др.

Численность популяции в 2010–2018 гг. колебалась в пределах 73–213 особей (194 на 02.10.2018). В 2012–2013 и 2015–2017 гг. работниками заповедника были проведены мероприятия по регуляции численности популяции путём отлова животных и удаления их с территории острова. Цель регуляционных мероприятий состоит в удерживании численности популяции на определенном уровне. Все регуляционные мероприятия, за исключением 2012 г., проводили без учета научных рекомендаций, основанных на данных о реальном состоянии популяции.

Было отловлено 12 (2012 г.), 13 (2013 г.), 50 (2015 г.), 34 (2016 г.) и 40 (2017 г.) животных, что составило 8.2% (2012, 2013 гг.), 23.5%, 22.4% и 21% (в 2015–2017 гг. соответственно) от текущей численности популяции. Половозрастной состав отловленных животных и их количество не соответствовал заявленному (кроме 2012 г. и частично 2013 г.), что может объясняться лишь естественной гибелью животных в зимний период. В частности, весной следующего после отлова года количество отсутствующих животных превышало количество официально отловленных на 5 — в 2015 г. (найлены останки 3 павших особей), 9 — в 2016 г. (найлены останки 5 особей), 2 — в 2017 г. (найлены останки 1 особи). В 2013, 2015, 2017 гг. было отловлено больше самцов, чем самок (на 40–100%), в 2012 г. соотношение составило 50%:50%, в 2016 г. — 35%:65%. Во все годы (за исключением 2012 г.) среди отловленных присутствовали взрослые особи: 23% (2013 г.), 26% (2015 г.), 44.1% (2016 г.), 5% (2017 г.). Среди взрослых отловленных животных были: а) жеребцы из холостяцких групп — в 2013 г. 9 особей (52.9% от общей численности холостяков в данном году), в 2015 г. — 11 (52.4%), в 2016 г. — 5 (45.4%); б) гаремные жеребцы и жеребцы из смешанных (многосамцовых) групп: по 7 — в 2015–2016 гг. (25% и 29.2% от их количества соответственно), 2 — в 2017 г. (10%).

Регуляционные мероприятия повлекли за собой следующие процессы:

1. Произошли перестройки в социальной структуре популяции: распались гаремные и смешанные группы, если их вожаки были отловлены; значительно реформировались другие существующие социальные группы; холостяки, чьи холостяцкие группы распались, образовали новые гаремные или смешанные группы.

2. В целом увеличилась неустойчивость социальных связей. В годы с небольшим отловом или при отсутствии отлова (2012–2014) социальные группы сменили 18.5–21.2% особей (в среднем 20.2%), в другие годы при значительном отлове — 18.1–39.3% (в среднем 29.9%). Подвижность особей оказалась скореллированной с численностью отловленных взрослых животных (Kendall Tau Correlations $p < 0.05$).

3. Возраст ухода молодых жеребчиков из семейных в холостяцкие группы имел тенденцию возрастать в 2012–2015 гг. (с 2 до 3.2 лет), а в 2016–2018 гг. он фак-

тически стабилизировался (в среднем 2.4 года). При этом в годы со значительным отловом он оказался несколько меньше, чем в годы с небольшим количеством отловленных животных (2.5 по сравнению с 2.7 лет).

4. Холостяки в более раннем возрасте начали образовывать гаремные и смешанные группы: в 2012–2013 гг. — в среднем в 8.4 года, в 2014 г. — 5.5 лет, в 2015 г. — 4 года, в 2016–2017 гг. — 6.8 лет, в 2018 г. — 3.1 года.

5. Увеличилась доля размножающихся кобыл и соответственно рождаемость в популяции. В 2014 и 2018 гг. 70% взрослых (5 лет и старше) кобыл ожеребились, в 2012–2013 гг. этот показатель составил 63.1%, в 2015–2017 гг. — в среднем 60%. Сходная картина наблюдалась и среди молодых (2–4 года) кобыл: в 2014 и 2018 гг. ожеребились 48.1% и 36.8%, в 2012–2013 гг. — в среднем 23.2%, в 2015–2017 гг. — в среднем 34.2%. Снижение размножения в 2017 г. у молодых кобыл (только 20%) можно объяснить стрессом и возможным абортацией из-за многочисленных социальных перестроек после массового отлова 2016 г. Пики рождаемости в популяции пришлось также на 2014 и 2018 гг. — 28.6 и 30.2% соответственно. В 2012–2013 гг. этот показатель составил в среднем 22.6%, в 2015–2017 гг. — в среднем 24.2%.

Следует отметить, что в естественных социальных группах (в гаремных в большей степени, чем в холостяцких и смешанных) между особями длительное время сохраняются тесные связи. Эти привязанности обеспечивают стабильное существование социальных групп. Однако их разрыв ведет к нарушению социальной структуры популяции, ускорению некоторых процессов, например начала размножения животных, ужесточения конкуренции между особями, особенно между самцами, и др. Такая дестабилизация популяционных процессов приводит к росту рождаемости.

Таким образом, регуляционные мероприятия, которые проводятся без учета биологических особенностей существования популяции, не только не обеспечивают выполнение заявленных целей, но и приводят к прямо противоположным результатам.

SOCIAL STRUCTURE DISTURBANCE AND RESPONSES IN A POPULATION OF FERAL HORSES

Spasskaya N. N.

Research Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

e-mail: equusnns@mail.ru

Our research was carried out in the population of feral horses living on the Vodniy Island (the territory of the Rostov Nature Reserve). In 2012–2013 and 2015–2017, the reserve employees regulated the population by catching animals and removing them from the island. This led to changes in the social structure of the population. We assert that population regulation measures taken without considering the peculiarities of the population existence do not only achieve the stated goals but result in quite the contrary.

Key words: *population, horse, social structure.*

ЭКОЛОГИЯ КРАСНОЙ ПОЛЁВКИ (*MYODES RUTILUS*) ГОРОДА СУРГУТА

Стариков В. П., Петухов В. А., Морозкина А. В.

Сургутский государственный университет, г. Сургут, Россия

e-mail: *vp_starikov@mail.ru*

Красная полёвка – широко распространенный в Голарктике вид. По происхождению ее относят к автохтонам равнинной зональной тайги четвертичного периода — восточносибирскому фауно-генетическому комплексу видов (Шварц, 1989), хотя может проникать в лесотундру и тундру, лесостепь и степь.

Наблюдения и учеты мелких млекопитающих в г. Сургуте проведены в 2010–2012 и 2015–2017 гг. В условиях Среднего Приобья средней тайги лесной зоны Западной Сибири (город Сургут и прилегающие территории) распределение красной полёвки проанализировано по основным ландшафтным выделам — лесному, болотному и пойменному, которые составляют основу незастроенных участков города и окрестностей. В качестве территории (выдела) с ярко выраженным антропогенным воздействием были выбраны садово-дачные участки (9 кооперативов).

Количественные учеты показали, что на незастроенных участках города и его окрестностей доля красной полёвки в составе сообществ мелких млекопитающих достигала 19% (учеты с помощью конусов с направляющими канавками, заборчиками), на садово-дачных участках более чем в 5 раз меньше. Практически сходные тенденции по соотношению красной полёвки на незастроенных участках города и садово-дачных участках наблюдались и в учетах методом ловушко-линий (31 и 9%). Следует обратить внимание, что более 90% всех отловленных красных полёвок на садово-дачных участках приходилось на малоосвоенный дачный кооператив «Урожай», сохранивший наиболее тесные связи с окружающими его естественными биотопами. В обжитых дачных кооперативах ее доля незначительна (6.4%).

Относительное обилие красной полёвки в г. Сургуте в бесснежный период сравнительно невелико. В лесном и пойменном фитоценозах его значения достигали 3.9–1.4 особи на 100 конусо-суток, на болотах и садово-дачных участках ее значительно меньше (1.3–0.1).

В мае популяция красной полёвки в г. Сургуте была представлена исключительно перезимовавшими особями с преобладанием самцов (74%). По нашим данным, в лесостепном Зауралье доля сеголеток в мае может достигать 12%; в июне в Среднем Приобье сеголетки составляли около 40%; в июле они доминировали (87%). В августе число прибылых еще более возрастало, достигая максимума в сентябре (97%). Таким образом, к осени происходило практически полное обновление популяции.

В сравнении с субарктическими популяциями красной полёвки, отличающимися исключительно высокой плодовитостью (в среднем 9.8 эмбриона на самку

для тундры Ямала) (Шварц, Большаков, 1979), плодовитость самок сургутской популяции ниже — 7.2 ± 0.3 (от 5 до 10) ($n = 17$). На долю размножающихся взрослых самок приходилось 87%, сеголеток — 5.6%. За время учетов в бесснежный период удалось установить, что размножение красной полёвки в г. Сургуте началось в третьей декаде мая и длилось до начала сентября (последняя беременная самка была поймана 11 сентября). В субарктических популяциях этого вида размножение смещено на ранние сроки (конец апреля — начало мая), которое к концу августа затухает (Шварц, Большаков, 1979). Количество приносимых самками пометов в разных частях ареала в Западной Сибири и на сопредельных территориях для прибылых и перезимовавших животных сопоставимо (2–3) (Глотов и др., 1978; Шубин, 1980; Буйдалина, 1988; Слуту, 2009; Бобрецов, 2016). В условиях г. Сургута и его окрестностей зафиксированы случаи резорбции эмбрионов (8%, $n = 50$), наблюдавшиеся только у сеголеток. В лесостепи Зауралья количество резорбирующихся эмбрионов, согласно нашим данным, было минимальным (0.7%).

Анализ асимметрии в расположении эмбрионов в рогах матки у взрослых самок красной полёвки г. Сургута показал статистически значимое неравномерное распределение ($t_{(30)} = 2.75$ при $p = 0.01$), а у прибылых количество эмбрионов снижено, но их расположение более равномерно. Лишь 8.2% ($n = 306$) самцов-сеголеток в условиях г. Сургута и его окрестностей были половозрелыми в год своего рождения, в то же время в северной тайге (наши данные) половозрелых особей среди этой группы не зарегистрировано.

Таким образом, можно сделать заключение, что популяция красной полёвки в г. Сургуте и его окрестностях находится в относительно благоприятных условиях, что выражается в показателях обилия, демографической структуры и особенностей размножения.

ECOLOGY OF NORTHERN RED-BACKED VOLE (*MYODES RUTILUS*) IN SURGUT

Starikov V. P., Petukhov V. A., Morozkina A. V.

Surgut State University, Surgut, Russia

e-mail: vp_starikov@mail.ru

The ecological analysis of red-backed vole population in Surgut is carried out. The main demographic characteristics were studied: abundance, sex and age structure, females fertility in different age groups. It is proved that the red-backed vole population in Surgut is in relatively favorable conditions, as evidenced by abundance, demographic structure and reproductive characteristics.

Key words: red-backed vole, abundance, reproduction, demographic structure, Surgut.

СРАВНЕНИЕ ДИНАМИКИ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ *EVERNIA PRUNASTRI* (L.) АСН. И *HYPOGYMNIA PHYSODES* (L.) NYL.

Суетина Ю. Г.

Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола, Россия

e-mail: suetina@inbox.ru

Изучение динамики популяций позволяет лучше понимать приспособленность популяций к меняющимся условиям среды. Цель нашего исследования — выявление особенностей динамики структуры популяций видов разных биоморф и разных экологических стратегий в одинаковых условиях обитания.

Светолюбивый лишайник *E. prunastri* кустистой жизненной формы лучше развивается на выше расположенных участках стволов деревьев, приурочен к листовым видам деревьев, в то время как теневыносливый *H. physodes* листоватой биоморфы интенсивнее заселяет нижние относительно более влажные участки стволов деревьев (Готов и др., 2012; Суетина, 2018). Для *H. physodes* показано, что большее число слоевищ произрастает на сосне обыкновенной в сосняках, наименьшее — на липе сердцелистной в пойменном липняке (Суетина, 2016; Суетина, Олюнина, 2018).

Исследования проводили на территории Республики Марий Эл в липняке пихтовом страусниково-ландышевом в пойме р. Большая Кокшага. На маркированных 17 деревьях липы сердцелистной на участке ствола высотой 0–1.5 м у *E. prunastri* в 2008 и в 2016 гг., а у *H. physodes* в 2010 и в 2016 гг. подсчитывали число и определяли размер слоевищ разных онтогенетических состояний: виргинильных (v_1, v_2), потенциально генеративных (g_1v, g_2v, g_3v), субсенильном (ss) (Суетина, Готов, 2014). Размер (покрытие) каждого слоевища определяли с помощью сетки размером 10x10 см. Анализировали логарифмированные данные, применяли дисперсионный анализ, критерий хи-квадрат, регрессионную модель для упорядоченных классов (ordinal regression model). Несомненно, начало исследований в разные годы несколько искажает картину такого сравнения. Однако сходство и различие в полученных результатах у этих видов настолько очевидны, что такое сравнение представляет значительный интерес.

Число слоевищ *E. prunastri* и *H. physodes* статистически значимо различается на разных деревьях и увеличивается у обоих видов в динамике. На большинстве деревьев отмечено большее число слоевищ *E. prunastri*. Сравнение динамики числа слоевищ *E. prunastri* и *H. physodes* на разных деревьях с помощью коэффициента корреляции Спирмена показало, что изменения между видами на разных деревьях не скоррелированы.

Слоевища *E. prunastri* больше по размерам, чем слоевища *H. Physodes*: эти различия проявляются у потенциально генеративных (g_1v, g_2v, g_3v) и субсенильных

слоевищ. К 2016 году размеры слоевищ обоих видов уменьшаются; резкое уменьшение размеров характерно для *E. prunastri*. В этом же местообитании с 2011 г. мы проводим наблюдения за маркированными слоевищами *E. prunastri*. Нами зафиксировано, что уменьшение размеров происходит за счет значительных обломов слоевищ. Листоватые слоевища *H. physodes* имеют меньшие размеры и соответственно отделяются меньшие участки слоевищ. Кроме того, могли снизиться скорости роста слоевищ.

Онтогенетические спектры популяций на отдельных деревьях в пределах каждой из выборок сравнили при помощи критерия хи-квадрат. Оказалось, что спектры на отдельных деревьях статистически значимо различаются. Для дальнейшего сравнения была построена регрессионная модель для упорядоченных классов, учитывающая изменчивость онтогенетических спектров отдельных деревьев (Глотов, Иванов, 2014; Glotov et al., 2015). Показано, что онтогенетические спектры популяций обоих видов в динамике статистически значимо различаются. При этом значения эффектов в 2016 г. уменьшились, что говорит о сдвиге онтогенетических спектров влево, т.е. увеличении доли молодых слоевищ. Различия в динамике онтогенетической структуры популяции у *E. prunastri* больше выражены. Это проявляется не только в значениях эффектов, но и прослеживается на примере онтогенетических спектров для отдельных деревьев, а также на примере суммарных онтогенетических спектров популяций.

Таким образом, в 2016 г. зафиксировано увеличение числа слоевищ обоих видов. Значительное увеличение численности популяции характерно для *E. prunastri*, которое происходит за счет эффективной приживаемости диаспор и дальнейшего развития молодых слоевищ, что находит отражение в «омоложении» онтогенетической структуры популяции. Размеры слоевищ обоих видов уменьшаются, интенсивнее — у *E. prunastri*.

Выражаю благодарность С. М. Иванову за помощь в статистическом анализе данных.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 16–04–01198 а).

**COMPARISON OF THE STRUCTURE DYNAMICS IN POPULATIONS
OF EPIPHYTIC LICHENS *EVERNIA PRUNASTRI* (L.) ACH.
AND *HYPOGYMNIA PHYSODES* (L.) NYL.**

Suetina Y. G.

Mari State University, Yoshkar-Ola, Russia

e-mail: suetina@inbox.ru

We studied the features of the structure dynamics in populations of two Lichen species of different biormorphs and different environmental strategies in similar

habitat conditions. The ontogenetic spectra of both populations observed in dynamics statistically differ significantly. The number of layers of *E. prunastri* and *H. physodes* increased whereas the sizes of layers decreased. *E. prunastri* demonstrated a more drastic layer size decrease. Differences in the dynamics of the ontogenetic population structure are more pronounced in *E. prunastri*. Also, in this species we found a significant population increase.

Key words: *population dynamics, epiphytic lichens, ontogenetic spectra.*

ЭЛЕМЕНТНЫЙ СОСТАВ ФИТОМАССЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *MAIANTHEMUM BIFOLIUM* В КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Сулейманова В. Н.^{1,2}, Егошина Т. Л.^{1,2}

¹Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства им. Б. М. Житкова, г. Киров, Россия

²Вятская государственная сельскохозяйственная академия, г. Киров, Россия

e-mail: venera_su@mail.ru

Майник двулистный — широко распространенное, перспективное лекарственное растение в Кировской области. Вид используется в народной медицине и обладает широким спектром действия (Дикорастущие полезные растения, 2001), включен в список видов растений, применявшихся при 21 вирусной (респираторных) инфекции (Попов, 2008). Элементный состав *Maianthemum bifolium* изучен недостаточно.

Цель работы — изучение элементного состава фитомассы *M. bifolium* как перспективного, широко распространенного, потенциально ресурсного вида.

Изучено 14 ценопопуляций (10 — в пределах Кировской области, 4 — в пределах Республики Марий Эл). Ценопопуляции *M. bifolium* описаны в сосновых (1, 9, 10, 11), еловых (2, 3, 5, 8, 12, 13), березовых лесах (4, 6, 7) и на вырубке (14). Состав элементов (Cu, Ni, Cd, Pb, Zn, Fe, Cr, Mn) в растительных образцах определяли методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии (Методика выполнения измерений..., 2002), а их содержание в воздушно-сухом сырье в мг/кг (Методические указания по определению..., 1992).

В среднем у *M. bifolium* в надземной фитомассе содержится несколько меньше меди (5.53 ± 0.15 мг/кг) по сравнению с подземной (8.61 ± 0.44 мг/кг), а в плодах в среднем 3.37 ± 0.34 мг/кг. Содержание меди в надземной и подземной фитомассе *M. bifolium* в исследованных ЦП не превышало токсичных значений для растений.

Никеля в надземной фитомассе *M. bifolium* содержится от 1.66 ± 0.15 до 4.43 ± 0.20 мг/кг, в подземной — 1.35 ± 0.10 до 4.16 ± 0.28 мг/кг, а в плодах от 0.86 ± 0.01

до 1.05 ± 0.21 мг/кг. Содержание никеля в надземной и подземной частях в изученных ЦП *M. bifolium* не превышает ПДК.

Максимальная концентрация кадмия в надземной (0.33 ± 0.01 мг/кг) и подземной (0.41 ± 0.07 мг/кг) фитомассе выявлена у особей ЦП 3 в ельнике кисличном, подверженном рекреации. Уровень содержания кадмия в данной ЦП превышает ПДК. Минимальная концентрация кадмия в надземной (0.04 ± 0.05 мг/кг) и подземной (0.06 ± 0.03 мг/кг) фитомассе отмечена в ельнике майниковом в национальном парке «Марий Чодра». В плодах концентрация кадмия составляет 0.08 ± 0.04 мг/кг. В среднем в надземной (0.10 ± 0.07 мг/кг) и подземной (0.14 ± 0.08 мг/кг) фитомассе *M. bifolium* концентрация кадмия не превышает ПДК.

Концентрация свинца в надземной фитомассе в среднем составляет 0.69 ± 0.14 мг/кг, в плодах — 0.18 ± 0.03 мг/кг, в подземной фитомассе — 0.92 ± 0.08 мг/кг. Содержание свинца в надземной и подземной фитомассе в изученных ЦП *M. bifolium* не превышает ПДК.

Содержание хрома в надземной фитомассе варьирует в широких пределах — от 0.20 ± 0.12 до 1.75 ± 0.16 мг/кг. В подземной фитомассе концентрация хрома колеблется от 0.29 ± 0.01 до 3.34 ± 0.50 мг/кг. В плодах в среднем содержится 0.76 ± 0.02 мг/кг хрома. Содержание хрома в надземной и подземной частях в изученных ЦП *M. bifolium* также не превышает ПДК.

В надземной и подземной фитомассе и плодах выявлены низкие концентрации цинка. В среднем в надземной фитомассе содержится 24.83 ± 0.74 мг/кг, в подземной — 31.75 ± 0.11 мг/кг, в плодах — 24.36 ± 0.31 мг/кг цинка. Минимальное содержание цинка, как и хрома, в надземной (11.87 ± 0.34 мг/кг) и подземной фитомассе (18.70 ± 0.42 мг/кг) выявлено в ЦП на вырубке, где не было плодоносящих особей. Максимальное содержание цинка в надземной (35.27 ± 0.43 мг/кг) и подземной фитомассе (48.41 ± 0.78 мг/кг) отмечено для ЦП 2.

Самая высокая концентрация железа в надземной фитомассе *M. bifolium* — 113.31 ± 0.94 мг/кг, самая низкая — 57.14 ± 0.47 мг/кг. Наибольшее содержание железа в подземной фитомассе — 187.39 ± 0.74 мг/кг, наименьшее — 88.41 ± 0.93 мг/кг. В среднем у особей *M. bifolium* в надземной фитомассе содержится 81.15 ± 0.38 мг/кг железа, в подземной — 120.06 ± 0.45 мг/кг, плоды накапливают до 64.25 ± 0.39 мг/кг железа.

В надземной фитомассе у особей *M. bifolium* в среднем содержится 130 ± 0.44 мг/кг марганца, в подземной — 124.69 ± 0.54 мг/кг, в плодах — 89.73 ± 0.31 мг/кг. Концентрация марганца в надземной фитомассе варьирует от 92.67 ± 0.67 до 177.13 ± 0.64 мг/кг, в подземной — от 77.76 ± 1.01 мг/кг до 184.01 ± 0.92 мг/кг.

Таким образом, анализ содержания металлов у *M. bifolium* показал преимущественное накопление всех рассмотренных элементов в подземной фитомассе. Ряд распределения рассмотренных элементов по уменьшению их содержания у *M. bifolium* выглядит следующим образом: $Mn > Fe > Zn > Cu > Ni > Cr > Pb > Cd$. Содержание всех рассмотренных элементов не превышают ПДК (кроме кадмия в одной ЦП). Исследованные ЦП *M. bifolium* характеризуются низкой концентрацией цинка в надземной и подземной фитомассе.

THE ELEMENTAL COMPOSITION OF COENOPOPOPULATIONS OF *MAIANTHEMUM BIFOLIUM* OF KIROV REGION

Suleimanova V. N.^{1,2}, Egoshina T. L.^{1,2}

¹Professor B. M. Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, Kirov, Russia

²Vyatka State Agricultural Academy, Kirov, Russia

e-mail: venera_su@mail.ru

We analyzed the content of elements (Cu, Ni, Cd, Pb, Zn, Fe, Cr, Mn) in the above-ground and underground phytomass of the *Maianthemum bifolium* of 14 coenopopulations (10 — within the Kirov region, 4 — within the Republic of Mari El). Our results showed the predominant accumulation of all the considered elements in the underground phytomass, slightly less in the aboveground. Studied cenopopulations of *M. bifolium* were characterized by a low concentration of zinc in the aboveground and underground phytomass.

Key words: *Maianthemum bifolium*, cenopopulation, elemental composition, heavy metals, phytomass.

СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *CONVALLARIA MAJALIS* В ПОДЗОНЕ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Сулейманова В. Н.^{1,2}, Егошина Т. Л.^{1,2}, Егорова Н. Ю.¹

¹Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства имени профессора Б. М. Житкова, г. Киров, Россия

²Вятская государственная сельскохозяйственная академия, г. Киров, Россия

e-mail: venera_su@mail.ru

Ландыш майский (*Convallaria majalis*) — ценное лекарственное растение, содержит сердечные гликозиды и стероидные сапонины, занесен в Красные книги России. В Кировской области *C. majalis* включен в Приложение 2 Красной книги в список редких и уязвимых видов растений, не внесенных в Красную книгу Кировской области, но нуждающихся на территории области в постоянном контроле и наблюдении (Красная книга, 2014). Цель нашего исследования — оценка состояния ценопопуляций *C. majalis* в Кировской области.

Сбор материала проводился в 1980–2009 гг. Исследовано 45 ценопопуляций (ЦП) *C. majalis* в Советском, Уржумском, Нолинском, Вятско-Полянском, Лебяжском, Кильмезском районах в подзоне хвойно-широколиственных лесов Кировской области. Описания растительных сообществ с *C. majalis* проводили согласно

опубликованным работам (Методы изучения..., 2002; Миркин, Наумова, 1998) с подробной характеристикой видового состава и физико-географических условий. Экологические условия местообитаний (влажность, богатство почвы, кислотность, освещенность) оценивали по составу видов в сообществах с использованием экологических шкал Г. Элленберга (1974). По показателю виталитета особи разбиты на 3 класса: а — высокий виталитет; b — средний; с — низкий. Для анализа виталитетной структуры ценопопуляций применяли методику расчета критерия Q (показателя качества) по Ю. А. Злобину (1989), выделяя три типа ценопопуляций: $Q = 1/2 (a + b) > c$ — процветающие; $Q = 1/2 (a + b) = c$ — равновесные; $Q = 1/2 (a + b) < c$ — депрессивные.

В подзоне хвойно-широколиственных лесов Кировской области *C. majalis* является доминантом или субдоминантом травяно-кустарничкового яруса. Фитоценотическая приуроченность *C. majalis* описана нами ранее (Сулейманова, Егошина, 2014). В результате исследований был составлен продромус растительности с участием *C. majalis* и выявлено 2 класса (*Quercus-Fagetum* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 и *Vaccinio-Piceetum* Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939, мезофильные широколиственные смешанные и бореальные хвойные леса), 3 союза (*Quercus roboris-Tilion cordatae* Solomeshch et Laivins in Solomeshch et al. 1993, *Quercion roboris-petraeae* Br.-Bl. 1932, *Dicrano-Pinion* (Libbert 1933) Matuszkiewicz 1962) из 3 порядков (*Fagetalia sylvaticae* Pawlowski in Pawlowski, Sokolowski et Wallisch 1928, *Quercetalia pubescentis* Klika 1933, *Quercetalia roboris* R.Тх. 1931).

В условиях подзоны хвойно-широколиственных лесов *C. majalis* встречается в условиях от полутени в сосняках, дубравах, березняках, осинниках (5-я ступень) до полного освещения на вырубках и в луговых сообществах (7-я ступень); от сухих в сосняках, березняках, вырубках (4-я ступень) до влажных местообитаний в дубравах и заливных лугах (6-я ступень); является индикатором средневлажных почв. Также встречается на почвах от кислых и умеренно кислых в сосняках, березняках, вырубках (4-я ступень) до слабокислых и слабощелочных в дубравах и луговых сообществах (6-я ступень); произрастает на почвах от бедных в березняках, осинниках, сосняках (3-я ступень) до умеренно богатых питательными веществами почв в дубравах (5-я ступень). Чаще всего *C. majalis* встречается на дерново-подзолистых супесчаных и пойменных дерновых почвах с содержанием гумуса от 2.12% до 13.80%, кислотностью — от 3.20 до 5.50, с содержанием фосфора 6.82 мг/100 г почвы, калия — 14.30 мг/100 г почвы, кальция — 11.21 мг-экв/100 г почвы и магния — 1.31 мг-экв/100г почвы.

Почти все ЦП *C. majalis* характеризуются как процветающие. Исключением являются четыре ЦП в луговом сообществе, сосняке с примесью березы, ельнике и на вырубке разнотравно-вейниковой из-под осинника, характеризующиеся как депрессивные. В этих ЦП встречается наибольшее количество особей с низким уровнем виталитета (от 40 до 97%) и наименьшее количество особей с высоким виталитетом (от 0 до 10%). Доля особей со средним виталитетом варьирует от 3 до 50%. Среди всех депрессивных ЦП в наихудшем положении находится ЦП

в луговом сообществе, для которой отмечен минимальный показатель Q (1.67). Среди процветающих ЦП в наилучшем положении находятся ЦП в дубняках разнотравных. Здесь отсутствуют особи с низким уровнем виталитета и самые высокие показатели качества Q (до 88.33).

Представленность особей разной жизненности в ЦП *C. majalis* следующая: в большей степени в встречаются особи со средней жизненностью — 50%. Исключением является ЦП в луговом сообществе, в которой эти особи составляют лишь 33% от общего числа. Несколько реже встречаются особи с низкой жизненностью — 27% и в меньшей степени с высокой жизненностью — 23%.

Таким образом, установлено, что *C. majalis* в подзоне хвойно-широколиственных лесов Кировской области встречается в мезофильных широколиственных смешанных и бореальных хвойных лесах, относящихся к классам *Quercus-Fagetum* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 и *Vaccinio-Piceetum* Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939. Все ЦП *C. majalis* характеризуются как процветающие, за исключением четырех ЦП, характеризующихся как депрессивные. В большей степени в ЦП встречаются особи со средней жизненностью, приблизительно в равных количествах — особи с низкой и высокой жизненностью.

Работа выполнена в рамках государственного задания № 0766–2014–0002 «Разработка системы мониторинга биологических ресурсов охотничьего хозяйства для совершенствования методов их сохранения и рационального использования».

THE STATE OF COENOPOPULATIONS OF *CONVALLARIA MAJALIS* IN CONIFEROUS-BROAD LEAVED FORESTS SUBZONE OF KIROV REGION

Suleimanova V. N.^{1,2}, Egoshina T. L.^{1,2}, Egorova N. Yu.¹

¹Professor B.M. Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming, Kirov, Russia

²Vyatka State Agricultural Academy, Kirov, Russia

e-mail: venera_su@mail.ru

We estimated the state of *Convallaria majalis* in the subzone of coniferous-deciduous forests of the Kirov region. It was shown that the species is characterized by a fairly large ecological amplitude, and it is the dominant or subdominant of the grass-shrub layer of coniferous and deciduous forest types. Almost all coenopopulations are characterized as prosperous.

Key words: *Convallaria majalis*, cenopopulation, subzone of coniferous-deciduous forests, Kirov region.

О ВОЗМОЖНОСТИ ОЦЕНКИ АДАПТИВНОЙ НОРМЫ РЕАКЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ ОСНОВНЫХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ХВОЙНЫХ ВИДОВ НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА КОСВЕННЫХ ДАННЫХ

Тихонова И. В.

Западно-Сибирское отделение Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН — филиала ФИЦ КНЦ СО РАН, г. Новосибирск, Россия

e-mail: selection@ksc.krasn.ru

Предлагается новый подход к оценке адаптивной нормы реакции популяций древесных видов растений с использованием метеорологических данных за длительный период наблюдений и возможностью широкого охвата территории, соответствующей величине их ареалов.

Популяции и протекающие в них процессы не могут рассматриваться вне связи со средой обитания. Для развития многих направлений современной экологии и изучения взаимосвязей между популяцией и средой, генотипом и средой необходимо получение как можно более полной экологической характеристики видов, популяций видов, отдельных особей, т. е. сведений об их норме реакции. Несмотря на то, что норма реакции популяций видов, по общему признанию (Тимофеев-Ресовский, 1966; Шмальгаузен, 1968; Шварц, 1980; Тараканов, Глотов, 1985; Шишкин, 1988; Алтухов, 1989; Расницын, 2002; Драгавцев, 2008; и др.), является одной из фундаментальных проблем современной биологии, она мало исследована, особенно в отношении лесных древесных растений.

Долго живущие и широко распространенные виды хвойных — удобный объект для такого исследования. Эти знания имеют большое практическое значение, учитывая средообразующую роль и хозяйственную ценность лесов. Оценивают норму адаптивных реакций популяций, как правило, по прямым морфологическим и физиологическим признакам. Однако с помощью прямых методов невозможно охватить широкие ареалы древесных. Для изучения географических закономерностей нормы адаптивных реакций популяций древесных видов больше подходят косвенные методы. Например, примерные количественные оценки адаптивной нормы реакции популяций лесных древесных видов можно получить с помощью анализа длительных метеорологических наблюдений на значительной территории, особенно дополняя их выборочными дендрохронологическими исследованиями в ключевых типичных и редких по условиям произрастания популяциях.

Цель проводимых нами исследований — оценка адаптивной нормы реакции популяций основных лесобразующих видов хвойных на основе анализа изменчивости климатических условий произрастания видов на территории Средней Сибири, ограниченной реками Енисей и Лена между 51° и 73° с.ш., за период с 1960 г. на метеостанциях в местах произрастания хвойных видов. Материалы более широко, совместного с М. А. Корец, исследования, с использованием ГИС для уточнения расположения популяций и их состояния и базы данных UEA находятся в печати.

Выявлены закономерности пространственно-временной изменчивости гидротермических условий произрастания хвойных видов, установлены климатические адаптивные нормы реакции популяций *Picea obovata*, *Larix sibirica* с *L. gmelinii*, *Pinus sibirica*, *Pinus sylvestris*, *Abies sibirica* и их ценопопуляций по амплитудам среднегодовых и среднемесячных температур, осадков и расчетных гидротермических индексов в пределах исследуемой части их ареалов. Изучены особенности изменчивости климата для отдельных местообитаний и природно-климатических зон. В отличие от горных лесов, где пространственная изменчивость климата преобладает над временной, условия произрастания в лесах таежной зоны, лесостепной зоне и лесотундре характеризуются значительно большей изменчивостью климата по годам, особенно в лесостепи и лесотундре. Анализ данных свидетельствует о том, что средние значения температуры, характерные для северной тайги, и даже более низкие температуры часто фиксируются и в среднетаежной зоне. То же наблюдается в лесостепной зоне, где нередко отмечаются годы с отрицательными среднегодовыми температурами воздуха, характерными для зоны южной тайги. Выявлены климатические аналоги среднетаежных популяций хвойных видов и популяций, произрастающих в горах с субаридным климатом на юге Сибири. Поэтому в центральной части ареалов видов может сохраняться значительное число особей, устойчивых к пограничным условиям роста, а в горных популяциях засушливого климата на южной границе их ареалов — большое разнообразие генотипов, потенциально устойчивых к комплексам условий произрастания более северных широт средней тайги. Необходимо, однако, отметить, что в пределах ареала встречаются популяции с достаточно узким диапазоном изменчивости климатических условий, что необходимо учитывать в лесохозяйственном районировании.

Отмечены значительно более узкие по сравнению с другими хвойными видами адаптивные нормы реакции *Abies sibirica* и *Picea obovata* по гидроклиматическим коэффициентам, что может быть одной из причин современного усыхания пихтовых и еловых лесов в России. Полученные данные в целом подтверждают известные экологические различия между видами, но при этом позволяют уточнить амплитуды значений метеорологических переменных не только для видов в целом, но и для отдельных популяций внутри видов.

Благодаря подробному анализу сходства и различий между видами по косвенным показателям изменчивости климата в местах их произрастания, удалось обнаружить сходство полученных классификаций с выводами ботаников, палеоботаников и молекулярных генетиков о происхождении и родстве хвойных видов в сем. Pinaceae (Чавчавадзе, Яценко-Хмелевский, 1978; Willyard et al., 2007; Farjon, 2010; Leslie et al., 2012), использующих прямые анатомо-морфологические, биохимические и генетические методы исследования. Поэтому предлагаемый методический подход к исследованию адаптивной нормы реакции популяций видов после доработки и уточнения, по-видимому, можно будет, в зависимости от решаемых задач, использовать для реконструкции филогенетических связей между таксонами и наоборот — для реконструкции условий их эволюции, в дополнение

к уже используемым в настоящее время методам. Данный подход в перспективе можно использовать для установления эколого-генетической структуры видов наряду с критериями, основанными на анализе географических расстояний.

Установлена также достоверная внутривидовая дифференциация всех пяти хвойных видов по исследуемым показателям изменчивости климата между группами популяций из разных природно-климатических зон, что доказывает существование пространственной внутривидовой популяционно-экологической структуры хвойных видов. Поэтому для рационального ведения лесного хозяйства в хвойных лесах требуется сохранение внутривидового разнообразия основных лесообразующих хвойных видов на всем протяжении их ареалов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, Правительства Красноярского края, Красноярского краевого фонда науки (проект № 18–44–240002-р_а).

ABOUT THE POSSIBILITY OF THE ASSESSMENT OF ADAPTIVE NORM OF REACTION OF POPULATIONS OF MAIN FOREST FORMING CONIFEROUS SPECIES BASED ON ANALYSIS OF INDIRECT DATA

Tikhonova I. V.

West Siberian Branch of the Sukachev Institute of Forest SB RAS, Novosibirsk, Russia

e-mail: selection@ksc.krasn.ru

A new methodical approach is proposed to assess the adaptive norm of reaction of populations of woody plant species, using meteorological data for a long observation period. It allows wide coverage of the territory corresponding to the size of their ranges. The preliminary results of the study are in good agreement with the results of observations on the current state of coniferous forests in a changing climate. They confirm the possibility of wide application of the proposed approach not only for making more accurate predictions of species response to climate change, but also for the purposes of reconstruction of phylogenetic relations between species.

Key words: *the adaptive norm of reaction, populations of coniferous species, indirect data.*

ПРОСТОЙ МЕТОД ОЦЕНКИ ОБИЛИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Толкачёв О. В., Байtimiрова Е. А., Маклаков К. В.

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

e-mail: olt@mail.ru

Обилие относится к числу базовых характеристик популяций и сообществ. Необходимость оценки этой характеристики потребовала разработки множества методов, пригодных для различных групп организмов с учетом их специфики. Сложность изучения данного популяционного параметра у мелких млекопитающих (ММ) обусловлена их скрытым образом жизни, высоким видовым разнообразием и сложной динамикой численности.

Большинство методов дают относительные оценки и могут рассматриваться как разные варианты компромисса между точностью, трудоемкостью, стоимостью и соответствием цели исследования. Данные относительных учетов обычно используют для сравнения оценок между собой. По способу реализации все методы можно разделить на прямые и косвенные, а по манере представления результатов — на оценки численности и плотности.

Целью нашего исследования была апробация нового метода учета численности малозаметных ММ, не предусматривающего изъятия животных и сочетающего количественную оценку обилия с низкой трудоемкостью, предельной простотой, дешевизной и возможностью широкого применения как в естественных, так и в антропогенных условиях.

Для оценки обилия ММ мы использовали пластиковые бутылки из полиэтилентерефталата объемом 0.5 л и диаметром горлышка 38 мм. Внутри каждой оставляли приманку — кусочек ржаного хлеба правильной формы (кубик объемом 1.5–2 см³) с нерафинированным подсолнечным маслом. Бутылки проверяли каждое утро в течение следующих четырех суток. Погрызы или отсутствие приманки трактовали как признак захода одного зверька. Тестировали два варианта размещения орудий — через 5 и через 10 м на трансектах длиной 120 м. Для сравнения предлагаемого способа оценки обилия с традиционным методом ловушко-линий и двух схем расстановки их между собой через двое суток после окончания учета бутылками на тех же трансектах выставляли давилки. Временной промежуток между применением бутылок и давилок был добавлен, чтобы нивелировать эффект прикормки. Интервал между давилками во всех случаях составлял 5 м (25 ловушек на трансекту). Работы проводили в 2016–2018 гг. на естественных и трансформированных лесных участках в Свердловской области. В каждом местообитании располагали от одной до шести трансект, расстояние между которыми составляло не менее 200 м. Всего выполнена 41 повторность (20 с бутылками через 5 м и 21 с бутылками через 10 м). Чтобы точнее оценить адекватность предлагаемого метода, мы использовали в качестве контроля относительную плотность ММ, вычисленную по результатам восьми отловов на двух площадках живоловок в темнохвойной тайге и на лугу. Площадки были независимы (расположены на расстоянии 127 км друг от друга).

При апробации методики обнаружено, что кусочки приманки почти всегда поедались целиком. Для того чтобы определить оптимальную продолжительность учета бутылками при двух интервалах их установки, мы сравнили коэф-

фициенты корреляции между индексом посещаемости бутылок в каждый из четырех дней цикла и показателями обилия, полученными с помощью давилок суммарно за четверо суток (т. е. с относительной численностью на 100 ловушко-суток). Установлено, что при интервалах 10 м между бутылками наибольшее значение R зафиксировано в первый и второй день при анализе только по добытым животным. Для схемы с 5 м интервалами наибольший R приходится на второй день. Поэтому последующие эксперименты включали только два дня применения бутылок. Чтобы привести косвенные оценки численности по бутылкам к широко применяемым оценкам относительной численности ММ, были составлены регрессионные уравнения, описывающие зависимость индекса посещаемости бутылок (за 1–4 дня при расположении бутылок через 10 и 5 м) от численности на 100 ловушко-суток.

Мы сравнили показатели обилия, полученные предлагаемым методом бутылко-линий, с результатами учета численности на площадках животолова. На данном этапе была использована только схема с 5-метровыми интервалами, поскольку она дает чуть более точные результаты. Определенная прямым методом плотность населения мелких млекопитающих варьировала в диапазоне 1.5–214 ос./га. Результаты, полученные с помощью бутылок и живоловок, демонстрируют высокую степень согласованности изменений (коэффициент корреляции Пирсона в первый день учета бутылками — $R = 0.87$ при $p < 0.005$, во второй день — $R = 0.93$ при $p < 0.001$). Высокие и достоверные корреляции делают возможным пересчет значений относительной численности, полученных косвенным методом (бутылко-линиями), в относительную плотность (ос./га). Для оценки плотности по 1-му и 2-му дню учёта бутылками были составлены уравнения одномерной линейной регрессии. Показано, что более предпочтительным для пересчета на плотность является 2-й день учета бутылками.

Таким образом, предлагаемый метод позволяет просто и быстро получать количественную оценку обилия ММ, которая может быть пересчитана в традиционные показатели — относительную численность (особей на 100 ловушко-суток) или плотность (особей/га).

THE SIMPLE METHOD FOR ESTIMATING ABUNDANCE OF SMALL MAMMALS

Tolkachev O. V., Baytimirova E. A., Maklakov K. V.

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

e-mail: olt@mail.ru

For approbation of new method of small mammals abundance estimating we used plastic bottles (PET-bottles made of polyethylene terephthalate) of volume 0.5 l and with a bottleneck of 38 mm diameter. The technique does not presume

animals' elimination but combines quantitative abundance estimation with low laboriousness, simplicity, low cost and possibility of broad usage as well as in natural and anthropogenic condition. Obtained quantitative estimation of small mammals abundance can be recalculated into common values — relative numbers (ind./100 trap-nights) and density (ind./ha).

Key words: *small mammals, methods of abundance estimating, abundance values.*

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ *CARABUS ARCENSIS* (COLEOPTERA, CARABIDAE) В ЛЕСАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ МЕЩЁРЫ

Трушицына О. С.^{1,2}, Бочаров А. А.¹

¹Рязанский государственный университет имени С. А. Есенина, г. Рязань, Россия

²Национальный парк «Мещёра», г. Гусь-Хрустальный, Россия

e-mail: trushicina01@mail.ru

Изучение жизненных циклов жужелиц является одним из перспективных направлений в области почвенной зоологии (Маталин, 2007). В настоящей работе обсуждаются особенности реализации жизненного цикла *Carabus arcensis* по данным половозрастной структуры локальных популяций в лесных экосистемах Мещёрской низменности.

Исследования проводили в национальном парке «Мещёрский» (Рязанская область), территория которого относится к подтаежной зоне смешанных хвойно-широколиственных лесов. Парк расположен в центральной части Мещёрской низменности, которая представляет собой обширную равнину, сформированную водно-ледниковыми процессами четвертичного оледенения Среднерусской возвышенности. Основная часть территории находится в бассейне р. Пры, протекающей по плоской, сильно заболоченной равнине, слабо пересеченной небольшими холмами, грядами и котловинами многочисленных озер. Большие площади заняты лесными массивами, среди которых преобладают сосновые леса (Природно-заповедный фонд Рязанской области, 2004).

Сборы жужелиц были проведены в сосняке-зеленомошнике с апреля по октябрь 2017 г. Жуков собирали почвенными ловушками, в качестве которых использовали пластиковые стаканы, на треть заполненные 4%-ным раствором формалина. Ловушки размещали в линию в количестве 10 шт. через каждые 10 м. Выборку жуков осуществлялась еженедельно. Всего за время исследования собран 521 экз. имаго *C. arvensis*.

Репродуктивный статус особей устанавливали по состоянию гонад (Matalin, Makarov, 2011). Выделяли шесть физиологических состояний: ювенильные, иммагурные, генеративные первого и второго годов жизни, постгенеративные первого и второ-

го годов жизни. У самок подсчитывали количество зрелых яиц в овариолах. Тип жизненного цикла определяли по динамике демографического спектра (Маталин, 2009).

C. arvensis — транспалеарктический лесной вид, который предпочитает разреженные сосновые леса с сухими песчаными почвами, характеризуется как вид с весенним или весеннее-летним размножением, летней личинкой и зимовкой на стадии имаго (Lindroth, 1992; Turin et al., 2003).

В районе исследования в 2017 г. вид был активен с конца апреля по октябрь. Первые перезимовавшие иматурные и постгенеративные особи второго года жизни регистрировались в апреле–мае. Период активности иматурных особей был сильно растянут и продолжался до второй декады июля. Интересно, что среди иматурных особей самки (213 экз.) значительно преобладали по уловистости над самцами (16 экз.). Среди генеративных особей, напротив, преобладали самцы (218 экз.), самок было 40 экз. Активность генеративных имаго зарегистрирована со второй декады апреля по первую декаду августа, максимальная их уловистость наблюдалась в июне. Продолжительность периода размножения *C. arvensis* составила 9 декад. Первые постгенеративные особи, завершившие размножение в текущем сезоне, отмечались в третьей декаде июля. Молодые имаго, представленные ювинильными и иматурными особями, выходили из куколок в начале августа, их активность продолжалась до начала октября. На зимовку уходили жуки нового поколения и часть постгенеративных имаго, повторно размножающихся в следующем сезоне. Таким образом, жизненный цикл *C. arvensis* может быть охарактеризован как одногодичный моновольтинный весеннее-летний рецикл.

THE LIFE CYCLE OF *CARABUS ARCENSIS* (COLEOPTERA, CARABIDAE) IN THE CENTRAL MESHCHERA FORESTS

Trushitsyna O. S.^{1,2}, Bocharov A. A.¹

¹Ryazan State University named for S. A. Yesenin, Ryazan, Russia

²National park «Meshchera», Gus-Crystal, Russia

e-mail: trushicina01@mail.ru

The life cycle peculiarities of *Carabus arcensis*, sex and age structure of local populations in forest ecosystems of Meshchera lowland (Ryazan region) are discussed. Beetles were collected by soil traps in the pine forest from April to October in 2017. It was found that the life cycle of *C. arcensis* can be characterized as a one-year monovoltine spring-summer recycle.

Key words: *Carabus arcensis*, life cycle, monovoltine, Central Meschera.

ВАРИАТИВНОСТЬ РАСПОЛОЖЕНИЯ ГНЕЗД КУЛИКА-СОРОКИ (*HAEMATOPUS OSTRALEGUS LONGIPES*) В УДМУРТИИ

Тюлькин Ю. А.

Тобольская комплексная научная станция УрО РАН, г. Тобольск, Россия

e-mail: yu.tiulkin@yandex.ru

Кулик-сорока (КС) зачастую характеризуется орнитологами как узкий стенобионт, обитающий по берегам рек, озер и морей. Основным вариантом гнездовой станции материкового подвида КС (*Haematopus ostralegus longipes*) являются открытые песчаные или галечниковые берега и острова в русле крупных и средних рек. В типичном случае кладка размещается на песке среди редкой и невысокой травянистой растительности, обеспечивающей необходимый уровень маскировки, но не ухудшающей обзора. Вместе с тем в последние годы появилось множество свидетельств высокой экотопической пластичности вида и его способности к различным вариантам размещения кладки в зависимости от состояния гнездопригодных участков. Известны случаи гнездования КС на пнях и ветровальных обломках деревьев, в пустующих гнездах крупных птиц, на различных бетонных и деревянных конструкциях (опоры ЛЭП и разрушенных мостов, дамбы, руины зданий и пр.), на обочине покрытой щебнем дороги, на пашне вдали от пойменных угодий, на деревенском приусадебном участке, на спущенных прудах рыбхоза и шламонакопителях очистных сооружений. Перечисленные варианты демонстрируют широкий диапазон возможностей КС к освоению антропогенно-трансформированной среды, но не дают представления о том, насколько распространены эти «отклонения» в обычных речных популяциях. Причина слабой изученности вопроса очевидна — на большей части территорий России численность КС крайне мала, что не позволяет собрать необходимый для анализа объем данных. Наиболее благоприятная ситуация с численностью КС в европейской части страны сложилась на р. Вятке и ее таких крупных притоках, как р. Кильмезь.

Долина р. Кильмезь сложена древними перигляциальными песками, легко размываемыми и переносимыми водным потоком. Русловые процессы, особенно активные в периоды высокого уровня воды, обеспечивают само существование береговых отмелей речных излучин как эфемерных гнездовых станций КС. Без периодического поступления новых порций песка пляжи очень быстро зарастают травами и ивняком. Островов-осередышей в реке немного. Ее левый коренной берег высокий и интенсивно освоен людьми. Неподалеку проходит федеральная автотрасса, с которой на правый берег можно попасть по трем мостам. Правый берег лесистый и во многих местах заболоченный. Людей на реке в мае немного, но в последние годы она активно осваивается турфирмами, предлагающими клиентам короткий и несложный байдарочный поход. Обилие песчаных пляжей и большое количество двустворчатых моллюсков, которые являются основным пищевым ресурсом КС, определяют высокую плотность гнездования здесь этого вида (0.56–0.89 пар/км).

Наши исследования экологии гнездования КС были проведены в 2009–2018 гг. в ходе ежегодных (конец мая) лодочных сплавов на участке среднего течения р. Кильмезь от с. Селты (57.336° с.ш., 52.154° в.д.) до с. Сюмси (57.109° с.ш., 51.562° в.д.). Общая протяженность маршрута по воде — 77 км, ширина реки на старте — 20–25 м, на финише — 45–50 м. Размеры береговых песчаных отмелей, являющихся гнездовыми станциями КС, варьировали от 20×50 м в верхней части до 50×500 м в нижней части маршрута.

Всего за период исследований было обнаружено 251 гнездо КС, причем на правом берегу реки их было найдено в 1.5 раза больше, чем на левом (147 и 90 соответственно). Типичных («пляжных») гнезд на правом берегу было в 2 раза больше, чем аномально устроенных (99 против 48). На левом берегу соотношение количества стандартных и нестандартных гнезд было почти паритетным (47 и 43 соответственно). Приведенные данные свидетельствуют о том, что условия гнездования КС на правом берегу более благоприятны, чем на левом. Вероятно, это обусловлено существующими различиями в уровне рекреационной нагрузки на прибрежные биотопы правого и левого берегов реки.

Большая часть гнезд КС располагались в полном соответствии с экологическими предпочтениями вида на отмели береговой излучины, однако около $\frac{1}{3}$ гнезд были найдены на противоположном ему обрывистом берегу. Количество КС, которые предпочли гнездиться на яру, значительно менялось по годам. Если в первые пять лет наблюдений доля КС с атипичным вариантом гнездовой станции составляла от 8 до 30%, то в последующие годы таковых было уже от 37 до 58.6%. Наблюдаемый рост отчасти объясняется некоторым усилением рекреационной нагрузки на береговые отмели. Однако с учетом сложной динамики показателя можно предположить, что значительное влияние на выбор КС места расположения гнезда оказывают также русловые и сукцессионные процессы. При длительном отсутствии высоких половодий небольшие по протяженности и ширине песчаные отмели среднего течения реки быстро зарастают ивняком и перестают соответствовать критериям гнездовой станции.

Гнезда КС в 44.6% случаев размещались в соответствии с гнездовым стандартом — среди негустых и невысоких зарослей белокопытника и других псаммофильных травянистых растений: 11.9% гнезд были устроены совершенно открыто — на участках голого песка, 4.4% наоборот, были спрятаны в траве, под кроной кустарников и даже молодых деревьев, 34.7% располагались на естественных опорах (пни, остолопы, нависающие над обрывом и лежащие на воде стволы), а 4.4% — на искусственном субстрате (опоры разрушенных мостов).

Зарегистрированные нами случаи устойчивого гнездования сразу двух КС на одних и тех же деревьях рядом с обустроенным рыбацким станом, как и факты обнаружения гнезд недалеко от деревни, доказывают, что присутствие человека само по себе не является непреодолимым препятствием для обустройства гнезда на том или ином, выгодном с трофической точки зрения участке. Главным фактором риска гибели кладок КС являются четвероногие хищники, в первую очередь собаки и лисы.

VARIABILITY OF THE LOCATION OF OYSTERCATCHER
HAEMATOPUS OSTRALEGUS NESTS IN UDMURTIA

Tjulkin Ju. A.

Tobolsk complex scientific station of the UB RAS, Tobolsk

e-mail: *yu.tiulkin@yandex.ru*

The presence of men is not an insurmountable obstacle for nest building on any site advantageous in trophic terms. The main risk factor for the death of Oystercatcher clutches is four-legged predators, primarily Dogs and Foxes.

Key words: *Oystercatcher, nesting station, nest.*

СЕВЕРНЫЙ МОРСКОЙ КОТИК ДО И ПОСЛЕ ПРОМЫСЛА:
РЕЗУЛЬТАТЫ КАЛИБРОВКИ МАТЕМАТИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ
ПО ДАННЫМ НАБЛЮДЕНИЙ
(НА ПРИМЕРЕ ПОПУЛЯЦИИ О-ВА ТЮЛЕНИЙ)

Фрисман Е. Я.¹, Жданова О. Л.^{1,2}, Кузин А. Е.³

¹*Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
г. Биробиджан, Россия*

²*Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, г. Владивосток,
Россия*

³*Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
г. Владивосток, Россия*

e-mail: *frisman@mail.ru*

В середине прошлого века северный морской котик (*Callorhinus ursinus*) оказался уникальным объектом популяционных исследований. Большая ценность меха этого животного и «удачный» ареал обитания привели к созданию четырехсторонней международной конвенции (между Канадой, Японией, СССР и США) по сохранению котиков северной части Тихого океана (Interim Convention of Conservation of North Pacific Fur Seals, 1957). В рамках конвенции были организованы масштабные исследования биологии котиков с ежегодной оценкой численности половых и возрастных групп на каждом из крупных лежбищ этих животных, а также определяли условия и размер допустимой добычи. За почти 30-летний период существования конвенции был накоплен уникальный набор данных по популяционной динамике вида. Естественно, эти данные служили хорошей основой для оценки популяционных параме-

тров и базой для построения различных математических моделей динамики численности.

На фоне многолетнего регулируемого промысла (несмотря на его предполагаемую оптимальность) в популяции морского котика о-ва Тюлений появились признаки депрессии. К концу 1980-х годов численность новорожденных щенков уменьшилась вдвое относительно средних значений для периода 1960-х–начала 1970-х годов, а затем практически стабилизировалась на этом низком уровне. Депрессия настигла и другие популяции морского котика Северной Пацифики: командорскую и прибыловскую. Чтобы изменить эту негативную тенденцию, промысел на о-ве Тюлений к 1990-м годам был значительно ограничен, а после 2008 г. прекращен. В результате резко выросла численность секачей, но ожидаемого восстановления популяции не произошло: хотя количество новорожденных щенков растет, уровень середины 1960-х гг. так и не достигнут.

Для выявления и, возможно, коррекции изменений в популяции северного морского котика о-ва Тюлений, которые привели к ее замедленному росту даже в условиях отсутствия эксплуатации, необходимо оценить и проанализировать динамику выживаемости различных половых и возрастных групп. На следующем этапе полученные оценки параметров жизненного цикла морского котика можно использовать для математического моделирования и построения прогноза динамики популяции, а также корректировки стратегии эксплуатации.

Полученные нами результаты достаточно убедительно свидетельствуют о кардинальных изменениях в популяциях северного морского котика: изменения затрагивают возрастную структуру и самок, и самцов. Замедление процессов воспроизводства (уменьшение численности щенков) и падение выживаемости молодых самок (от рождения до 3 лет) привели к тому, что к концу 1980-х гг. общая численность самок стала снижаться и в группе самок существенно выросла доля самок старшего возраста. Рост выживаемости молодых самок в позднем периоде наблюдений (после 1988–1989 гг.) привел к существенному изменению тенденции — численность самок постепенно восстанавливается.

Вместе с тем уменьшение численности новорожденных самцов полностью не компенсируется: их среднегодовая выживаемость, если и увеличивается, то не очень существенно. В позднем периоде скорость роста самцовой части популяции замедлилась и значительно изменился ее стационарный возрастной состав: доля щенков уменьшилась, а доля секачей выросла. Более того, количество секачей продолжает расти и давно превысило ту их численность, которая когда-то обеспечивала процветание популяции. Возникает парадоксальная ситуация: численность самок восстанавливается, число секачей растет, а численность приплода остается весьма небольшой.

Проведенное нами исследование фактически объясняет эту ситуацию и дает обоснование нашей гипотезы о том, что именно промысел мог привести к описанным кардинальным изменениям в популяциях северного морского ко-

тика. Хотя промысел не должен был быть селективным, результаты расчетов показывают, что он все-таки таковым оказался: невольно под промысел чаще попадали активные самцы с большей тягой к лежбищу и соответственно более успешные будущие производители. Средний репродуктивный потенциал самцов снизился почти катастрофически. Это привело к существенной перестройке возрастной структуры популяции и резкому замедлению роста популяции даже на фоне небольшого увеличения естественной выживаемости практически всех возрастных групп.

Дальнейший рост популяции северного морского котика, если и произойдет, то будет весьма небыстрым. По-видимому, для этого необходима новая перестройка качественного состава популяции: увеличение доли самцов с высоким репродуктивным успехом. Такая перестройка наверняка уже идет в популяции под действием естественного отбора после прекращения промысла. Но поскольку сейчас доля самцов-производителей с высоким репродуктивным успехом невелика (если судить по текущим низким средним значениям), то позитивные процессы естественного отбора займут много времени.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Института автоматизации и процессов управления ДВО РАН, а также при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 18-04-00073).

**NORTHERN FUR SEAL BEFORE AND AFTER HARVESTING:
CALIBRATION RESULTS OF MATHEMATICAL MODELS
ACCORDING TO OBSERVATION DATA
(ON THE EXAMPLE OF TYULENIY ISLAND HERD)**

Frisman E. Ya.¹, Zhdanova O. L.^{1,2}, Kuzin A. E.³

¹*Institute of Complex Analysis of Regional Problem FEB RAS, Birobidzhan, Russia*

²*Institute for Automation and Control Processes FEB RAS, Vladivostok, Russia*

³*Pacific Research Fisheries Center, Vladivostok, Russia*

e-mail: frisman@mail.ru

In populations of northern fur seal the processes of reproduction and survival are investigated. Though the harvest must not be selective, the calculation results display that active males with more propensity to sealery and therefore more successive breeders were subjected to harvest. Average reproductive potential of males has declined disastrously. It has brought about the essential transformation of age structure and the abrupt slowdown of population growth.

Key words: *fur seal, population, reproductive potential, survival, harvest.*

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ МОХНОНОГОГО КАНЮКА (*BUTEO LAGOPUS*) В ЮЖНЫХ ТУНДРАХ ПОЛУОСТРОВА ЯМАЛ

Фуфачев И. А., Соколова Н. А., Соколов А. А.

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

e-mail: fufa4ew@yandex.ru

В настоящее время из-за меняющихся климатических условий происходят значительные перестройки в Арктике (Xu et al., 2013; Ims et al., 2013; Myers-Smith et al., 2011; Sokolova et al., 2014). Климат контролирует изменения в экосистемах, однако также имеются опосредованные последствия, чаще образующиеся в пищевых сетях (Kausrud et al., 2008; Gilg et al., 2009; Gilgand, Yoccoz, 2010). Для понимания последствий климатических изменений в арктических экосистемах, наиболее важным является многолетнее изучение трофических взаимоотношений (Helstrom, 2014). Наиболее чувствительны к таким изменениям хищники. В этом отношении модельным объектом является мохноногий канюк, или зимняк (*Buteo lagopus* Pontoppidan, 1763), пернатый хищник, специализирующийся на потреблении мышевидных грызунов (Osmolovskaya, 1948; Potapov, 1997; Pokrovsky et al., 2013; Tast et al., 2010; Therrien et al., 2014).

Цель нашей работы — изучение динамики численности, успеха размножения и спектра питания зимняков в кустарниковой тундре в условиях меняющейся арктической экосистемы. Решали следующие задачи: 1) оценить плотность гнездования; 2) изучить успех размножения; 3) изучить динамику спектра питания зимняка; 4) проследить динамику численности мелких грызунов; 5) выявить зависимость плотности гнездования от численности грызунов; 6) оценить избирательность питания зимняка. Исследование основано на данных мониторинга, полученных за 19 лет коллективом АНИС ИЭРиЖ УрО РАН, площадь территории исследования варьирует от 100 до 250 км². Математический анализ основан на 104 гнездах зимняка, 4307 мышевидных грызунах, найденных в погадках, и 932 грызунах, пойманных давилками Геро. Статистическая обработка проводилась в ПО «R» v3.4.4 (R Core Team, 2018).

В результате анализа нами установлено, что плотность гнездования зимняка снижается и зависит от обилия мышевидных грызунов, следовательно присутствие зимняков в экосистеме становится менее значимым. Анализируя динамику численности мышевидных грызунов и плотность гнездования зимняка, мы определили два разных периода — старый и новый. По результатам гнездования прослеживается адаптация к изменяющимся условиям: в новом периоде при меньшем количестве гнездящихся пар количество слётков выше, что может быть связано с тем, что в гнездовании участвуют старые птицы, а молодые птицы не

прилетают на гнездование в район исследований. Основным кормом для зимняков остаются грызуны, но большое значение для них играет обилие леммингов, особенно в начале репродуктивного периода.

POPULATION DYNAMICS AND TROPHIC LINKS OF ROUGH LEGGED BUZZARDS (*BUTEO LAGOPUS*) IN SOUTHERN TUNDRA OF YAMAL PENINSULA

Fufachev I. A., Sokolova N. A., Sokolov A. A.

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

e-mail: fufa4ew@yandex.ru

We studied the population dynamics and feed selectivity of Rough-legged Buzzard based on the data of small rodent capturing in 1999–2017.

Key words: *Buteo lagopus*, population dynamics, trophic relations, Yamal Peninsula.

АНАЛИЗ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ АРЕАЛА ПО КРИТЕРИЯМ ОПТИМАЛЬНОСТИ (НА ПРИМЕРЕ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ *MYODES RUTILUS*)

Хляп Л. А., Окулова Н. М., Варшавский А. А.

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия

e-mail: khlyap@mail.ru

Проблема дифференциации ареала по критериям оптимальности связана с именем С. С. Шварца (1968 и др.). Накопленные за полвека материалы и появление новых технологий анализа данных позволяют представить современное решение этой проблемы. В качестве модели нами выбран широкоареальный вид — красная полевка *Myodes rutilus*. Она имеет голарктическое распространение, приуроченное в основном к бореальным лесам Евразии и Северной Америки. Настоящее исследование ограничено территорией России, где лежит почти вся площадь палеарктической части ареала этого вида. Используются собственные материалы и информация о 850 местах находок красных полевок из более чем 500 публикаций. Для 407 из них удалось охарактеризовать уровень оптимальности для красных полевок и сопоставить с климатическими характеристиками. Пространственный анализ выполнен с применением ГИС-технологий.

Основной характеристикой оптимальности служило обилие полевков. Использовано 5 градаций обилия. Для очень низкого обилия среднее количество зверьков в конце лета–осенью при отлове ловушками Геро или канавками составляло: менее 1 зв./100 лс или зв./100 цс, а на площадках мечения — менее 5 зв./га. Для низкого обилия соответственно 1–5, 1–10 и 5–20, для среднего — 6–10, 11–20, 21–40, для высокого — 11–20, 21–40 и 41–80, для очень высокого — более 20, 40 и 80. Выделенным 5 градациям обилия соответствуют 5 уровней оптимальности: пессимум (неблагоприятные для вида участки ареала, балл 1); препессимум (балл 2); субоптимум (средние по условиям участка ареала, балл 3); оптимум (балл 4); супероптимум (балл 5).

Изучение популяционной организации близкого вида — рыжей полевки (*M. glareolus*), а также наши предварительные исследования (Окулова, 1972; 2010; Окулова, Хляп, 2016; Окулова и др., 2016; 2017) показали, что, кроме обилия, имеются и другие характеристики оптимальности. К ним относятся: константность, т.е. доля лет в многолетних исследованиях, в которые красная полевка была отмечена; доля предпочитаемых биотопов; доля красных полевков среди грызунов и среди лесных полевков, характер динамики численности, которые в определенной мере сопряжены с показателями обилия.

Показатель константности в пессимуме составлял 36–43%, в препессимуме — 69–87%, в субоптимуме — от 86 до 100%, в оптимуме и супероптимуме красных полевков отлавливали ежегодно. Доля в уловах от всех грызунов в этом же ряду соответственно составляла: 0.6–8, 3–33, 20–67, 43–70 и 25–80%, а от лесных полевков — 1.3–20, 14–69, 51–67, 75–100 и 63–95%. Тенденция к падению этих показателей в супероптимуме связана с увеличением видового богатства грызунов и повышением емкости лесных местообитаний не только для красных полевков, но и для других видов грызунов. Динамика численности в пессимуме имела нечеткую 5–6-летнюю периодику, к оптимуму она приближалась к правильным 3-годовалым циклам, которые в супероптимуме могли сократиться до 2 лет. В пессимуме дольше длилась депрессия, в препессимуме — фаза роста, в оптимуме — спад.

К пессимальным участкам прежде всего относятся краевые участки ареала с неблагоприятными для красной полевки абиотическими и биотическими условиями. Самые северные места обнаружения красных полевков лежат в типичных (северных гипоарктических) тундрах. На юге краевые участки ареала выходят в настоящие степи. Участки препессимума встречаются фрагментами на западе ареала, но восточнее и в южных частях ареала могут охватывать обширные территории. В Западной Сибири такие участки приурочены к подзонам южных кустарничковых тундр, предтундровых редколесий, а возможно, и к северной тайге. Участки субоптимума в европейской части ареала красной полевки занимают относительно небольшую долю. Они локально встречаются на Кольском полуострове, шире распространены в северной тайге восточнее р. Онега, локально отмечены в хвойно-широколиственных лесах Удмуртии, типичны для северной тайги Предуралья и Урала. В Азии доля субоптимальных участков возрастает, но они

смещаются южнее: в Западной Сибири — в среднюю и южную тайгу, в Средней Сибири отмечены в Верхоленье, восточнее — в северном Приохотье. Оптимальные участки распространены нешироко, преимущественно в предгорно-горных регионах: характерны для Алтае-Саянской горной страны и прилежащих районов Западной Сибири, занятых черневой тайгой, локально — в горных лесах Северного Урала, в Западной (р. Таз) и в Северо-Восточной (Омолой, Предверхоьянье, Яна, Колыма и др.) Сибири, на западном побережье Камчатки, в Приморском крае и на Сахалине. Супероптимальные участки характерны для Западного Саяна и ближайшей части Восточного Саяна, локально отмечены на Северо-Восточном Алтае, их можно ожидать на севере Прибайкалья, Хэнтее и северо-востоке Лено-Виллюйского междуречья.

Расчеты с применением преимущественно однофакторного дисперсионного анализа показали, что в тундрах для красных полевок более благоприятны лес и кустарники в поймах рек, в лесных зонах — темнохвойная тайга, в лесостепи и степи — лесокустарниковые биотопы. В супероптимальных участках красные полевки предпочитают леса с участием кедра сибирского. Из абиотических факторов ведущую роль играли среднегодовая температура и годовая сумма осадков или их сочетание, существенна роль высоты снега в марте. Супероптимальные участки лежат в меньшем диапазоне температур, чем отмечено для всего ареала, и существенно ограничены по влажности. Экологический оптимум: среднее сочетание среднегодовой температуры и годовой суммы осадков в местах наблюдений с максимальным баллом благоприятности — 4 °С и 450 мм осадков.

Таким образом, в пределах Палеарктики обнаружена одна значительная зона оптимума (с супероптимальным) в Алтае-Саянской горной стране, где большая часть территории весьма и постоянно благоприятна для вида. В остальных частях ареала обилие красных полевок не столь велико, но они во многих регионах постоянно доминируют в населении грызунов. В зоне симпатрии с рыжей полемкой они могут уступать ей первенство, особенно после природных и антропогенных катастроф.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИПЭЭ РАН.

ANALYSIS OF THE RANGE STRUCTURE BY CRITERIA OF OPTIMALITY (ON THE EXAMPLE OF THE RED VOLE *MYODES RUTILUS*)

Khlyap L. A., Okulova N. M., Warshavskiy A. A.

Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, Russia

e-mail: khlyap@mail.ru

We performed a spatial analysis of the range structure by optimality criteria on the example of *Myodes rutilus*. The main optimality characteristic comprised 5 gradations of

the animal abundance. The population dynamics in the pessimum had indistinct 5–6-year periodicals, in the optimum it was close to regular 3-year cycles which could reduce to 2 years in the superoptimum. The depression phase lasted longer in the pessimum, the increase phase was longer in the prepessimum, and the optimum featured the longest decline phase. The marginal areas of the range with unfavorable abiotic and biotic conditions were mostly pessimal. In the Palearctic, we identified an optimum zone in the Altai and Sayan mountain country where the majority of the territory is favorable for the species.

Key words: *Myodes rutilus*, optimality criterion, spatial structure, species range.

ЭФФЕКТЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ПЛОТНОСТИ В ЦИКЛИЧЕСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ

Чепраков М. И.

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

e-mail: chepnikov@ipae.uran.ru

Динамика численности является ключевым вопросом популяционной экологии (Шварц, 1980; Hansen et al., 1999). Кроме относительно регулярного повторения различных уровней плотности (фаз популяционного цикла), ряд других характеристик свойственен популяциям грызунов, изменяющихся циклически (Krebs, 1996).

Исследовали динамику численности и эффекты популяционной плотности в циклической популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*), обитающей в южной тайге на Среднем Урале. Понятия плотность и численность использованы в широком смысле — как синонимы обилия. В изучаемой популяции рыжей полевки происходит относительно регулярное повторение различных уровней численности: низкой, средней и высокой со средним периодом три года. Доля половозрелых прибылых особей сходным образом меняется у самцов и самок в зависимости от фаз популяционного цикла: на пике численности она минимальна (1 и 8%), при низкой — промежуточная (33 и 43%), при средней — наибольшая (56 и 71%). Средняя продолжительность сезона размножения в предпиковые годы наибольшая (140 дней) по сравнению с другими годами (95 и 110 дней) в первую очередь за счет его более позднего окончания. Средний возраст на 15 июля у перезимовавших полевок при высокой численности меньше (361 день), чем при низкой (382) и средней (390). У самок эта закономерность выражена сильнее. Среди перезимовавших полевок доля особей, принадлежащих к когортам, рожденным во второй половине лета, при высокой численности составляла более половины (56%) и была выше, чем при низких (25%) и средних (19%) ее значениях. Изменение длины сезона размножения в зависимости от плотности текущего года, наименьший средний возраст перезимовавших полевок и подавление полового созре-

вания прибылых особей в годы пиков — прямые эффекты, наблюдаемые в изучаемой популяции. Для окончания сезона размножения установлена отсроченная зависимость от плотности популяции: чем выше численность популяции в предшествующем году, тем раньше закончится сезон размножения в текущем году (Чепраков, 2018). Математическое моделирование показало, что на основе одной такой зависимости можно получить реалистические популяционные циклы (Smith et al., 2006).

Особого внимания заслуживает вопрос о связи плотности популяции и доли половозрелых прибылых особей. В пределах низких и средних значений плотности (от 0 до 30 ос./га) у рыжей полевки происходят нарушения монотонности кривой, отражающей зависимость доли половозрелых прибылых особей от ее обилия. После высоких значений (~ 0.8) в интервале плотности от 0 до 7 ос./га пропорция половозрелых уменьшается примерно до 0.3 в интервале плотности 8–19 ос./га. Это уменьшение связано с воздействием аномальных погодных условий в первой половине лета и / или повышенной долей красной и красно-серой полевков в сообществе. Доля самой рыжей полевки при этой плотности существенно меньше (0.46), чем при средней (0.84) и высокой (0.74). Если неблагоприятные погодные условия примерно в равной степени подавляют половое созревание как самцов, так и самок сеголеток, то повышенная доля близкородственных видов в сообществе в большей мере действует на молодых самок рыжих полевков, чем на самцов. В интервалах плотности 20–30 ос./га выражена положительная связь обилия рыжих полевков с долей половозрелых прибылых особей. Плотностно-зависимые механизмы начинают работать уже при средней плотности (30–40 ос./га) в виде сезонного ингибирования полового созревания самок-сеголеток (Чепраков, 2013а).

Установлено, что эффект изменения веса тела в связи с фазами численности у рыжей полевки имеет несколько составляющих. Одна компонента связана с уменьшением доли сеголеток среди размножающихся животных и проявляется в периоды пиков. Другие составляющие связаны с изменениями массы тела различных возрастно-репродуктивных групп особей. У размножающихся животных межфазовая компонента изменчивости выражена сильнее, чем межгодовая. У неполовозрелых сеголеток межгодовые изменения веса тела проявляются сильнее, чем фазовые. Меньшим весом тела отличаются полевки, добытые в периоды низкой численности (Чепраков, 2011). Рыжим полевкам свойственно и наименьшее значение кондилобазальной длины черепа при низкой численности по сравнению с периодами подъемов и пиков. Кроме циклических колебаний общих размеров тела и черепа, установлены повторяющиеся колебания частных размеров черепа и их индексов. Обнаруженные межфазовые различия в форме черепа позволяют считать, что протекание популяционного цикла связано с изменениями размера мозга рыжих полевков и изменениями генотипической структуры популяции этого вида. Видимо, возрастание количества социальных внутривидовых контактов, происходящее при увеличении плотности популяции, служит причиной, приводящей к увеличению размеров мозговой коробки и мозга, индикатором которых является высота мозговой капсулы. При среднем уровне популяционного обилия для поле-

вок характерны наименьшие значения межглазничной ширины и высоты в области барабанных камер (Чепраков, 2013б). Именно эти признаки вносят наиболее существенный вклад в компоненту максимальной аддитивной наследуемости промеров черепа (Ковалева и др., 2011). Сходная межфазовая динамика этих признаков в нашем случае отражает изменения генотипической структуры, происходящие в ходе циклических изменений численности рыжей полевки (Чепраков, 2013б).

Эффект плотности популяции был выявлен при исследовании взаимосвязи между уровнем хромосомных нарушений и демографическими параметрами. С ростом численности среди молодых рыжих полевок увеличивается доля особей, имеющих повышенную частоту клеток костного мозга с аномальным числом хромосом — от 4% при низкой до 9% при средней и до 20% при высокой (Чепраков, Ракитин, 2012).

Установлены изменения ритмов суточной активности рыжей полевки, происходящие в ходе популяционных циклов. В период высокой и средней плотности популяции рыжие полевки попадают в ловушки в любое время суток с одинаковой частотой. При низкой плотности уменьшена пропорция дневной активности и повышена доля ночной и утренней. Бюджет суточной активности субдоминантного вида (красной полевки) изменяется в зависимости от фазы популяционного цикла доминирующего вида: доля дневной активности уменьшается в годы низкой плотности рыжей полевки. Для подчиненных компонентов изучаемого сообщества таких изменений не обнаружено (Чепраков, 2013в).

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

EFFECTS OF DENSITY POPULATION IN A CYCLIC POPULATION OF BANK VOLE

Cheprakov M. I.

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

e-mail: cheprakov@ipae.uran.ru

Numbers dynamics and population density effects were studied in a cyclic population of bank vole (*Clethrionomys glareolus*), that inhabits southern taiga in the Middle Urals. In the studied bank vole population there are relatively regular iterations of consecutive numbers: low, medium, and high with three years average period. The proportion of matured this year individuals similarly changes in males and females, subject to a population cycle phase. The alterations in diurnal activity rhythm, that take place during population cycles, were defined.

Key words: *bank vole, population density, numbers dynamics.*

МАРКИРОВОЧНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ЛЕМУРОВ ВАРИ (VARECIA: LEMURIDAE)

Черевко Л. С.

Алтайский государственный медицинский университет, г. Барнаул, Россия

e-mail: lara-cherevko@mail.ru

Черно-белые (*Varecia variegata variegata*) и красные (*Varecia variegata rubra*) лемуры вари наносят метки аногенитальными железами (самцы, самки) и секретом желез, расположенных в области груди и подбородка (самцы). Маркировочная деятельность отмечается уже в возрасте 6–7 недель (Kress et al., 1978). Ряд авторов указывает на различные функции запаховых меток у *Varecia v. variegata* и *Varecia v. rubra*: обозначение границ территории группы, информация о половой принадлежности особей и репродуктивном состоянии, идентификация особей (Pereira et al., 1988; Morland 1991; Kappeler, 1997; Vasey 1997, 2003, 2007). Однако ни в одной из работ не было рассмотрено влияние различных факторов на маркировочное поведение лемуров вари, что и послужило предметом исследования данной работы.

Исследовано 155 особей лемуров вари (62 самки и 93 самца) на базе отечественных и зарубежных зоологических парков в летние месяцы. Методом регистрации отдельных поведенческих проявлений фиксировали моменты нанесения меток самцами и самками (Попов, Ильченко, 2008). Получено 647 регистраций для *Varecia v. variegata* и 758 для *Varecia v. rubra*.

Для оценки различий между двумя группами данных применяли критерий Манна-Уитни (U), для выяснения различий между несколькими группами переменных применяли критерий Крускала-Уоллиса (H). В целях определения тесноты (силы) и направления корреляционной связи между двумя признаками применяли корреляцию Спирмена (R_s). Статистические расчеты проводились в программе SPSS Statistics 17.0.

Результаты показали, что частота нанесения меток не связана с числом особей в группе ($R_s = -0.23$, $p > 0.05$ для *V. v. variegata* и $R_s = 0.12$, $p > 0.05$ для *V. v. rubra*). Анализ возраста животных и частоты нанесения меток показал наличие обратной связи для самцов ($R_s = -0.42$, $p = 0.01$ для *V. v. variegata* и $R_s = -0.52$, $p = 0.01$ для *V. v. rubra*), т. е. максимальную активность в маркировочном поведении демонстрируют молодые самцы, с возрастом частота нанесения меток снижается. У самок частота нанесения меток не связана с возрастом ($R_s = 0.17$, $p > 0.05$ для *V. v. variegata* и $R_s = 0.08$, $p > 0.05$ для *V. v. rubra*).

Анализ частоты нанесения меток и частоты агрессивных актов, инициируемых этими особями, показал наличие умеренной прямой связи для самок ($R_s = 0.35$, $p = 0.01$ для *V. v. variegata* и $R_s = 0.41$, $p = 0.01$ для *V. v. rubra*). У самцов связь между этими показателями не достоверна ($R_s = 0.08$, $p > 0.05$ для *V. v. variegata* и $R_s = 0.26$, $p > 0.05$ для *V. v. rubra*).

В группах с разным половым составом (группы из самцов или самок, смешанные группы) частота нанесения меток колебалась от 0.01 до 0.28 р/ч. При этом у самцов не выявлено значимых различий в частоте нанесения меток в зависимости от полового состава групп ($H = 38.3$, $p > 0.05$ для *V. v. variegata* и $H = 11.9$, $p > 0.05$ для *V. v. rubra*). У самок же различия достоверны ($H = 7.6$, $p = 0.05$ для *V. v. variegata* и $H = 6.1$, $p = 0.01$). Обращает на себя также тот факт, что у самок из пар (самец и самка) маркировочная активность отсутствовала или наблюдались ее единичные случаи. У самцов маркировочная активность оставалась низкой независимо от состава групп.

У самок было зарегистрировано перемечивание меток, оставленных другими самками: доминирующая самка группы наносила свою метку поверх меток оставленных другими самками (41% случаев для *V. v. variegata* и 55% случаев для *V. v. rubra*). Не было зарегистрировано перемечивания меток, оставленных самцами, ни самками, ни другими самцами.

Самцы маркировали преимущественно объекты, расположенные по периферии вольер, в то время как самки — центральные части. Для групп, которые содержались в вольерах, состоящих из закрытой (в помещении) и открытой части, сравнивали количество меток, оставленных в каждой из этих частей. Животные чаще наносили метки во внутренних частях вольеров (от 53 до 64% случаев), однако статистической значимости различия не достигают ($U = 42$, $p > 0.05$ для *V. v. variegata* и $U = 68$, $p > 0.05$ для *V. v. rubra*). Частота нанесения меток также не связана с площадью, приходящейся на одного животного ни для самок, ни для самцов обоих подвидов ($R_s = -0.16$, $p > 0.05$ для *V. v. variegata* и $R_s = -0.21$, $p > 0.05$ для *V. v. rubra*).

Затем мы проанализировали соотношение количества меток, нанесенных самцами грудными, шейными и аногенитальными железами. У обоих видов большая часть меток наносилась секретом грудных желез (52% случаев для *V. v. variegata* и 46% случаев для *V. v. rubra*), аногенитальными железами — не более 22%. У двух самцов из разных групп зарегистрированы единичные случаи ($n = 8$) нанесения меток секретом грудной железы на других самцов *V. v. rubra*. Со стороны реципиента в 75% случаев в ответ следовала разной степени агрессия.

Таким образом, частота нанесения меток у обоих представителей не связана с количеством особей в группе, типом вольера и его площадью. У самцов маркировочная активность отрицательно коррелирует с возрастом, а у самок — с агрессивностью. Кроме того, у самок маркировочная активность различается в зависимости от полового состава группы. Самцы наносили метки преимущественно на объекты, расположенные по периферии вольер, а самки — в центральных частях. Самцы большую часть меток наносили секретом грудных желез.

SCENT MARKING BEHAVIOR OF RUFFED LEMUR
(VARECIA: LEMURIDAE)

Cherevko L. S.

Altai State Medical University, Barnaul, Russia

e-mail: *lara-cherevko@mail.ru*

We studied scent marking behavior of black-and-white (*Varecia variegata variegata*) and red (*Varecia variegata rubra*) ruffed lemurs in Russian and foreign Zoological parks in summer months. The influence of such factors as the number and sexual composition of the group, type of enclosure and its area, age, aggressiveness and period of pairing on lemur scent marking activity is analyzed.

Key words: *ruffed lemurs, marking behavior, scent mark, cervical and anogenital odorous glands.*

ВОЗРАСТНОЕ СООТНОШЕНИЕ У ВАРАКУШКИ *LUSCINIA SVECICA*
ВО ВРЕМЯ ВЕСЕННЕГО ПРОЛЕТА И ГНЕЗДОВАНИЯ В РАЙОНЕ
ОЗЕРА ЧАНЫ (ЮГ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ)

Чернышов В. М.

Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск, Россия

e-mail: *chernyshov@ngs.ru*

Соотношение годовалых и более старых особей нередко используется для оценки выживаемости разных видов птиц и возрастно-половых групп (Ricklefs, 1997; Паевский, 2008; Бурский, Демидова, 2011; Шитиков, Гагиева, Большакова, 2016). У варакушки наличие треугольных светлых пятен на вершинах больших верхних кроющих перьев второстепенных маховых крыла служит надежным признаком первогодков до начала смены этих перьев во время первой послебрачной линьки. Проанализированы материалы весенних и летних отловов паутинными сетями варакушки в 1980–2002 гг. в районе оз. Чаны (преимущественно в Здвинском р-не Новосибирской области). Всего использованы сведения о 583 пойманных особях (390 самцов и 193 самки). У части птиц возраст определен по данным кольцевания в предыдущие годы. Выживаемость оценивали по соотношению $A / (A + I)$, где A — число старых особей (2 года и более), I — число молодых (годовалых) птиц (Ricklefs, 1997).

В район исследований варакушка прилетает в четвертой пятидневке апреля. К середине мая прилёт местных особей подвида *Luscinia svecica pallidogularis*

заканчивается. Во второй половине мая наряду с местными птицами в отловах встречаются пролетные особи северного подвида *Luscinia svecica svecica*, отличающиеся более крупными размерами и фиолетовым оттенком оперения на горле. В конце мая–начале июня весенняя миграция варакушки заканчивается. Откладка яиц в самых ранних из 132 найденных гнезд началась 11 мая, в самом позднем — 3 июля. Сезон полной послебрачной линьки варакушки начинается в последних числах июня и заканчивается в конце первой декады сентября. Последние не приступившие к смене оперения особи отмечены в конце июля, а первые перелинявшие — во второй декаде августа. Взрослых местных птиц, у которых можно было определить возраст, отлавливали до первых чисел августа.

В апреле из 8 пойманных самцов семь оказались старыми. В целом в апреле–мае преобладание старых самцов (50.6%) ($n = 83$), так же как и старых самок (58.3%) ($n = 36$) несущественно. Среди 26 самцов северного подвида 18 (69.2%) оказались первогодками. В июне достоверное превышение старых особей над молодыми отмечено только у самок (64.0%, $p = 0.01$) ($n = 89$), а в июле–августе — у самцов (75.9%, $p < 0.001$) ($n = 87$).

Возрастное соотношение у варакушки сильно меняется по годам. Доля первогодков среди самцов колебалась от 10.0% ($n = 30$) в 1987 г. до 80.6% ($n = 31$) в 1983 г. Среди самок пропорция молодых особей менялась в пределах 27.3% ($n = 44$) в 1986 г. и 66.7% ($n = 30$) в 1985 г. Возможно, эти колебания отражают изменения в продуктивности популяции.

По суммарным данным отловов во все сезоны выживаемость самцов составила 0.57, а самок — 0.60, различия несущественны. Эти показатели близки к среднегодовой выживаемости варакушек (0.52), рассчитанной ранее на меньшем материале (Чернышов, 1988) по методу составных демографических таблиц на основе повторных отловов меченых особей (Паевский, 1985). Таким образом, вычисление возрастного соотношения — достаточно простой и, по-видимому, надежный способ определения демографических параметров популяции этого вида дроздовых.

AGE RATIO OF BLUETHROAT *LUSCINIA SVECICA* DURING SPRING PASSAGE AND NESTING NEAR LAKE CHANY (THE SOUTH OF WESTERN SIBERIA)

Chernyshov V. M.

Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk, Russia

e-mail: *chernyshov@ngs.ru*

Age structure of the Bluethroat in time of arrival varies year by year. Perhaps these fluctuations reflect changes in natality.

Key words: *Bluethroat, age, arrival time.*

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИИ СТЕПНОЙ КОШКИ (*FELIS LYBICA ORNATA*) В КАЗАХСТАНСКОЙ ЧАСТИ ПУСТЫНИ КЫЗЫЛКУМ

Шакула Г. В.

НПО «Дикая природа», с. Жабаклы, Казахстан

e-mail: georgiy.shakula@mail.ru

Степная кошка (*Felis lybica ornata* Gray, 1830) является типичным, широко распространенным и даже многочисленным в Кызылкумах видом — настолько, насколько это возможно для хищника, стоящего на вершине экологической пирамиды.

Исследования проводили в 2010–2018 гг. путем экспедиционных выездов и автомобильных маршрутных учетов во все сезоны; в поле отработано в общей сложности 452 человеко-дня. Кроме того, с 2013 г. в районе исследований установлены фотоловушки: 1 — в 2013 г., 3 — в 2014 г., 7 — в 2015 г., 9 — в 2016 г. и по 13 — в 2017 и 2018 гг. За все время устройствами отработано 4779 фотоловушко-суток.

За время исследования нами визуально отмечено 7 степных котов (5 встреч в 5 точках), в то время как фотоловушки зафиксировали 136 их подходов к камерам в 42 географических точках. Помимо степной кошки, камеры сняли еще 44 вида животных (5491 подход), в том числе 8 видов рептилий, 18 — птиц и 18 — млекопитающих, включая 4 вида других хищников: лисицу-караганку (*Vulpes vulpes karagan*) в 50 точках — 456 подходов, перевязку (*Vormela peregusna alpherakyi*) в 4 точках — 5 подходов, ласку (*Mustela nivalis*) в 4 точках — 4 подхода и каракала (*Caracal caracal thriobia*) — в 1 точке 1 подход. Полученный с помощью фотоловушек материал был статистически обработан, т.е. был рассчитан индекс обилия (число подходов/число ловушко-суток×100), который составил 5.57 для степной кошки, в то время как для лисицы этот показатель равнялся 9.54, для перевязки — 0.10, для ласки — 0.08, а для каракала — 0.02. Таким образом, фотоловушки позволяют оценить степень обычности/редкости разных видов животных: например можно сказать, что лисица в казахстанской части пустыни Кызылкум в 3.4 раза более обычна, чем степная кошка.

Фотоловушки позволили проследить суточную и сезонную активность животных. Степная кошка оказалась преимущественно ночным животным: на долю ночных подходов приходится 82% всех встреч. Активность в светлое время суток приурочена в основном к утренним и вечерним часам, за исключением декабря и апреля, когда степной кот активен и днем. Дневная активность полностью отсутствует только в июне.

К 1990-м годам пушной промысел в Казахстане повсеместно прекратился. Это дало возможность степной кошке не только восстановить свою численность, но и захватить новые местообитания, т.е. численность популяции, которую мы наблюдаем сейчас, соизмерима с той, что была 80 лет назад. В настоящее время степной кот не является редким видом в казахстанской части Кызылкумов и распространен

повсеместно: от долины Сырдарьи на востоке до границы с Узбекистаном на западе, от Чардаринского водохранилища на юге до солонцов на месте отступившего Аральского моря на севере. Заселяет он не только биотопы, граничащие с водными источниками, но и обширные массивы безводных песчаных пустынь.

Исследования проводили при поддержке Mohamed bin Zayed Species Conservation Fund и Small Cat Action Fund of Panthera.

THE ASIATIC WILD CAT (*FELIS LYBICA ORNATA*) POPULATION CURRENT STATUS ASSESSMENT IN THE KAZAKHSTAN PART OF KYZYLKUM DESERT

Shakula G. V.

Wild Nature NGO, v. Zhabagly, Kazakhstan
e-mail: georgiy.shakula@mail.ru

We estimated the abundance index of Wild Steppe Cat in comparison with other predators of the Kazakhstan part of the Kyzylkum Desert on the basis of visual observations and photo-trap data taken in 2013–2018. We also present data on the daily activity of Wild Steppe Cat.

Key words: *Wild Steppe Cat, population, abundance, Kyzylkum Desert.*

СРАВНЕНИЕ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ СООБЩЕСТВА ЗЕМЛЕРОЕК В XX И В XXI ВЕКАХ В СРЕДНЕЙ ЕНИСЕЙСКОЙ ТАЙГЕ

Шефтель Б. И.¹, Якушов В. Д.²

¹*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия*

²*Пензенский государственный университет, г. Пенза, Россия*

e-mail: borissheftel@yahoo.com, bio.yakushev@gmail.com

Многочисленные исследования показали, что в конце XX столетия во многих регионах произошел коллапс циклической динамики численности мелких млекопитающих (Hörnfeldt, 2004; Saitoh, 2006; Бобрецов, 2016 и др.). Обычно этот феномен связывают с глобальными климатическими изменениями. Наши исследования проводились в средней енисейской тайге на Енисейской экологической станции «Мирное» в течение 40 лет, с перерывом в конце XX–начале XXI веков. Сообщество землероек-бурозубок состояло из 8 видов (*Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. isodon*,

S. minutus, *S. tundrensis*, *S. roboratus*, *S. minutissimus*, *S. daphaenodon*), доминировали *Sorex araneus* и *S. caecutiens*. Анализ характера динамики показал, что если в XX в. прослеживались четкие циклические колебания (Sheftel, 1989), то в XXI в. таковых не наблюдалось. Статистическая обработка колебаний посредством автокорреляционного анализа, выполненного в программах Past и MS Office Excel, показала, что для XX в. характерен четкий и статистически значимый период колебаний, равный 4 годам (коэффициент корреляции $r = 0.765$, $p < 0.05$), а для XXI века характерен слабый и недостоверный период, равный 3 годам (коэффициент корреляции $r = 0.386$).

Анализ флуктуирующей асимметрии краниологических признаков обыкновенной бурозубки (*S. araneus*), выполненный в циклический период динамики численности, показал, что на пиках численности флуктуирующая асимметрия максимальная, а при низкой численности — минимальная (Zakharov et al., 1991). При этом различия были статистически значимыми. Аналогичные исследования, выполненные в XXI в., не выявили подобной закономерности — различий в показателях флуктуирующей асимметрии между годами с высокой и низкой численностью практически не было.

Основная причина исчезновения циклических колебаний предположительно связана с глобальным потеплением климата (Berteaux et al., 2006; Bierman et al.; 2006, Ims et al., 2008). Мы выявили, что раннее весеннее снеготаяние часто приводит к снижению численности зверьков. В XX в. в период циклической динамики численности доминантами в сообществах землероек на обоих берегах Енисея практически всегда были *S. araneus* и *S. caecutiens*, в XXI в. ситуация изменилась, особенно на левом берегу Енисея — численность обыкновенной бурозубки здесь сократилась, а в доминанты стали поочередно выходить *S. roboratus* и *S. tundrensis*. Необходимо также отметить, что из уловов практически исчезла крупнозубая бурозубка *S. daphaenodon*. Таким образом, сообщество землероек в период без циклических колебаний выглядит менее стабильным.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН № 41 «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России».

THE COMPARISON OF NUMBER DYNAMICS TYPES IN SHREW COMMUNITY IN MIDDLE YENISEI TAIGA IN XX AND XXI CENTURIES

Sheftel B. I.¹, Yakushov V. D.²

¹Severtsovi Institute Ecology and Evolution RAS, Moscow, Russia

²Penza State University, Penza, Russia

e-mail: borissheftel@yahoo.com, bio.yakuschov@gmail.com

The changes in numbers dynamics of shrew community in XX and XXI centuries at the Middle Yenisei were analyzed. It is shown that the numbers of common shrew has decreased and the species *S. roboratus* and *S. tundrensis* have begun to come out dominants by turns. Remarkd that numbers fluctuations have disappeared, and this

phenomenon is probably related to global climate warming. It is found out that the shrew community without cyclic fluctuations looks less stable.

Key words: shrews, numbers, domination, climate, asymmetry.

ИЗМЕНЕНИЕ МАССЫ ТЕЛА ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX ARANEUS*) И КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ (*MYODES RUTILUS*) В СНЕЖНЫЙ ПЕРИОД ГОДА

Юодвиршис С. В., Стариков В. П., Муртазин Д. И.

Сургутский государственный университет, г. Сургут, Россия

e-mail: dovgal.sv@yandex.ru

В условиях Среднего Приобья масса тела обыкновенных бурозубок увеличивалась до ноября, а затем уменьшалась в среднем на 1.55 г (19.48%) у самцов и на 0.89 г (10.42%) у самок, достигая в декабре минимальных за снежный период значений. В январе зарегистрирован прирост массы тела как у самцов, так и у самок, за которым следовало незначительное понижение в феврале, что может быть обусловлено резким похолоданием во второй половине января. Весной, в период полового созревания, наблюдалось увеличение массы у самцов в среднем на 2.62 г (46.95%), у самок этот показатель составил 0.84 г (14.08%). Такой незначительный прирост массы тела, а также последующее снижение в апреле–мае может быть связано с более поздним половым созреванием самок и глубокой зимней весовой депрессией (Ивантер, 2014). Начиная со второй половины зимы, самцы опережали самок по массе, особенно хорошо это заметно по «весеннему скачку» в марте. Следует отметить, что у самцов также наблюдалась большая изменчивость массы тела за анализируемый нами промежуток времени, чем у самок.

Для красной полевки характерно подобное общее направление сезонных изменений массы тела у самцов и самок по март включительно: и у самок, и у самцов минимум массы тела достигался в марте — в среднем понижение за зиму составляло 2.8 г (16.67%) у самцов и 2.89 г (16.22%) у самок. Рост массы тела у самок зарегистрирован в феврале, за которым наблюдалось понижение в марте. Изменение массы самцов в этот период незначительно (0.20 г). Предположительно на это могло повлиять потепление в середине февраля с последующим снижением среднесуточных температур во второй половине месяца. В апреле у самцов наблюдался резкий «весенний скачок» — масса тела повышалась на 5.25 г (37.45%).

Мы провели корреляционный анализ изменения массы тела и таких факторов, как изменение длины светового дня, глубины снежного покрова и среднесуточной температуры. Для коэффициентов корреляции, которые по шкале Чеддока считаются высокими, мы также вычислили индекс детерминации, кото-

рый рассчитывается по формуле: $D = r^2$ (Гусев, 2002). В 79% случаев масса самцов обыкновенной бурозубки изменялась в зависимости от длины светового дня и среднесуточной температуры, у остальных (21%) изменение обусловлено другими причинами. Масса самок полевки в 66% случаев показала обратную зависимость от глубины снежного покрова. Масса самцов красной полевки в 59% случаев зависела от среднесуточных температур.

Согласно литературным данным, зимняя регрессия массы тела грызунов и насекомых является адаптацией, направленной на снижение энергозатрат на особь наряду с минимизацией потребления корма, интенсивности метаболизма, уменьшением средней массы мозга и мозговой капсулы (Сафронов, 2009; Ивантер, 2015; Яскин, 2018).

Изменения массы тела обыкновенной бурозубки и красной полевки имели общее направление (зимняя регрессия, минимум и последующий рост данного параметра в период активного полового созревания), тем не менее наблюдались характерные отличия: достижение минимальных значений массы тела обыкновенной бурозубки в декабре и ее последующий постепенный рост совпадал с минимальной продолжительностью светового дня и ее увеличением; у красной полевки минимум приходился на март, а увеличение массы начиналось тогда, когда регистрировались положительные значения среднесуточной температуры. В соответствии с функционально-онтогенетическим подходом (Оленев, 2004) пойманные нами особи красной полевки соответствовали второму пути онтогенетического развития, который характеризуется бифазным ростом. Это подразумевает, что ранней весной после периода зимней «консервации» следуют резкий скачок значений массы тела и половое созревание, что и наблюдалось нами.

Предполагается (Яскин, 2018), что изменения массы тела на разных этапах онтогенеза, равно как и комплекс сезонных адаптивных морфофизиологических преобразований животных, определяется размерами мозга (Sacher, 1974). В частности, зимняя регрессия массы мозга влияет на когнитивные способности и пространственное поведение рыжей полевки (Яскин, 2013) и обыкновенной бурозубки (Lazaro, 2017). Одним из основных факторов среды, определяющих изменение размеров мозга и перестройку биологических показателей животных, считается фотопериод (Оленев, Григоркина, 2014). Зависимость изменений массы тела от длины светового дня и интенсивности освещения была доказана лабораторными экспериментами (Dark et al., 1983).

По нашим данным наблюдалось отличие корреляции между изменением массы тела самок и самцов (как обыкновенной бурозубки, так и красной полевки) и фотопериодом. Согласно литературным данным, уровень андрогенов и эстрогенов закономерно изменяется по сезонам (Яскин, 2013). Следовательно, в эпифиз поступает обратная информация о циркулирующих в крови гормонах (Ковальзон, 2004). Возможно, подобные рецепторы существуют и в эпифизе мелких млекопитающих, и фотореактивность характеризуется половым диморфизмом.

Зарегистрированная нами меньшая фотореактивность самцов красной полевки по сравнению с самцами обыкновенной бурозубки, возможно, связана с

вероятностью подснежного размножения грызунов. Так, на джунгарских хомячках показано, что в регионах, где хотя бы в отдельные годы возможно постоянное размножение, высока встречаемость фоторефрактерных особей (Штайнлехнер, 1999), хотя одним из условий реализации зимнего размножения является увеличение светового дня (Оленев, 2014). Таким образом, животные должны ориентироваться на тенденцию изменения фотопериода.

CHANGING OF BODY MASS OF SOREX ARANEUS AND MYODES RUTILUS IN THE SNOW PERIOD OF THE YEAR

Juodvirshis S. V., Starikov V. P., Murtazin D. I.

Surgut State University, Surgut, Russia

e-mail: dovgal.sv@yandex.ru

The dependence of body mass of *Sorex araneus* and *Myodes rutilus* on day length, snow depth and average temperature in winter was studied. It is found that the changes in body mass have a common character in both species (winter regression, minimum and subsequent increase during puberty), but some differences exists. The main differences observed in females' body weight contrasts to males (in both species) depending on photoperiod.

Key words: *common shrew, red-backed vole, body mass, photoperiod.*

РОЛЬ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ТЕОРИЙ В ЗАПОВЕДНОМ ДЕЛЕ

Якимчук А. В.

Российский государственный гидрометеорологический университет,

г. Санкт-Петербург, Россия

e-mail: eufrainu@gmail.com

Ревизионизм в отношении некоторых экологических констант ставит перед природоохранным сообществом вопрос о целесообразности сохранения очаговых экосистем голоцена в эпоху фактического антропоцена (Kareiva et al., 2011). Одновременно происходит смена приоритетов в практике территориальной охраны природы: идея ценности биоразнообразия *per se* замещается идеей особого биоразнообразия ради благосостояния человека. К примеру, для современного этапа заповедного дела в России характерны проведение восстановительных мероприятий в нарушенных экосистемах и развитие рекреационных услуг (Кудактин, Шогенов, 2015). Пороговые значения подобных услуг на заповедной территории являются результатом исключительно субъективных оценок. Таким образом, доминирование

гуманитарной составляющей способно в деле охраны природы привести к научно необоснованным решениям в угоду текущему моменту. Следовательно, обновление методологического каркаса может позволить отечественному заповедному проекту вновь обратить внимание на свои первоначальные установки, которые в сложившихся условиях получают необходимую научную аргументацию.

Учитывая опыт прошлого столетия, необходимо отметить, что ключевые концепции и популяционной экологии, и экологии сообществ внесли немаловажный вклад в становление и развитие заповедного дела. Более того, научное обоснование, как правило, неизбежно предшествовало появлению охранного статуса территории (Кудактин, 2017). Универсальной заповедной теории не существует в готовом виде: необходимый инструментарий — теории, модели, алгоритмы — предмет постоянного заимствования.

Данный обзор, основанный главным образом на литературных данных, преследует цель рассмотреть теорию островной биогеографии (далее — ТОБ) (MacArthur, Wilson, 1967) и метапопуляционную теорию (далее — МТ) (Levins, 1969; Hanski, Gilpin, 1991; Hanski, 1997; Хански, 2009) в контексте возможных рекомендаций для заповедной практики. Считается, что в области охраны природы ТОБ в качестве концептуальной основы со временем уступила место МТ (Hanski, Simberloff, 1997).

В фокусе представленных теорий находятся демографические процессы колонизации, вымирания и реколонизации. Однако если ТОБ описывает пространственно-временную динамику целых сообществ, то МТ ограничивается популяционным уровнем, рассматривая метапопуляционную модель одного или двух видов. Соответственно прикладной аспект МТ, по-видимому, может быть использован в решении задач по охране редких и исчезающих видов, в то время как релевантность ТОБ накопленным эмпирическим данным является предметом дискуссии (Zimmerman, Bierregaard, 1986) и в конечном счете делом вкуса исследователя. Более того, экстраполяция итоговых положений ТОБ на экосистему заповедника, пусть даже существующую в полуостровных или приближающихся к островным условиям (Матюшкин, 2005), недостаточно корректна. Хотя бы по той причине, что заповедный участок является скорее элементом гетерогенного ландшафта, нежели «островом» посреди непригодного для существования «моря» (Haila, 2002). Полагаем, что для ряда случаев именно земли заповедного фонда будут выступать как доноры мигрантов, то есть для определенных видов будут выступать в роли исходной материковой популяции (в понимании ТОБ).

Появление ТОБ, по мнению Хаббелла (Hubbell, 2001), обернулось радикальным отступничеством в традиционных взглядах на экологию сообществ. Островное сообщество трактовалось как открытая группа, лишенная таксономической устойчивости вследствие экологической симметрии видов (Hubbell, 2010). Тем не менее внимание приковал совсем иной аспект ТОБ — размер территории как стержневая переменная, которая обладала прогностическим эффектом, т.е. «примат территории», вытекающий из основных положений ТОБ (Соколов и др., 1997). В связи с этим соотношение «виды–площадь» становится руководящим принципом в природоохранной практике. Здесь стоит допустить, что корреляция еще не означает причинно-следственной

зависимости (Shrader-Frechette, McCoy, 1993). В дальнейшем, чтобы свести к минимуму темпы вымирания видов, были предложены несколько геометрических принципов: при проектировании заповедника прежде всего учитывались его площадь и форма, а в случае нескольких резерватов — наличие экологических «коридоров» («stepping stones» согласно терминологии ТОб) (Diamond, 1975).

ТОб предвосхитила не только нейтраллизм Хаббелла. В ней, на примере антропогенной трансформации лесного массива в Висконсине, были обозначены контуры еще одного явления — фрагментации ландшафта. Впоследствии ключевой темой МТ станет вероятность выживания вида, несмотря на локальное вымирание, именно во фрагментированном ландшафте (Хански, 2009).

МТ в отличие от ТОб, подверглась интенсивной теоретической разработке. Классическая модель Левинса (1970) была дополнена различными типами метапопуляций в зависимости от влияния степени локального вымирания (Harrison, 1991). Важная деталь — все представленные модели были основаны на реально существующих популяциях.

Следовательно, если вид способен продемонстрировать потенциальную метапопуляционную структуру, значит, и сохранить этот вид можно в форме метапопуляции. Подтверждением этому может служить ставший уже хрестоматийным пример создания природоохранной стратегии для трех подвидов пятнистой неясыти (*Strix occidentalis*) (Gutierrez, Harrison, 1996). Особый интерес вызывает случай северной пятнистой неясыти (*Strix occidentalis caurina*) (Thomas et al., 1990) как интеграция научного подхода и социально-экономических интересов.

Заповедный режим — лучшее из возможных решений, даже если учитывать тот факт, что оно по своей сути — решение «Ноевого ковчега» (Western et al., 1989), т.е. вариант определенной сегрегации. Заповедное дело должно оставаться территорией сосуществования теорий, всегда открытой для актуального экологического знания.

THE ROLE OF ECOLOGICAL THEORIES IN NATURE CONSERVATION

Iakimchuk A. V.

Russian State Hydrometeorological University, Saint-Petersburg, Russia

e-mail: eufrainu@gmail.com

Based mainly on literature the review aims to consider the theory of island biogeography (TIB) the metapopulation theory (MT) in context of possible recommendations for the practice of nature conservation. As distinct from TIB the MT was subject to intensive theoretical development. All of the presented models were based on really existing populations. If a species can demonstrate potentially metapopulation structure then it can be saved in metapopulation form. The nature conservation regime is the best of possible decisions in this case.

Key words: *island biogeography, metapopulation theory, nature conservation.*

Секция 2

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ

Section 2

EVOLUTIONARY ECOLOGY

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ МОЛЛЮСКОВ РОДА *CERASTODERMA* (BIVALVIA) ПРИ ИЗМЕНЕНИИ РЕЖИМА ВОДОЕМОВ И ЦЕНОТИЧЕСКОГО КОНТРОЛЯ

Андреев Н. И.¹, Андреева С. И.²

¹Омский государственный университет путей сообщения, г. Омск, Россия

²Омский государственный медицинский университет, г. Омск, Россия

e-mail: nik_andreyev@mail.ru

Прослежено формообразование среди моллюсков *Cerastoderma* Аральского моря в период его регрессии. Колоссальные изменения экосистемы Аральского моря не имеют аналогов в современном мире и по результатам сравнимы с эволюционными преобразованиями экосистем солоноватых палеоводоёмов. Если обратиться к палеонтологическим материалам, то поражает сходство описанных палеонтологами процессов с протекающими в конце XX в. в Аральском море. Причем эти процессы имеют универсальный характер — они присущи в прошлом всему живому нашей планеты. В результате современного кризиса экосистемы Аральского моря произошло вымирание флоры и фауны, которые всегда предшествовали взрыву видообразования в геологическом прошлом. Смена типа продуцирования первичного органического вещества, сопровождающаяся повышением трофности водной толщи, обусловила переход анагенетической эволюции экосистемы Аральского моря к этапу, когда ведущая роль принадлежит диверсификационным процессам, в результате развития которых началось частичное восстановление структуры экосистемы.

С позиций трофической структуры сообществ к первой половине 1980-х годов в экосистеме Арала в силу различной солеустойчивости уцелел случайный набор видов, при этом отдельные трофические группировки были полностью утрачены. В зоопланктоне, зообентосе и ихтиофауне практически исчезли все хищники. В составе зообентоса сохранились только собирающие детритофаги и один подвижный сестонофаг. Полностью была утрачена группировка неподвижных сестонофагов, имеющая большое значение в функционировании экосистем других морей и океанического шельфа.

До зарегулирования стока рек и осолонения в Аральском море обитали *Cerastoderma rhomboides* и *C. isthmicum* — виды с наружным оплодотворением и пелагической личинкой. Первый вид обитал собственно в море и при небольшом осолонении выпал из фауны, второй — в осолоненных заливах-култуках, откуда при последующем осолонении моря расселился по его акватории. Оба вида находились под жестким ценотическим контролем и тяготели к плотным грунтам, являясь представителями инфауны. *Dreissena* не позволяли *Cerastoderma* осваивать нишу эпифауны, используя их раковины, возвышающиеся над поверхностью

грунта, в качестве субстрата. Облепив задний, выступающий над грунтом край раковины *Dreissena* вдавливали их своей массой в грунт, ухудшая условия дыхания и питания *Cerastoderma*.

В условиях экологического кризиса изменилось видоспецифическое поведение у части популяции инфаунного обитателя песчаных грунтов *Cerastoderma isthmicum*, перешедшего к обитанию на поверхности грунта. Этому способствовали утрата к середине 1980-х годов ценотического контроля со стороны неподвижных сестонофагов и усилившаяся конкуренция со стороны инфаунного акклиматизанта *Syndosmya segmentum*, пластичного в пищевом отношении и обитающего в исходном ареале в условиях жесточайшей конкуренции. Из всех сохранившихся видов зообентоса *Cerastoderma*, как типичные облигатные сестонофаги, были наиболее специализированными формами, преадаптированными всей своей предшествующей эволюцией к возможности смены стратегии питания в сторону еще большей специализации — переходу к фильтрации только из водной толщи. Именно в силу облигатной сестонофагии при повышении трофности толщи вод и отсутствии конкуренции со стороны неподвижных сестонофагов часть *Cerastoderma* оказались способными освоить свободную трофическую нишу.

Выход на поверхность грунта осуществлялся постепенно в процессе смены нескольких поколений моллюсков, хотя в «палеонтологических» масштабах может считаться скачкообразным. Проникновение *Cerastoderma* в новую адаптивную зону происходило одновременно в различных районах моря и сопровождалось рядом преобразований, позволяющих обитать на поверхности грунта и питаться из водной толщи, а не из поверхностного слоя грунта и прилежащего к нему слоя воды. Для устойчивого положения на грунте моллюску необходимы три точки опоры, что достигается смещением макушек к переднему краю раковины и уменьшением выпуклости переднего края. Чем ближе к переднему краю расположены макушки, тем менее моллюск погружен в грунт. В последние годы наблюдений (1993–1994) моллюски на илистых грунтах возвышались над грунтом более чем на 2/3–4/5 длины раковины. Опираясь на макушки и раскрытые створки, моллюск занимал максимально возможное по высоте положение над грунтом. Следует отметить, что это положение крайне неустойчиво и возможно только при раскрытых створках раковины.

К началу 1990-х годов сформировалось несколько групп эпифаунных *Cerastoderma*, различия по морфологическим признакам между некоторыми из них превышали межвидовую изменчивость современных и ископаемых *Cerastoderma*, а по таким признакам, как замок и лигамент, выходила за пределы рода и даже семейства. Достоверное значительное изменение габитуса раковин, проявление архаичных и возникновение новых морфологических признаков позволяет говорить о бурном процессе видообразования и, возможно, о формировании новых надвидовых таксонов.

Судя по наблюдениям за *Cerastoderma* Аральского моря, в условиях неогеронтной фазы эволюции шло лишь накопление различных форм, существование

большинства из которых ограничено во времени. И поскольку соленость воды вышла за пределы толерантного диапазона до вступления водоема в фазу квазистационарного гидролого-гидрохимического режима и подключения стабилизирующего отбора, то проследить завершение видообразовательного процесса не удалось.

MORPHOLOGICAL CHANGES IN MOLLUSCS OF THE GENUS *CERASTODERMA* (BIVALVIA) UNDER CHANGES OF THE HYDROLOGICAL REGIME AND CENOTIC CONTROL

Andreev N. I.¹, Andreeva S. I.²

¹*Omsk State Transport University, Omsk, Russia*

²*Omsk State Medical University, Omsk, Russia*

e-mail: nik_andreyev@mail.ru

The morphogenetic processes in molluscs of the genus *Cerastoderma* of the Aral Sea during its regression are discussed. Some *Cerastoderma* species were able to occupy a free trophic niche in the conditions of the increasing trophicity of the thickness of water and the absence of competition from immobile sestonophages. Several groups of epifauna *Cerastoderma* species had formed by the beginning of the 1990s. The morphological differences between some of them exceeded the interspecific variability of modern and fossil *Cerastoderma* and stretched beyond the genus and even the family boundaries in some features. Changes of the shell habitus, the manifestation of archaic features and the emergence of new ones allow to assume a rapid process of speciation and possibly the formation of new supra-species taxa.

Key words: *speciation, molluscs, sestonophage, Aral Sea.*

РАЗНООБРАЗИЕ АДАПТАЦИЙ НОРНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ К ТЕМПЕРАТУРНОМУ РЕЖИМУ ГРУНТА

Беловежец К. И.

Российский университет дружбы народов, г. Москва, Россия

e-mail: belovezhets@gmail.com

Как известно, норный образ жизни широко распространен среди млекопитающих — многие из них проводят в норах большую часть жизни, не выходя на поверхность. Грунт, вмещающий норы, является средой с теплофизическими свойствами, отличающимися от наземно-воздушной среды, поэтому климат грунта

требует отдельного описания и анализа как экологический фактор при обсуждении адаптации млекопитающих к специфическим температурным условиям нор.

Температура грунта определяется теплообменом поверхности с окружающей средой и подстилающими слоями грунта (Качинский, 1965). В обводненных грунтах значительную роль играет горизонтальный перенос тепла с грунтовыми водами. Хотя млекопитающие избегают сооружать норы в подобных местообитаниях, для ряда околородных норных видов этот процесс может оказывать значительное влияние (Рутовская и др., 2018). Конвективный теплообмен с приземной атмосферой вносит существенный вклад в тех случаях, когда между атмосферой и грунтом есть выраженный градиент температуры, а сами животные не препятствуют конвекции, закрывая норы или сооружая ходы с резкими, крутыми поворотами, сильно ослабляющими конвекцию (Никольский, Хуторской, 2001; Никольский, Савченко, 2002). Такие теплофизические процессы, как теплопродукция микроорганизмов при окислении органики и собственная теплопродукция животных, или обогрев грунта в местах выхода термальных вод, оказываются либо несопоставимыми по уровню энергии и имеют слишком малое влияние, либо распространены локально.

Основной источник температурных возмущений в грунте — это динамика температуры поверхности. Циклические изменения суточной и годовой периодичности, проникая в грунт, постепенно рассеиваются. Глубина проникновения колебаний температуры в грунт обратно пропорциональна их частоте. Соответственно суточные колебания проникают на гораздо меньшую глубину, чем годовые. В реальных грунтах обычно глубина проникновения суточных колебаний составляет десятки сантиметров, годовых — первые метры. На глубинах свыше 5–6 м годовые колебания не превышают 1°C.

Другой особенностью распространения температурных колебаний в грунте является их запаздывание с глубиной. Годовой температурный максимум на поверхности наступает в июле–августе, на глубине 2 м — в сентябре–октябре, на глубине 4 м — в январе (Чудновский, 1976).

Таким образом, норные животные населяют среду с резко выраженным вертикальным градиентом микроклиматических условий: с глубиной резко падает амплитуда колебаний температуры, а минимумы и максимумы сдвигаются во времени. Переместившись на один метр по вертикали профиля грунта, животное может переместиться не только из отрицательной температуры среды в положительную, но и из области сезонного снижения температуры в область ее сезонного повышения. Спектр температурных условий, доступных норным животным, гораздо шире, чем у животных, обитающих в этой же местности на поверхности.

Наиболее полно особенности температурного режима грунта могут использовать такие специализированные норные млекопитающие, сооружающие многоуровневые, глубокие и протяженные норы и сохраняющие активность в течение всего года, как кроты *Talpa*, слепыши *Spalax* и цокоры *Myospalax*. Эти млекопитающие могут выбирать температурный режим, просто перемещаясь по вертикали

в пределах своих нор. Расположение кладовых и выводковых камер также может быть оптимизировано исходя из конкретных условий.

Другой вариант использования особенностей температурного режима грунтов реализуют такие зимоспящие норные млекопитающие, как суслики *Spermophilus*, сурки *Marmota*, хомяки *Cricetus* и другие. Жизненный цикл этих животных состоит из двух периодов. В период активности млекопитающих нора используется эпизодически как убежище, в том числе обладающее более комфортным температурным режимом. Во время периода зимней спячки активные перемещения по вертикали в норе невозможны, и животное адаптируется к пассивному переживанию неблагоприятного периода при температурном режиме того горизонта грунта, на котором располагается его гнездовая камера (Никольский и др., 2005; Беловежец, 2006; Никольский, 2007; Беловежец, Никольский, 2012). Выбор глубины расположения гнездовой камеры определяется компромиссом между затратами энергии на сооружение глубокой норы и на проведение спячки в данных температурных условиях. Характерно, что, например, сурки и суслики решают этот компромисс по-разному: сурки роют более глубокие норы и достигают горизонтов с более стабильным температурным режимом, в том числе избегая отрицательной температуры во время спячки, в то время как суслики сооружают более мелкие норы, амплитуда колебаний температуры в которых выше, как и риск во время спячки оказаться при температуре ниже нуля.

Помимо этих примеров глубокой специализации млекопитающих к температурному режиму грунтов, существует целый спектр переходных вариантов — от использования приповерхностных нор мышевидными грызунами, смягчающих суточные колебания температуры, до использования глубоких нор песчанками *Gerbillinae*, сохраняющими наземную активность круглый год, чтобы пережить неблагоприятные условия и выводить потомство в оптимальных температурных условиях.

Анализ среды обитания норных животных и в частности ее температурного режима, открывает широкие перспективы в изучении физиологических и поведенческих адаптаций млекопитающих. Дальнейшее развитие исследований температурного режима нор млекопитающих я вижу в расширении использования современных технических возможностей, которые позволяют проводить длительные дистантные наблюдения с использованием цифровых технологий.

DIVERSITY OF THE MECHANISMS OF BURROWING MAMMALS' ADAPTATION TO THE GROUND TEMPERATURE REGIME

Belovezhets K. I.

People's Friendship University of Russia, Moscow, Russia

e-mail: belovezhets@gmail.com

The author consider various adaptation strategies of burrowing mammals in relation to the temperature regime of the ground. Two major groups may be distinguished:

specialized burrowing mammals active throughout the year (Moles, Mole Rats, Cocori) and hibernating burrowing mammals using burrows for passive waiting out of extreme temperatures (Ground Squirrels, Marmots, Hamsters). In addition, there is a whole range of transitional variants.

Key words: *adaptation, temperature regime, ground, mammals.*

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СУБПОПУЛЯЦИОННЫХ ГРУПП В ЛАБОРАТОРНОЙ ЛИНИИ КОМНАТНОЙ МУХИ *MUSCA DOMESTICA* L. И ИХ ВЗАИМНОЕ ВЛИЯНИЕ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Беньковская Г. В., Никоноров Ю. М., Ахметкиреева Т. Т.

Институт биохимии и генетики УФИЦ РАН, г. Уфа, Россия

e-mail: *bengal2@yandex.ru*

Подразделенная популяция со сложившейся внутренней структурой и высоким уровнем полиморфизма в условиях резких, часто трудно предсказуемых изменений условий существования имеет значительные преимущества, позволяющие сохранить хотя бы часть популяции, обладающую достаточной экологической устойчивостью и способную к воспроизводству (Яблоков, 1980; Суходолец, 2006; Charlesworth, Charlesworth, 2017).

Ранее нами было показано, что в лабораторной линии комнатной мухи, производной от линии *Cooper*, существует внутрипопуляционная дифференциация особей на группы, различающиеся по жизненным стратегиям (Беньковская, 2010; Беньковская, Никоноров, 2015; Ахметкиреева и др., 2018). Однако все различия в продолжительности жизни и процессах репродукции были выявлены для имагинальной стадии развития, тогда как значимых различий по продолжительности развития между личинками субпопуляционных групп мы не обнаружили. Экспериментальное скрещивание и совместное содержание имаго из линий группы *Sh* (короткоживущие) и *L* (долгоживущие) позволило установить существование взаимного влияния особей из разных линий (Беньковская, Никоноров, 2015). Различия, обуславливающие прекопуляционную ассортативность особей в гетерогенной исходной популяции, из которой были выделены группы коротко- и долгоживущих особей, способствуют сохранению субпопуляционных групп и поддержанию внутрипопуляционного полиморфизма. Однако остался открытым вопрос о том, насколько существенны различия между личинками этих групп и каким образом проявляется их взаимное влияние (Шварц, 1980).

Эксперимент по оценке взаимного влияния при совместном содержании личинок был заложен для группы, в которой были личинки линий *Sh gen-C* и *L gen-C*, выделенных из родительских линий (*Sh gen* — короткоживущие, и *L gen* — долго-

живущие) и более 30 поколений не подвергавшихся отбору по продолжительности жизни и срокам репродукции, а также никаким другим селективным воздействиям.

В каждом варианте эксперимента (3-кратная повторность по 20 личинок) 7-суточные личинки (III возраст) из линий *Sh gen-C* и *L gen-C* были помещены в сосуды со стандартной средой для развития (увлажненные пшеничные отруби). В варианте совместного содержания взято по 10 личинок каждой линии в каждой из шести повторностей. Ежедневно учитывали число образованных пупариев и взвешивали их. После выхода имаго в каждой повторности во всех вариантах насекомых содержали в садках объемом 300 дм³ на стандартном корме на протяжении всей жизни имаго. После наступления зрелости в течение 10 сут. вели наблюдения за откладкой яиц, развитие потомства проходило в стандартных условиях. После завершения выхода имаго первого поколения подсчитывали число взрослых потомков, полученных от одной самки (репродуктивный успех).

Мы предполагали, что взаимное влияние личинок из разных субпопуляционных групп может проявляться как в период преимагинального развития, так и в последующем периоде имагинальной жизни, причем существует вероятность влияния и на потомство. При относительно слабом влиянии показатели, по которым мы оценивали состояние особей в экспериментальных группах, в вариантах смешанного содержания должны были бы иметь средние между исходными группами значения и высокие коэффициенты вариации. В ходе наблюдений мы зафиксировали следующие результаты:

1. Масса пупариев, образовавшихся за первые 2 дня наблюдений в смешанной группе, была ниже, чем в обеих исходных группах, а у образовавшихся в последние 2 дня (период окукливания составил 7 дней) значительно выше.

2. В смешанной группе на сутки по сравнению с исходными группами увеличена продолжительность развития на стадии пупария.

3. Смъртность на стадии пупария в смешанной группе снижена по сравнению с обеими исходными группами, причем существенно (на 37–56%) ниже смертность в фазе лизиса личиночных тканей.

4. В 3–5 раз возрастает в смешанной группе количество особей с морфогенетическими отклонениями при кукольно-имагинальной трансформации.

5. Репродуктивный успех самок в смешанной группе в 3–4 раза ниже по сравнению с предполагаемым средним значением.

6. Наиболее значимы изменения продолжительности жизни имаго в смешанной группе. ПЖ самок увеличена в 1.5–2 раза, ПЖ самцов — на 35–48%.

7. В потомстве смешанных групп эффект продления развития на стадии пупария нивелирован.

Весь спектр наблюдающихся изменений соответствует описанным в литературе явлениям, связанным с нарушением баланса гормонов, контролирующих онтогенетические процессы. Видимо, этот сдвиг вызван теми веществами, которые выделяют личинки при активном освоении субстрата.

Влияние среды на морфогенез животных неоспоримо, особенно в том случае, когда «экзометаболиты», т. е. выделяемые вещества, изменяют химический

состав среды (Шварц, Пястолова, 1975), что справедливо не только для водных организмов, но и для личинок, развивающихся внутри различных субстратов, как это свойственно и комнатной мухе. Выявленные нами особенности взаимного влияния личинок, проявляющиеся как в положительных, так и в отрицательных эффектах, могут служить иллюстрацией к положению о глубоких морфофизиологических различиях между субпопуляционными группами, вероятно, способствующих дифференциации экологических ниш. Таким образом, существование субпопуляционных групп в лабораторной популяции комнатной мухи проявляется и на личиночной стадии онтогенеза.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биохимии и генетики Уфимского федерального исследовательского центра РАН (№ АААА-А16-11602035003).

DIFFERENTIATION OF SUBPOPULATION GROUPS IN THE LABORATORY STRAIN OF HOUSEFLY *MUSCA DOMESTICA* L. AND THEIR CROSS EFFECTS IN ONTOGENESIS

Benkovskaya G. V. Nikonorov Yu. M., Akhmetkireeva T. T.

Institute of Biochemistry and Genetics UFRC RAS, Ufa, Russia

e-mail: bengal2@yandex.ru

The experiment on joint growing of short-term living and long-term living strains of housefly was drawn. Results of the experiment and cross effect estimation are presented in the work. In accordance with described in literature phenomena, the entire spectrum of changes was revealed. These phenomena are related to disbalance in the hormones which control insect ontogenesis. It is hypothesized that the disclosed hormonal shift was evoked by the substances that larvae excrete at active colonization of a substrate.

Key words: *housefly, ex-metabolites, intra-population differentiation, joint growing.*

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ В XXI ВЕКЕ: НОВЫЕ КОНЦЕПЦИИ

Васильев А. Г.

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

e-mail: vag@ipae.uran.ru

В 2019 г. 1 апреля исполняется 100 лет со дня рождения академика Станислава Семеновича Шварца, а с момента выхода написанной им ключевой монографии «Эволюционная экология животных» (Шварц, 1969) прошло ровно 50 лет. За это

время в мировой науке произошли существенные изменения в представлениях об эволюционной экологии (ЭЭ) как особом направлении экологических и эволюционно-биологических исследований. В конце XX в. и начале XXI в. происходило быстрое изменение состава биоты, вызванное нарастающим техногенным загрязнением и урбанизацией, истреблением ресурсных видов, уничтожением возобновляемых природных ресурсов и вымиранием уязвимых видов. Благодаря сочетанному влиянию антропогенных и климатических факторов возросло число биологических инвазий. В этой связи выделена особая исторически недавно возникшая эпоха Земли — Антропоцен (Crutzen, Stoermer, 2000; Steffen et al., 2011), когда воздействие технически вооруженного и численно растущего человечества на биосферу стало существенным фактором, значимо влияющим на ее функционирование. В результате, согласно существующим мировым прогнозам, на Земле ожидается проявление региональных и глобального экологических кризисов (Жерихин, 2003; Ivits et al., 2013). Утверждается, что необходимость прогнозирования экологических кризисных изменений приведет к тому, что ЭЭ к середине XXI в. станет прикладной наукой и займет в биологии такое же лидирующее положение, какое занимает молекулярная биология (Schoener, 2011; Sutherland et al., 2013).

В последние десятилетия в биологии произошел существенный пересмотр многих теоретических представлений XX в. Изменились направления исследований в генетике, биологии развития, экологии и эволюционной биологии. Особое значение имеют доказательства роли перестроек эпигенома (метилирование ДНК, изменение локализации мобильных элементов генома и др.) в проявлении делящихся модификаций фенотипа, а также реальности трансгенерационного наследования эпигенетических изменений структуры и функционирования генома, вызванных стрессовыми эффектами (Jablonka, Lamb, 2010; Burggren, 2016). Благодаря этим открытиям в области эпигеномики возникла необходимость ревизии эволюционных представлений, включая пересмотр до сих пор доминирующей геноцентрической синтетической теории эволюции — СТЭ. В качестве альтернативы СТЭ рассматривается эпигенетическая теория эволюции (ЭТЭ), предложенная М. А. Шишкиным (1988, 2010). Быстрое развитие эпигенетики в XXI в. и растущее осознание ее ведущей роли во многих областях биологии, медицины и сельского хозяйства создало для ЭТЭ прочный научный базис, опирающийся на современные фундаментальные представления в области эпигенетики.

В последние годы появилась концепция расширенного эволюционного синтеза — РЭС (Extended Evolutionary Synthesis — EES) (Pigliucci, 2007). Согласно РЭС, необходимо дополнить СТЭ эпигенетическими представлениями о феномене мягкой наследственности (soft heredity), основанной на выявлении в конце XX в. эпигенетической наследственности и трансгенерационного наследования измененных эпигенетических профилей ДНК. Предложено сочетать эти представления с недавно сформулированной теорией конструирования ниши

— ТКН (Niche Construction Theory — NCT) (Laland et al., 2016). Поскольку эпигенетическая трактовка механизмов эволюции в русле РТЭ и ЭТЭ допускает быстрые эволюционно-экологические перестройки за относительно короткие исторические времена, появляется реальная возможность если не управлять микроэволюционным процессом, то попытаться его обнаруживать и прогнозировать.

Рассмотрены представления, характеризующие эволюционную экологию XX в. и ее современное концептуальное пространство, дополненные новыми представлениями о содержании популяционной и эволюционной синэкологии. Включение аспектов популяционной и эволюционной синэкологии в область интересов ЭЭ позволяет перейти к новым направлениям и возможностям исследований. Часть таких аспектов ЭЭ уже намечена в мировых исследованиях. Среди них известны следующие направления: изучение разных аспектов коэволюции, и в частности взаимной диффузной коэволюции видов в сообществе (Thompson, 1998, 2006); анализ эволюционно-экологических механизмов симпатрического формообразования (Bolnick, 2007), включая быстрое возникновение и дифференциацию флотов рыб (Mina et al., 1996; Albertson, Kocher, 2006); выявление обратных связей (feedbacks) между экологическими и эволюционными событиями в исторические характерные времена (Post, Palkovacs, 2009; Alberti, 2015); изучение быстрых микроэволюционных событий в результате биологических инвазий (Facon et al., 2008) и хронического воздействия антропогенных факторов (Васильев и др., 2013), сопоставление действия принципа компенсации Ю. И. Чернова (2005) на разных уровнях биологической организации, сравнительный филогенетический анализ сообществ и путей их формирования (Webb et al., 2002); решение задач урбанистической эволюционной экологии (Marzluff, 2012) и др. В целом для ЭЭ в последнее время крайне актуальной задачей становится изучение проблемы быстрых морфогенетических перестроек популяций и сообществ при стрессирующем антропогенном воздействии, а также анализ быстрых перестроек морфогенеза на основе трансгенерационного наследования индуцированных стрессом эпигенетических изменений (Duncan et al., 2014).

Автором предложен популяционно-ценотический подход к анализу сопряженной изменчивости ценопопуляций симпатрических видов и таксоценов в пространстве и историческом времени, а также оценке их внутригруппового морфообразия как меры стабильности морфогенеза. Рассмотрено новое методологическое направление — экспериментальная эволюционная экология. Обсуждаются перспективы становления эволюционной экологии XXI в. как междисциплинарной прикладной науки в связи с необходимостью прогнозирования региональных биоценологических кризисов и быстрых коэволюционных перестроек биотических сообществ в техногенной среде.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФБГУН ИЭРиЖ УрО РАН.

EVOLUTIONARY ECOLOGY IN XXI CENTURE: THE NEW CONCEPTIONS

Vasil'ev A. G.

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

e-mail: vag@ipae.uran.ru

The ideas of the evolutionary ecology of the 20th century and its modern conceptual space against the background of the new knowledge of the content of population and evolutionary synecology are considered. A population cenotic approach to analyzing the covariation of cenopopulations of sympatric species and taxocenes in space and historical time is proposed. A particular methodological area, namely, experimental evolutionary ecology, is considered. The prospects of the formation of evolutionary ecology of the 20th century as an interdisciplinary applied science due to the necessity of predicting regional biocenotic crises are discussed.

Key words: *evolutionary ecology, synecology, taxocene, biocenotic crisis.*

УРБАНИЗИРОВАННЫЕ ЛАНДШАФТЫ КАК МОДЕЛЬНЫЕ ТЕРРИТОРИИ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫХ ТРЕНДОВ

Вершинин В. Л.^{1,2}

¹*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия*

²*Уральский Федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия*

e-mail: vol_de_mar@list.ru

Территории крупных городских агломераций представляют собой уникальные образования с высокой разнородностью среды на относительно небольшой, в сравнении с природными ландшафтами, площади, сформировавшиеся благодаря фрагментации местообитаний и наличию градиентов среды, включая геохимический фон.

Результаты 40-летнего мониторинга популяций амфибий городской агломерации Екатеринбурга и фоновых территорий позволили оценить формирование популяционной специфики на уровне генетической структуры, диверсификации основных жизненных стратегий, имеющих принципиальное значение в адаптивном преобразовании биоты в условиях современных экосистем. Характер преобразований зависит от степени урбанизации, толерантности видов, определяемой их преадаптивными особенностями. Показано, что среда определенным образом

профилирует видовой состав, функциональные взаимосвязи основных биоценологических блоков урбозенозов и морфооблик популяций. Трансформация структуры сообществ сопровождается изменением состояния коэволюционных систем (паразит — хозяин, кишечный микробиом).

Фрагментация местообитаний и, как следствие, инсультация популяций амфибий на мелкие изоляты, приводит к повышению уровня гомозиготности, увеличению скорости преобразования генофонда за счет дрейфа генов и сопутствующего ему инбридинга.

Скорость иммунных процессов и пределы индивидуальной аккомодации существенно влияют на специфику адаптивного потенциала, который во многом определяется генетически детерминированными особенностями физиологии, спецификой структуры полиморфизма видов и популяций.

У амфибий, чей онтогенез зависит от температурного режима (Аррениус, Hertwig, 1898; Crozier, 1926), геохимического фона (Chambers, 2009; von Dassow, Dawidson, 2011), рациона (Kanazawa, 1993; Kupferberg et al, 1994; Naess et al., 1995) и личиночной плотности (Voigt, 1991) в условиях урбанизации отмечается смена результирующих векторов морфогенеза за счет гетерохроний в сторону преобладания гипоморфозов. Варианты девиаций онтогенеза в условиях урбанизации можно рассматривать как модель основных направлений его дестабилизации в ходе эволюционных преобразований.

Для урбанизированных территорий характерен устойчивый средовый градиент (зональность).

Амфибии реагируют на этот градиент функциональными изменениями на разных уровнях иерархической организации.

Функциональный подход к оценке рисков для окружающей среды требует комплексного междисциплинарного сотрудничества.

Морфогенез амфибий является хорошим индикатором состояния окружающей среды.

Долгосрочный комплексный мониторинг помогает различать природные и антропогенные эффекты, оценивать синергетическое действие факторов и выявлять возможные отдаленные негативные последствия эффектов урбанизации.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, а также при частичной финансовой поддержке Комплексной программы УрО РАН (проект № 18-4-4-28) и программы 211 Правительства Российской Федерации, соглашение № 02.А03.21.0006.

URBANIZED LANDSCAPES AS A MODEL TERRITORIES FOR MICROEVOLUTIONARY TRENDS RESEARCH

Vershinin V. L.^{1,2}

¹*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

²Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia
e-mail: vol_de_mar@list.ru

The talk represents results of long-term study of amphibian populations inhabiting city agglomeration of Ekaterinburg and neighbour territories. The transformation of community structure is accompanied by a change in the state of coevolutionary systems. The adaptive potential is significantly depend from genetically determined physiological features of species and populations. Under effect of urbanization there is a change in the resultant vectors of amphibian morphogenesis due to heterochrony. Longitudinal monitoring helps to assess the synergistic effect and identify possible long-term negative effects of urbanization.

Key words: *amphibians, morphogenesis, urban territories.*

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ В ВИДООБРАЗОВАНИИ ПРЕСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ

Винарский М. В.¹, Болотов И. Н.²

¹Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия

²Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики
им. академика Н. П. Лаверова, г. Архангельск, Россия

e-mail: m.vinarsky@spbu.ru

Роль экологических факторов в процессах видообразования пресноводных моллюсков изучена недостаточно. О видообразовательных процессах у них обычно судят, анализируя геологическую летопись (в которой сохраняются почти исключительно раковины), либо путем изучения модельных групп рецентной фауны, из которых важнейшими являются «букеты видов», возникшие в гигантских древних озерах — Байкал, Охрид, Танганьика, Бива и др. (Старобогатов, 1985; Старобогатов, Ситникова, 1990, 1992; Albrecht et al., 2008; Hauffe et al., 2016). Современные методы молекулярного анализа серьезно помогают в разграничении видов и родов и установлении родственных отношений между ними, но мало говорят нам о движущих силах видо- и родообразования. Природные «эволюционные эксперименты», наподобие случившегося при прогрессирующем осолонении Аральского моря (Андреев, Андреева, 2003), чрезвычайно редки и рассказывают скорее о нетипичных процессах, происходящих в условиях «некогерентной» эволюции. О том же, как возникли столь обычные и широко распространенные виды пресноводных моллюсков, как *Lymnaea stagnalis* (L.), *Bithynia tentaculata* (L.), *Valvata piscinalis* (Müll.), практически не известно. Наиболее информативными в данном отношении могут

быть таксоны, географическое распространение которых ограничено небольшим регионом со специфическим набором условий (пример — Тибетское нагорье), а также виды, населяющие «экстремальные» типы местообитаний — подземные и пещерные водоемы, геотермальные источники, высокогорные озера.

В литературе о пресноводных моллюсках описаны случаи, соответствующие практически всем основным модусам видообразования, начиная от классической модели аллопатрического видообразования (группы викарирующих близкородственных видов — у *Lymnaeidae*, *Unionidae*, *Hydrobiidae*) и заканчивая быстрой хромосомной эволюцией по принципу аллополиплоидии (африканские *Bulinus*; европейские *Ancylus fluviatilis* s. lato — Brown, 1994; Weiss et al., 2018). Достоверные случаи экологического видообразования описаны у ряда эндемичных лакустринных таксонов (Старобогатов, Ситникова, 1990, 1992).

Современные методы исследования подтверждают действенность этой модели по крайней мере для гигантских озер (Stelbrink et al., 2016; для *Acroloxidae* оз. Охрид). Во всех подобных случаях видообразования предполагается расхождение субпопуляций предкового вида либо в пространственном (различные глубины, микробиотопы, субстраты), либо в трофическом отношении (Старобогатов, Ситникова, 1990). Относительно гастропод, живущих вне гигантских озер, Я. И. Старобогатовым (1967) была выдвинута гипотеза, объясняющая видообразование через фенотипическую пластичность и расхождение субвидовых морф по микробиотопам в пределах относительно не крупного водоема. Эта гипотеза еще ожидает своей проверки молекулярными методами.

Более современной, опирающейся на данные транскриптомного анализа, является гипотеза, объясняющая видообразовательные процессы в роде *Radix* (*Lymnaeidae*) дивергенцией по параметрам жизненного цикла моллюсков (Feldtmyer et al., 2015). Если эта гипотеза верна, то она может объяснить многие явления, включая отсутствие четкого морфологического хиатуса между видами *Radix* (Schniebs et al., 2011, 2013; Aksenova et al., 2018), относительную равномерность строения половой системы в пределах всего подсемейства *Radicinae* (Aksenova et al., 2018), а также наличие большого числа криптических видов, встречающихся симпатрически и достоверно различающихся только с использованием молекулярных маркеров. Криптическое видообразование известно сейчас во многих семействах пресноводных моллюсков (*Lymnaeidae*, *Planorbidae*, *Hydrobiidae*), и примеры подобного рода добавляются с каждым годом.

Влияние «экстремальных» сред на видообразовательные процессы у пресноводных моллюсков представляется неоднозначным. С одной стороны, в пользу их действия говорит высокая степень эндемизма у стигобионтных моллюсков сем. *Hydrobiidae* в разных частях ареала таксона (Балканы, Кавказ, Пиренеи). С другой стороны, проведенная нами ревизия таксономического состава пресноводных моллюсков, населяющих геотермальные местообитания Евразии (Bolotov et al., 2012, 2017; Aksenova et al., 2016, 2017), показала, что обычно морфологически обособленные популяции, которым ранее придавался ранг

вида, являются не более чем «термальными расами» широко распространенных в Палеарктике видов (*Ampullaceana lagotis*, *Radix auricularia*). Исключения единичны. Так, из пяти номинальных видов «секции» *Thermoradix* рода *Radix* (Круглов, 2005) четыре были сведены в синонимы *R. auricularia*, и только один вид этой секции — *R. alticola* (эндемик Центральной Азии) оказался «хорошим» таксоном. Таким образом, высокая фенотипическая пластичность и даже в некоторых случаях повышенная скорость молекулярной эволюции (у *Ampullaceana balthica* в Исландии; см. Bolotov et al., 2017), наблюдаемые у «термальных» рас, не приводят к массовому появлению новых видов при освоении моллюсками местообитаний данного типа.

Наиболее перспективными в настоящий момент направлениями исследований в данной области следует признать: 1) изучение филогенетических и таксономических отношений в модельных группах моллюсков методами геномики; 2) широкомасштабные филогеографические исследования с использованием выборок, взятых на всем протяжении видового ареала; 3) изучение межпопуляционных и межвидовых различий в жизненных циклах моллюсков путем интегративного применения методов транскриптомики, экологической физиологии, контролируемых экспериментов в мезокосмах; 4) широкая интеграция данных палеонтологии, молекулярной филогенетики, биогеографии и экологии для реконструкции эволюционной истории отдельных таксонов пресноводных моллюсков ранга семейства или подсемейства.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 19-04-00270), а также Совета по грантам при Президенте РФ.

ECOLOGICAL FACTORS IN THE SPECIATION OF FRESHWATER MOLLUSCS

Vinarski M. V.¹, Bolotov I. N.²

¹*Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russia*

²*Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research, Arkhangelsk, Russia*

e-mail: m.vinarsky@spbu.ru

We discuss the role of environmental factors in the speciation of freshwater molluscs. The most promising areas of study in this field are suggested: the study of phylogenetic and taxonomic relations in model groups by genomics methods; large-scale phylogeographic studies of samples throughout the species range; the study of interpopulation and interspecific differences in life cycles by transcriptomics, ecophysiology and controlled experiments in mesocosms; the integration of data from paleontology, molecular phylogenetics, biogeography and ecology for a reconstruction of the evolutionary history of freshwater mollusc taxa of the family or subfamily rank.

Key words: *ecological factors, speciation, freshwater mollusks.*

ЭВОЛЮЦИЯ УРОВНЯ БАЗАЛЬНОГО МЕТАБОЛИЗМА И ДЛИТЕЛЬНОСТИ АКТИВНОСТИ У ЭНДОТЕРМНЫХ ЖИВОТНЫХ: ВЛИЯНИЕ ВРЕМЕНИ ИХ ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Гаврилов В. М.^{1,2}, Голубева Т. Б.¹

¹Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия

²Звенигородская биологическая станция Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия

e-mail: vmgavrilov@mail.ru

В результате аудита оригинальных и доступных литературных данных о базальном метаболизме (BMR) птиц и млекопитающих получена база данных о BMR эндотермных животных, которая включает 1636 измерений (849 у млекопитающих и 757 у птиц). Мы использовали эти данные для определения значений показателей скейлинга — наклонов и Y-пересечений (интерсепт) для всех эндотермных животных, затем отдельно для птиц и млекопитающих, чтобы установить степень различия между этими классами, а также для основных групп более низкого таксономического ранга.

Обнаружено, что в шести разных таксонах эндотермных животных (Monotremata, Marsupialia, Eutheria, Paleognathae, Neognathae-Non-Passeriformes и Neognathae-Passeriformes), скорость основного обмена (BMR) изменяется в зависимости от размера тела с одним и тем же экспоненциальным коэффициентом, который статистически не отличим от 3/4, но имеет разные значения интерсепт. Если BMR Passeriformes, который является самым высоким среди рассматриваемых групп, принимается в качестве эталона (1.00), BMR Neognathae-Non-Passeriformes будет равен 0.71, Paleognathae — 0.51, Eutheria — 0.52, Marsupialia — 0.38 и Monotremata — 0.21. Несмотря на некоторые несоответствия между палеонтологическими и молекулярно-генетическими данными, последовательность появления существующих групп эндотермов может быть представлена следующим образом: Monotremata — 217 МЛН лет, сумчатые — 93 МЛН лет, Eutheria из млекопитающих и Paleognathae из птиц — 115 МЛН лет, затем все Neognathae-Non-Passeriformes — 80–100 МЛН лет и, наконец, Neognathae-Passeriformes — 50 МЛН лет. BMR таксона коррелирует с его эволюционным возрастом: группы, которые произошли позже, имеют более высокий BMR. У плацентарных млекопитающих и нелетающих птиц (Paleognathae) BMR одинаков, вероятно, Eutheria и Paleognathae произошли одновременно. Продолжительность активности, рассчитанная как разность между 24 ч. и продолжительностью сна (проанализированы данные литературы, касающиеся более 300 видов птиц и млекопитающих), растет от Monotremata к Eutheria и Passeriformes и коррелирует с относительным уровнем BMR.

Предлагается следующий сценарий развития BMR и продолжительности активности. Каждый таксон сформировал свой специфический BMR в зависимости от способности поддерживать температурный гомеостаз в условиях окружающей сре-

ды, преобладавших во время происхождения таксона. BMR таксона обеспечивался соответствующим для этого времени уровнем развития систем циркуляции крови и дыхания. Первый уровень типичен для Monotremata, которые первыми отделились от базальной клады млекопитающих. Этот уровень минимально достаточен для поддержания температурного гомеостаза в очень ограниченном диапазоне условий. Следующего уровня BMR достигли сумчатые, что позволяет им поддерживать температурный гомеостаз в более широком, но все же ограниченном диапазоне условий окружающей среды и иметь немного более длительный период активности. Характерный для плацентарных BMR был сформирован в середине мелового периода и позволил Eutheria поддерживать температурный гомеостаз практически в любой точке Земли и быть активными в течение длительного времени.

Птицы формировали эндотермию на иной морфофизиологической основе, чем млекопитающие. Они сохранили ядра в эритроцитах в отличие от млекопитающих, избавившихся от них. У птиц редуцирована левая дуга аорты, у млекопитающих — правая. Венозная система птиц больше похожа на венозную систему рептилий, чем на таковую млекопитающих. У птиц дыхательная система значительно отличается от дыхательной системы млекопитающих. Самые ранние эндотермные птицы (Paleognathae) были в состоянии сформировать уровень BMR, который позволил им вести образ жизни в широком диапазоне условий окружающей среды: их BMR равен таковому типичных Eutheria. Развитие полета потребовало еще большего увеличения BMR. Этого достигли Neognathae-Non-Passeriformes, что позволило им увеличить период своей активности и распространиться почти на всю биосферу. Наконец, Passeriformes с активным и маневренным полетом освоили лесные биоценозы, еще больше увеличив свой BMR. В результате им пришлось ограничить диапазон размеров, что, вероятно, было связано с аэродинамическими требованиями.

Увеличение BMR неизбежно приводило к увеличению периода активности и уменьшению продолжительности сна. Большая продолжительность активности связана с необходимостью потребления пищи для поддержания повышенного уровня обмена веществ. В то же время более длительные периоды активности в сочетании с повышенной скоростью метаболизма расширяют экологический потенциал видов. Можно предположить, что триасовые и юрские млекопитающие и птицы, известные по фрагментарным остаткам, не были настоящими эндотермными животными. Морфологические характеристики этих животных достаточны для того, чтобы классифицировать их как млекопитающих, но не указывают на истинную эндотермию. Их можно рассматривать как предварительные попытки биосферы создать животных с развитым аэробным метаболизмом. Животные с истинной эндотермией возникли только в середине мелового периода. Это подтверждают молекулярно-генетические данные. Однако более ранние млекопитающие и птицы начали улучшать аэробное окисление и нуждались в большем количестве пищи. Только с появлением покрытосеменных и связанной с ними фауны насекомых в середине мелового периода образовалась необходимая кормовая база и началась взрывная радиация птиц и млекопитающих. В середине и конце мела птицы и млекопитающие начали занимать доминирующее положение в биоценозах. Экологи-

ческая экспансия птиц и млекопитающих привела их к всеветному распространению. Энергетический аналог воробьиных птиц у млекопитающих — вид *Homo sapiens*, который имеет BMR приблизительно на 35% выше, чем это следует из метаболического скейлинга для млекопитающих. Этот вид демонстрирует удивительную репродуктивную способность, имеет самый большой мозг и достигает более длительных сроков жизни. Продолжительность сна у *H. sapiens* на 30% меньше, чем средняя в классе, а по времени происхождения это один из самых молодых видов. В настоящее время мировое население *Homo sapiens* выросло до 7 млрд.

EVOLUTION OF THE BASAL METABOLISM RATE AND THE DURATION OF ACTIVITY IN ENDOTHERMIC ANIMALS: THE INFLUENCE OF THE ORIGIN TIME

Gavrilov V. M.^{1,2}, Golubeva T. B.¹

¹*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

²*Zvenigorod Biological Station of the Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

e-mail: vmgavrilov@mail.ru

We audited the original and available literature data on the basal metabolism rate (BMR) of birds and mammals. Each taxon formed its own specific BMR depending on the ability to sustain temperature homeostasis in the environmental conditions existing at the time of the taxon origin.

Key words: *basal metabolism, birds, mammals, taxa.*

РАЗНООБРАЗИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ВОСТОЧНО-УРАЛЬСКОГО РАДИОАКТИВНОГО СЛЕДА

Городилова Ю. В., Чибиряк М. В.

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

e-mail: gorodilova@ipae.uran.ru, chibiryak@ipae.uran.ru

В работе представлены результаты исследования многолетних сборов мелких наземных млекопитающих в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа), который возник в результате аварии в 1957 г. на химкомбинате «Маяк» в Челябинской области. ВУРС является территорией с уникальным природ-

но-антропогенным комплексом из-за радиационного загрязнения и последующей заповедности. Основной загрязнитель территории — ^{90}Sr . Отловы животных проводили ежегодно в августе–сентябре с 2003 по 2018 гг. на импактном (в головной части следа) и условно контрольном (окрестности п. Метлино) участках по стандартной методике. Общий объем материала составляет более 3500 экз. животных.

Видовой состав мелких млекопитающих, встреченных за исследуемый период, включает 11 видов мышевидных грызунов и 6 видов насекомоядных. К видам-доминантам и субдоминантам, составляющим основу таксоценов, относятся малая лесная мышь *Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811, полевая мышь *Apodemus agrarius* Pallas, 1771, красная полевка *Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779, пашенная полевка *Microtus agrestis* Linnaeus, 1761, полевка-экономка *Microtus oeconomus* Pallas, 1776, обыкновенная полевка *Microtus arvalis* Pallas, 1778, обыкновенная бурозубка *Sorex araneus* Linnaeus, 1758 и средняя бурозубка *Sorex caecutiens* Laxmann., 1788. К малочисленным, но постоянно присутствующим в сборах видам относятся лесная мышовка *Sicista betulina* Pallas, 1779 и малая бурозубка *Sorex minutus* Linnaeus, 1766. Также были отмечены редкие, единично встреченные виды: домовая мышь *Mus musculus* Linnaeus, 1758, мышь-малютка *Micromys minutus* Pallas, 1771, рыжая полевка *Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780, узкочерепная полевка *Microtus gregalis* Pallas, 1779, равнозубая бурозубка *Sorex isodon* Turov., 1924, тундряная бурозубка *Sorex tundrensis* Merriam., 1900 и водяная кутора *Neomys fodiens* Pennant, 1771.

Мелкие млекопитающие относятся к цикломорфным животным, период колебания их численности составляет обычно 2–3 года (Оленев, 2002). За 16-летний период отмечено пять циклов спада и подъема численности. Направления межгодовой динамики общей численности и обилия животных изменяются синхронно на обоих исследуемых участках, однако в контроле обилие постоянно выше, чем на импактном участке (Городилова, Чибиряк, 2013, 2017). Динамика численности отдельных видов при этом не всегда совпадает с изменением общей численности мелких млекопитающих. Это косвенно свидетельствует о наличии специфических популяционно-экологических реакций у разных видов. Анализ альфа-разнообразия в таксоценох грызунов и бурозубок проводили с помощью информационных индексов Шеннона, Симпсона, Бергера-Паркера, Маргалефа (Мэгарран, 1992; Якимов и др., 2016). Установлено, что в периоды высокой численности увеличивается видовое богатство таксоценов, повышается доминирование отдельных видов.

Важным аспектом изучения биоразнообразия является описание морфологического разнообразия и изменчивости. Один из аспектов биотопической изменчивости — техногенная изменчивость (Большаков и др., 1996; Шадрин и др., 2003; Зорина, 2008; Городилова, Васильева, 2010; Васильев и др., 2013). С помощью методов геометрической морфометрии (Bookstein, 1998, 2002; Rohlf, 1998, 2004; Павлинов, Микешина, 2002) рассмотрена техногенная морфологическая изменчивость на материале, собранном на территории ВУРСа в 2003–2008 гг. В качестве модельных объектов выбраны малая лесная мышь и красная полевка, анализировали изменение формы нижней челюсти как пищедобывающего органа.

Группировки двух видов, обитающие в головной части ВУРСа, имеют сходные, параллельные и однонаправленные морфологические изменения. Форма челюсти у животных в импактных выборках заметно отличается более вытянутой в дорзальном направлении венечно-сочленовной частью и относительно укороченным угловым отростком. Однако малая лесная мышь обладает большей морфогенетической реактивностью, чем красная полевка, так как у нее выше уровень внутригруппового морфодивергенции и общий межгрупповой размах техногенной изменчивости (Городилова, 2011; Васильев и др., 2013).

Представляет интерес сопоставление морфологических изменений и эндогенного накопления радионуклидов в костной ткани животных. С помощью неразрушающего метода с использованием бета-радиометрии целостной костной структуры (Малиновский, Жуковский и др., 2012) были описаны видоспецифические особенности радионакопления у разных видов грызунов. Максимальные значения удельной активности ^{90}Sr обнаружены у пашенной полевки, средние — у красной, и минимальные — у малой лесной мыши (Городилова, Малиновский, 2014). Вероятно, это связано с типом питания животных.

В рамках концепции морфопространства сообществ (McGhee, 1999) мы опирались на развитый академиком С. С. Шварцем и его коллегами (1968) метод морфофизиологических индикаторов, который был дополнен с помощью многомерных методов ординации. Построение морфопространств проводилось в трех системах: по габитуальным (экстернальным) признакам животных, по комплексу традиционных морфофизиологических признаков и по показателям изменчивости формы нижней челюсти грызунов (Городилова, 2012). Чем больший объем морфопространства занимают отдельные виды, тем меньше у них морфогенетическая устойчивость и приспособленность к условиям среды, но, возможно, больше степень их фенотипической пластичности. Выявлены особенности ординации отдельных видов в общем морфопространстве таксоценов по разным системам признаков. При сравнении морфофизиологических показателей красная полевка сближается с малой лесной и полевой мышами, по габитуальным признакам тяготеет к серым полевым, а по форме нижней челюсти занимает удаленное обособленное положение. Последнее указывает на специфичность трофических экологических ниш у разных видов (по Хатчинсону).

При исследовании соотношения таксономического (видового) и морфологического разнообразия в соответствии с «принципом компенсации» Ю. И. Чернова (2005) была установлена их отрицательная корреляция (Васильев и др., 2009; Городилова, Васильева, 2009), т. е. при снижении уровня видового разнообразия в годы низкой численности в исследуемых таксоценох грызунов возрастает уровень морфологического разнообразия. В неблагоприятные периоды проявляется «морфогенетический стресс» в целом для всех видовых компонентов.

Таким образом, разностороннее исследование грызунов и насекомых в зоне влияния ВУРСа на ценотическом, популяционном и организменном уровнях позволяет увидеть целостную картину состояния и приспособленности мел-

ких млекопитающих к обитанию в природно-антропогенной среде. Работа будет продолжена и расширена на весь доступный временной ряд отловов.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, а также при частичной финансовой поддержке Комплексной программы УрО РАН (проект № 18-4-4-28).

SMALL MAMMAL DIVERSITY AND VARIABILITY IN THE EAST URAL RADIOACTIVE TRAIL

Gorodilova Yu. V., Chibiryak M. V.

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

e-mail: gorodilova@ipae.uran.ru, chibiryak@ipae.uran.ru

We present the results of long-term studies (2003–2018) of the small terrestrial mammal diversity and variability in the zone of influence of the East Ural radioactive trace. That zone is home to 11 species of rodents and 6 species of insectivores. When the number of animals rises, the species abundance of taxocenes rises as well, but the dominance index increases at the same time. We revealed the features of species ordination in the common morphological taxocene space by different parameter systems: *Clethrionomys rutilus* is closer to *Sylvaemus uralensis* and *Apodemus agrarius* by its morphophysiological parameters whereas in terms of habitual indicators it inclines towards the genus *Microtus*. As for the shape of the mandible, it occupies a separate position which indicates the specificity of the ecological niches of these species.

Key words: *small mammals, diversity, variability, EURT.*

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ПОПУЛЯЦИЯХ БАРХАТНИЦ (LEPIDOPTERA: SATYRIDAE) ПРИ ИЗОЛЯЦИИ ВРЕМЕНЕМ И РАССТОЯНИЕМ

Захарова Е. Ю.^{1,2}

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

²Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: zakharova@ipae.uran.ru

Рассматриваются различные аспекты фенотипической изменчивости видов семейства Satyridae (Lepidoptera), представляющих собой существенный элемент энтомоценозов открытых (луговых, степных) и лесных сообществ. Материал

для работы представляет собой репрезентативные «популяционные музейные коллекции» (Васильев, Васильева, 2018) — выборки из разных локальных популяций с территории Урала и Приуралья, собранные сотрудниками лаборатории эволюционной экологии ИЭРиЖ УрО РАН в течение последних 20 лет и насчитывающие около 15 000 экз. Проанализированы закономерности изменчивости следующих морфологических признаков: 1) размеры крыльев методами традиционной морфометрии; 2) форма крыльев методами геометрической морфометрии и 3) элементы крылового рисунка (глазчатые пятна) методами фенетики популяций.

Проведено сравнение выборок некоторых видов бархатниц по комплексу морфологических признаков как из соседних местообитаний (расстояние 10–15 км), так и удаленных друг от друга на несколько сотен километров. Обсуждается фактор изоляции расстоянием при анализе обнаруженных фенотипических различий.

На примере западноевразийского суббореального вида *Coenonympha leander* показано, что на северо-восточном крае ареала (56° с.ш., 65° в.д.) в условиях лесостепи существуют отдельные изолированные локальные популяции, в то время как в степной зоне вид распространен достаточно равномерно. Наибольшим морфологическим своеобразием отличаются краевые «форпостные» популяции, особенно самая северная популяция из азональной Месягутовской лесостепи и наиболее восточная из окр. с. Звериноголовское Курганской обл. Для степных популяций на сплошном пространстве ареала обнаружено значительное фенотипическое сходство *C. leander*, однако по направлению с севера на юг существует тенденция к формированию клины: размеры крыльев уменьшаются, диаметры глазчатых пятен и частота их встречаемости увеличиваются (Захарова, 2019). На этом основании делается вывод о том, что особого внимания заслуживают самые северные лесостепные и восточные степные популяции, которые можно рассматривать в качестве форпостных, поскольку каждая из них представляет собой эволюционно-экологический феномен — элементарный уровень эволюционно-экологической иерархии вида, на котором происходят микроэволюционные события (Шварц, 1980; Васильев, 2012).

Поскольку для видов рода *Coenonympha* характерна низкая миграторная способность, в ряде случаев даже относительно небольшие расстояния (10–20 км) могут быть достаточны для формирования устойчивых микропопуляций. Так, в связи с сильной фрагментированностью пригодных для *C. arcania* участков (открытых луговых пространств) микропопуляции оказываются изолированы друг от друга, что приводит к формированию их фенотипического своеобразия в условиях орографически сложного рельефа гор Южного Урала.

Фенотипическая изменчивость в популяциях бархатниц при изоляции не только расстоянием, но и временем рассмотрена на примере бициклического вида *Erebia ligea*, который представляет собой удобный объект для изучения

процессов формообразования. Бициклический характер жизненного цикла *E. ligea* делает возможной репродуктивную изоляцию во времени у популяций, обитающих в одном и том же локалитете, при условии строгой синхронности развития особей и вылете имаго в четные и нечетные годы. При условии длительного поддержания строгой репродуктивной изоляции в популяции возможно симпатрическое формообразование. Изучена ситуация формообразования в двух близко расположенных (около 10 км) популяциях *E. ligea* из Сысертского района Свердловской обл., лёт имаго в которых строго приурочен к нечетным и четным годам. Несмотря на отсутствие географической изоляции, изоляция временем приводит к формированию двух морфологических форм, различающихся по местоположению фокусов глазчатых пятен в субмаргинальной полосе переднего крыла. При исследовании соседних местообитаний (Ревдинский и Первоуральский районы), где лёт имаго *E. ligea* происходит ежегодно, различий по всем морфологическим признакам не обнаружено. Предполагается, что на данной территории часть особей переходит к моновольтинному или трехгодичному жизненному циклу, что нарушает строгую синхронизацию вылета имаго в четные и нечетные годы и приводит к отсутствию репродуктивной изоляции временем (Захарова, Шкурихин, 2017).

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, а также при частичной финансовой поддержке Комплексной программы УрО РАН (проект № 18–4–4–28).

PHENOTYPIC VARIATION IN SATYRS POPULATIONS (LEPIDOPTERA: SATYRIDAE) WHEN ISOLATED BY TIME AND DISTANCE

Zakharova E. Yu.^{1,2}

¹*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

²*Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia*

e-mail: zakharova@ipae.uran.ru

The different aspects of phenotypic variation in the species of family Satyridae (Lepidoptera) are considered. Wing size variation regularities are analyzed by means of traditional morphometry; wing shape — by means of geometrical morphometry; wing pattern elements — by means of population phenetics. The distance isolation factor at analyzing revealed phenotypic differences in populations of monovoltine species and the time isolation factor in bicyclic species are discussed in respect to temporary evolutionary ecology.

Key words: *variation, morphology, population, isolation, wood nymphs, Satyridae.*

С. С. ШВАРЦ И АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ И ЭКОЛОГИИ

Колчинский Э. И.

*Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники
им. С. И. Вавилова РАН, г. Санкт-Петербург, Россия*

e-mail: ekolchinsky@yandex.ru

В оценках научного наследия выдающегося биолога-эволюциониста С. С. Шварца почти не уделяется внимание его вкладу в разработку проблем эволюции, механизмов эволюции и эволюции биосферы. Цель моего доклада — восполнить этот пробел в историко-биологической литературе.

С. С. Шварц вместе со своими сотрудниками Л. А. Добринской и Л. Н. Добринским (1965) одним из первых поставил вопрос о различиях в эволюционных закономерностях у рыб и млекопитающих. Если у последних наблюдается значительная устойчивость биохимически-тканевого уровня организации, то у рыб даже при микроэволюционных изменениях затрагивается биохимический и тканевый уровни организации. В результате у млекопитающих даже виды одного семейства в биохимическом отношении дифференцированы слабо, тогда как у рыб внутривидовые группы отличаются целым комплексом биохимических особенностей, что обеспечивает их существование в различных водоемах. Среди факторов эволюции, специфических для рыб по сравнению с млекопитающими, авторы также называли: отдаленную гибридизацию, связанную с наружным оплодотворением; высокую индивидуальную приспособляемость, обусловленную большой амплитудой морфологической изменчивости; колебание плодовитости; резкие отличия в размерах особей одного и того же вида; неустойчивость темпов онтогенеза; изменения в пропорциях тела, в числе позвонков и т. д. По сути дела это была попытка очертить некоторые особенности эволюции рыб.

Спустя два года С. С. Шварц (1967) поставил вопрос об основных тенденциях в эволюции главных факторов, связанных прежде всего, по его мнению, с неуклонным уменьшением эволюционного значения генетико-автоматических процессов и повышением творческой роли естественного отбора. Он считал, что если на первых этапах эволюции неизбежная элиминация, резкие колебания численности, принцип основателя и другие ненаправленные события играли важную роль, определяя судьбу практически каждого организма, то в эволюции высших млекопитающих основная роль уже принадлежит отбору, а формы его действия усложняются. Под контролем отбора происходит создание резерва наследственной изменчивости и ее мобилизация в нужный момент. При этом отбор не просто суммирует полезные мутации, а произво-

дит их бесконечные комбинации и отбирает наиболее ценные коадаптивные генные комплексы. С. С. Шварц подчеркивал также возрастание роли индивида, поведения и межгруппового отбора в процессах арогенеза. Отмечал он и особенности эволюции в различных биоценозах, а также у животных, занимающих разные места в цепях питания. Время, конечно, внесло изменения в модели эволюции, предлагаемые им, но в методологическом отношении он был прав, пропагандируя исторический подход к каузальным основам эволюции, что до него в столь отчетливой форме делали немногие (Shull, 1936; Парамонов, 1945; Rensch, 1947; Шмальгаузен, 1966, 1974). Он не только обосновывал необходимость разработки проблемы изменяемости факторов эволюции, но и намечал контуры решения таких вопросов, как изменение взаимодействий между ними, качественные модификации одних факторов и количественные изменения других, появление принципиально новых факторов (Завадский, Колчинский, 1977).

В последние годы жизни С. С. Шварц (1973, 1976) активно публиковался по проблемам биосферы и отмечал зависимость ее энергетики от адаптации организмов. По его мнению, в эволюции биосферы особо эффективным оказался адаптациогенез, связанный с увеличением потребления энергии не популяцией, а особью, активно преодолевающей экстремальные условия среды. Это обеспечивало захват новых экологических зон, интенсификацию энергетических процессов в биосфере, повышение скорости миграции в ней элементов и т.д. Вот почему появление гомойотермных животных он оценивал как подлинную революцию в энергетике биосферы, связывая воедино эволюцию на популяционно-видовом и экосистемном уровнях. Биосферные адаптации Шварц предлагал называть «линиями обороны» биосферы. Первая линия обеспечивается разнородностью каждого трофического уровня, включающего сотни и тысячи видов, которые в свою очередь состоят из миллионов и миллиардов генетически уникальных особей. Это многообразие повышает вероятность сохранения главных биогеохимических и энергетических функций биосферы в случае катастроф планетарного масштаба. Иерархичность структурных уровней он оценивал как «вторую линию обороны» биосферы. В целом вопрос о биосферных адаптациях до сих пор рассматривался в самой общей форме, и заслуга С. С. Шварца состоит в четкой формулировке задач их изучения (Колчинский, 1990, 2013).

Оригинальные размышления С. С. Шварца опережали время, и они должны быть учтены при создании современного эволюционного синтеза, пути которого активно обсуждаются (Sepkovsky, 2013; Gidson, 2013; Левит и др., 2013). В этот синтез будут включены и современные представления об особенностях эволюции в различных крупных таксонах и о закономерностях эволюции биосферы. С. С. Шварц был одним из пионеров в их разработке.

S. S. SCHWARTZ AND THE CURRENT ISSUES OF THE EVOLUTIONARY THEORY AND ECOLOGY

Kolchinsky E. I.

*Saint-Petersburg Branch of the Vavilov Institute for the History of Science and Technology
RAS, Saint-Petersburg, Russia
e-mail: ekolchinsky@yandex.ru*

We discuss the role of the scientific heritage of Academician S. S. Schwartz in the formation of modern evolutionary and environmental concepts. The original thoughts of S. S. Schwartz were ahead of time and should be taken into account in the creation of modern evolutionary synthesis, the ways of which have been actively discussed in the recent years. This synthesis will also include the modern ideas about the features of evolution in various large taxa and about the laws of the biosphere evolution.

Key words: *evolutionary theory, ecology, evolutionary synthesis.*

**ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА
ПОЛИМОРФИЗМА ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ
(СЕМ. CANIDAE) НА МИКРОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ШКАЛЕ**

Кораблёв Н. П.¹, Кораблёв М. П.^{2,3}, Кораблёв П. Н.³, Седова Н. А.⁴

¹ *Великолукская государственная сельскохозяйственная академия, г. Великие Луки, Россия*

² *Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия*

³ *Центрально-лесной государственный природный биосферный заповедник, Тверская обл., Россия*

⁴ *Центр образования «Санкт-Петербургский городской дворец творчества юных», г. Санкт-Петербург, Россия*

e-mail: cranlab@gmail.com

Изменчивость организмов — сложный биологический феномен, который играет высокую роль в поддержании жизнеспособности природных популяций и служит материалом естественного отбора (Тимофеев-Ресовский и др., 1978). Поливариантность онтогенеза отдельных особей, увеличивая внутривидовой полиморфизм, способствует формированию целостной и устойчивой популяционной структуры (Шварц, 1980; Яблоков, 1987). Собранные на ограниченной территории и временном масштабе промысловые выборки из популяций

являются удобным объектом для изучения различных форм изменчивости. Они послужили отправной точкой для изучения пространственно-временной динамики размерного полиморфизма хищных млекопитающих сем. Canidae: *Canis lupus* (*C.l.*, $n = 330$), *Vulpes vulpes* (*V.v.*, $n = 403$), *Nyctereutes procyonoides* (*N.p.*, $n = 280$).

Особенностью этого методического подхода является применение стандартизированной краниометрической методики оценки размерного морфологического разнообразия животных, занимающих различные экологические ниши в пределах единого географического пространства (нескольких административных областей европейской части России). На протяжении 60-летнего временного периода получены коллекции черепов из определенных локалитетов ($n = 4-7$), расположенных на расстоянии от 50 до 400 км. Размерный полиморфизм рассмотрен в нескольких аспектах (половая, пространственная, хронографическая и внутривидовая изменчивости). Априорные знания биологии объектов исследования выдвигают исходную гипотезу существования единой популяции в пределах рассматриваемого географического региона.

В порядке проявления средних величин полового диморфизма (преимущество размеров самца над самкой) виды расположились в следующей последовательности: *C.l.* — 3.55%; *V.v.* — 3.01%; *N.p.* — 1.65%. Наиболее значимые для определения пола диагностические признаки у *C.l.* — ширина сустава нижней челюсти, ширина заглазничных отростков и скуловая ширина, у *V.v.* — ширина клыка, высота венечного отростка, у *N.p.* — ширина верхнего клыка, ширина заглазничных отростков.

Пространственная изменчивость в большей мере проявляется у *C.l.*, локалитеты различаются кондиллобазальной длиной (масштаб различий 6.5%), длиной верхней челюсти (5.2%), коронарной длиной первого премоляра (12.7%) и второго моляра (5.2%). Изменчивость у *V.v.* проявляется по коронарной длине P^4 (2.7%), ширине роострума (7.2%); у *N.p.* — по длине верхнего (2.1%) и нижнего (2.8%) рядов коренных зубов, коронарной длине P^4 (4.0%), ширине роострума (3.7%). Варибельность признаков челюсти и зубной системы позволяет предполагать адаптивную изменчивость. У всех изученных видов на рассматриваемой территории отсутствует изменчивость, обусловленная изоляцией расстоянием: сопоставление морфологических и географических дистанций между локалитетами свидетельствует об отсутствии достоверной корреляции между ними (значения теста Мантеля $r = -0.42-0.54$; $p > 0.5$).

Среди изученных форм изменчивости преобладают половая и пространственная. Хронографическая изменчивость уступает остальным, но у всех трех видов достоверно присутствует: у *C.l.* — слабый тренд увеличения длины черепа и челюстей, уменьшения коронарной длины P^1 и M^2 ; у *V.v.* — флуктуация ширины роострума, коронарной длины P^4 , ширины клыка; у *N.p.* — тренд увеличения общих размеров черепа, длины и скуловой ширины.

Тенденцию укрупнения отдельных краниометрических признаков *C.l.* на рассматриваемом пространственно-временном интервале мы склонны объяс-

нять биотическими причинами межвидового взаимодействия в системе хищник–жертва при систематической охоте на лося и кабана с устойчивой тенденцией увеличения плотности популяции жертвы. В пользу этого свидетельствуют и проявившие хронографическую изменчивость функционально важные в добыче крупной жертвы признаки челюстного аппарата.

Полагаем, что одной из возможных причин стохастической хронографической изменчивости *V.v.* может служить ненаправленная элиминация животных из популяции в результате суммарной гибели по разным причинам. Это может вызывать отклонения от «оптимального» фенотипа на уровне размерной изменчивости как в большую, так и меньшую сторону.

Пространственно-временная изменчивость интродуцированной *N.p.* объясняется тем, что животные осваивали вакантную экологическую нишу. Это заключение согласуется с высказанным С. С. Шварцем (1959) мнением об укрупнении размера тела акклиматизированных видов вследствие заполнения свободных экологических ниш в местах интродукции.

Результаты изучения внутрипопуляционной изменчивости хищных млекопитающих позволяют рассматривать морфологическую структурированность на минимальной географической шкале как общую закономерность. Степень наблюдаемых различий невысока, не упорядочена в географическом отношении и определяется, очевидно, сочетанием эндогенных и внешних факторов. Отмеченные морфологические различия могут не иметь адаптивных качеств, но, повышая полиморфизм, формируют сложную внутривидовую систему, устойчивую к дестабилизирующим факторам, а также служат материалом для адаптационного генеза, позволяя динамично реагировать на изменяющиеся в пространственно-временном континууме параметры среды.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ и Правительства Тверской области (проект № 18–44–690001).

SPATIAL AND TEMPORAL DYNAMICS OF THE POLYMORPHISM OF CARNIVORE MAMMALS (CANIDAE) ON THE MICROGEOGRAPHIC SCALE

Korablev N. P.¹, Korablev M. P.^{2,3}, Korablev P. N.³, Sedova N.A.⁴

¹*Velikie Luki State Agricultural Academy, Velikie Luki, Russia*

²*Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, Russia*

³*Central Forest State Nature Biosphere Reserve, Tver region, Russia*

⁴*Saint-Petersburg City Palace of Youth Creativity, Saint-Petersburg, Russia*

e-mail: cranlab@gmail.com

We analyzed the dimensional variability of the skulls of carnivorous mammals of the Canidae family (*Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Nyctereutes procyonoides*) in the European

part of Russia. The gender and spatial variabilities prevail among the studied variability forms. The chronographic variability is recorded as well. The degree of the observed differences is insignificant and is obviously determined by a combination of endogenous and external factors.

Key words: *craniometric signs, variability, Wolf, Fox, Raccoon Dog, European part of Russia.*

**СЛОЖНЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МЕЖДУ ПРОСТОЙ
СТРУКТУРОЙ И ПРОСТОЙ СРЕДОЙ: ПРОСТРАНСТВЕННЫЙ
ПАТТЕРН ИЗМЕНЧИВОСТИ НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ
У КАРЛИКОВОГО ЖИРНОХВОСТОГО ТУШКАНЧИКА
PYGERETMUS PUMILIO (RODENTIA: DIPODIDAE)**

**Криштуфек Б.¹, Янжекович Ф.², Шенброт Г.³, Иванчик Д.²,
Кленовчек Т.²**

¹*Словенский Музей естественной истории, г. Любляна, Словения*

²*Факультет естественных наук и математики Мариборского университета,
г. Марибор, Словения*

³*Департамент экологии пустынь Исследовательских институтов пустынь
Якоба Блауштейна Университета им. Бен-Гуриона в Негеве, п. Мидрешет
Бен-Гурион, Израиль*

e-mail: bkrystufek@pms-lj.si

During their lifetime, organisms act as data loggers by integrating the environmental impact in their body structures. Information stored that way is readable and can be decoded long after the death of an organism by using appropriate tools. We explored variation in size and shape of the mandible in Dwarf fat-tailed jerboa under the constraints of rigorous desert environment. Our presumption was that arid areas embrace a comparatively narrow range of habitat types with restricted variation in environmental parameters, leaving narrow boundaries for phenotypic variation to correlate with ecological variables. We analyzed the morphological variability in *P. pumilio* through the study of the mandible, which is a remarkably flexible structure and actively reacts to various interactions and feedbacks by changing shape. We examined 283 adult mandibles from throughout the species' distribution area. Variation was approached by the landmark-based methods of geometric morphometrics. Geometric morphometric methods were used because they provide both quantitative (for size and shape) variables appropriate for multivariate statistical methods as well as depictions of morphological shape variation within a sample, thus facilitate linkages between raw data and biological patterns. In our results, size varied significantly and predictably with geographic position

and demonstrated a strong, non-linear longitudinal pattern. Size in addition associated with several climatic variables, but not with soil properties and proxies to primary productivity. Our results suggest that for a desert rodent exposed to rapid and extreme changes a larger size may have multiple advantages, i.e. in maintaining eutheria during cold nights and efficient water metabolism under aridity stress, in accumulating more fat reserves for hibernation, and digging deeper burrows where better isolated from the extremes on the surface. Shape of mandible varied clinally along the longitudinal transect and the pattern was more affected by temperature than precipitation. Climatic variables presumably affected shape of mandible through different pressures on bony tissue by the action of gnawing muscles. We conclude that patterns in variation suggest strong functional associations with physiological demands of the local environment and complex interrelationships among variables that interacted. A success of dwarf fat-tailed jerboa in occupying an extensive geographic range relies on the capacity of facing environmental heterogeneity through cohesive and diverse responses including physiology, behaviour, life-history traits, and morphological plasticity. Our results are based on correlations therefore, one can never be sure that they unambiguously define functional relationships. Clearly, comparative studies on other desert rodents are needed to see the generality of patterns retrieved in the dwarf fat-tailed jerboa and the validity of suggested functional associations. Rodents of very different phylogenetic background are abundant and diverse in desert environments worldwide and offer excellent models for answering questions about finely tuned morphological evolution in response to habitat heterogeneity and climate change.

**COMPLEX INTERACTIONS BETWEEN A SIMPLE STRUCTURE AND
A SIMPLE ENVIRONMENT: SPATIAL PATTERN OF MANDIBLE
VARIATION IN A DWARF FAT-TAILED JERBOA, *PYGERETMUS
PUMILIO* (RODENTIA: DIPODIDAE)**

Kryštufek B.¹, Janžekovič F.², Shenbrot G.³, Ivajnsič D.², Klenovšek T.²

¹*Slovenian Museum of Natural History, Ljubljana, Slovenia*

²*Faculty of Natural Sciences and Mathematics, University of Maribor, Maribor, Slovenia*

³*Mitrani Department of Desert Ecology, Jacob Blaustein Institutes for Desert Research,
Ben-Gurion University of the Negev, Midreshet Ben-Gurion, Israel*

e-mail: bkrystufek@pms-lj.si

We analyzed the morphological variability in Dwarf fat-tailed jerboa (*Pigeretmus pumilio* Kerr) through the study of the variation in size and shape of the mandible under the constraints of rigorous desert environment. We examined 283 adult specimens from throughout the species' distribution area by the landmark-based methods of geometric morphometrics. In our results, size demonstrated a strong, non-linear longitudinal pattern. Shape of mandible varied clinally along the longitudinal transect and the pattern

was more affected by temperature than precipitation. We conclude that patterns in mandible variation suggest strong functional associations with physiological demands of the local environment.

Key words: *Pigeretmus pumilio*, mandible variation, geometric morphometrics.

О ПРИРОДЕ ХРОНОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Лобков В. А.

Одесский национальный университет, г. Одесса, Украина

e-mail: zoomuz2017@gmail.com

С. С. Шварц (1963) одним из первых зоологов обратил внимание на хронографическую изменчивость у млекопитающих, как «...комплекс изменений, которые претерпевают морфофизиологические особенности популяции во времени» (с. 421). Впоследствии различия морфологических признаков у особей, принадлежащих к разным последовательно появляющимся поколениям, были установлены у насекомоядных (Сергеев и др., 1990), грызунов (Лобков, 1978), хищных (Раменский, 1982), человека (Волкова, 1988). Укрупнение размеров обычно наблюдается у особей, рожденных на фазе увеличения численности, а их измельчание — на фазах пика и снижения численности.

Общими особенностями проявления хронографической изменчивости морфологических признаков у разных видов являются большие значения изменений между поколениями у самцов по сравнению с самками, изменения пропорций черепа и тела, а также их связь с хронографическими изменениями рождаемости, динамикой численности и др. Если у разных видов наблюдаются общие закономерности протекания данного явления, то можно предположить, что и причины его тоже являются общими. Изучать их оказывается удобно на отдельных видах, доступных длительному мониторингу за ходом процесса, экспериментальному его изучению и позволяющих собрать репрезентативный морфологический материал. К таким видам относятся крапчатый суслик (*Spermophilus suslicus*) и лисица (*Vulpes vulpes*).

Наиболее крупные размеры отмечались у особей, появившихся на свет в первые 1–2 года после заселения сусликами посевов многолетней травы — люцерны. Последующее уменьшение средних размеров тела и черепа самцов и самок происходило в трех–четырёх последовательно появляющихся поколениях в неизменных условиях обеспечения одинаковыми и обильными кормами. Средние показатели изменялись за счет уменьшения доли крупных особей и увеличения доли мелких. Суслики из поселений в естественных местообита-

ниях одновременно имели небольшие размеры тела и черепа, которые в течение нескольких лет были у разных поколений относительно стабильными и сходными с размерами особей третьих–четвертых поколений, рожденных на посевах люцерны.

Причиной временного увеличения размеров особей может выступать соматический гетерозис. В условиях оседлого обитания сусликов, обусловленного обилием пищи, происходит накопление в той или иной степени родственных особей, которые живут поблизости друг от друга и спариваются между собой. Со временем это приводит к формированию инбредных генетических линий. После вынужденного выселения сусликов, вызываемого распашкой посева люцерны, в новом поселении, образующемся на новом люцерновом поле, случайно встречаются и спариваются родители из разных инбредных линий. Это увеличивает гетерозиготность потомков первых поколений и обуславливает проявление у них соматического гетерозиса. Известно, что гетерозис в последующих поколениях затухает, поэтому размеры сусликов следующих поколений возвращаются к исходным небольшим значениям. На это явление указывает и временное увеличение плодовитости наиболее крупных самок первых поколений. Репродуктивный гетерозис, как и физиологический, также вызывается скрещиванием родителей из разных инбредных генетических линий и обычно сопутствует соматическому.

Сходные процессы происходят и у других видов млекопитающих. Для образования инбредных линий достаточно смены 3–4 поколений, полученных от родственных спариваний (Иванова, Кравченко, 1967), поэтому оседлое обитание в благоприятные для жизни периоды обуславливает их скорое формирование в разных частях пространственных группировок. Смешивание особей в результате катастрофических природных явлений, антропогенных воздействий, глубокого сокращения численности и пр. ведет к скрещиванию неродственных родителей из разных инбредных линий и временным проявлениям гетерозиса у потомков первых поколений.

Нами прослежены изменения кондилобазальной длины черепа 3500 лисиц Одесской области с 1982 по 2017 г. Максимальные ее значения отмечены в 1989–1992 гг. — 150.2 ± 0.96 мм у самцов 1+ ($n = 22$) и 141.2 ± 0.73 у самок 1+ ($n = 34$). В предшествующий 10-летний период лисицы интенсивно преследовались в связи с повышенным спросом на мех. Это привело к глубокому сокращению численности в середине 1980-х гг. (Волох, 2014), а следовательно, к дальним перемещениям и перегруппировкам сохранившихся особей. Доля их потомков с проявлениями гетерозиса временно возросла, что обусловило увеличение средней кондилобазальной длины черепа как у самцов, так и у самок. В последующий период в результате прекращения добычи численность некоторое время сохранялась высокой, а размеры лисиц уменьшились. Затухающие колебания величины кондилобазальной длины черепа у них отмечены дважды на протяжении 1990–2018 гг., что, вероятно, обусловлено теми же популяционными процессами, но вызванными уже естествен-

ными изменениями уровня смертности и миграционной активности. Наибольших значений краниологические показатели в конце 1980-х гг. достигли после дополнительного фактора смертности лисиц, связанного с преследованием охотниками и, как следствие, более масштабных и дальних переселений. Обеспеченность кормами лисиц в регионе ежегодно высокая, даже при низкой численности грызунов, благодаря скотомогильникам, урожаем плодов дикорастущих кустарников, рептилиям и насекомым, и не могла оказывать влияния на интенсивность роста лисят.

И у сусликов, и у лисиц увеличение размеров черепа происходило у особей, рожденных в начале фазы роста численности, после ее глубокого сокращения, а у особей последующих поколений они уменьшались, что характерно для проявлений гетерозиса только в первом поколении. В следующих поколениях, также происходящих от неродственных родителей, они затухают. Аналогичные генетические процессы должны происходить в результате искусственного расселения млекопитающих, что подтверждается временным увеличением размеров соболя (*Martes zibellina*), ондатры (*Ondatra zibethicus*) и бобра (*Castor fiber*) (Монахов, 1984; Раменский и др., 1988).

Хронографические изменения морфологических признаков вместе с аналогичными изменениями репродуктивных потенциалов самок и физиологических свойств особей — временные явления, отражающие качественные изменения населения в ходе популяционных циклов. Они обусловлены генетическими процессами, вызванными сменами преобладающих типов спариваний (между родственными или неродственными родителями) в результате естественных или антропогенных преобразований пространственной структуры и дальности переселений особей и свойственны всем млекопитающим.

ABOUT THE CAUSES OF THE CHRONOGRAPHIC VARIABILITY OF MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS IN MAMMALS

Lobkov V. A.

Odessa National University, Odessa, Ukraine

e-mail: zoomuz2017@gmail.com

The patterns of morphological signs chronographic variability in mammals were considered. The change of skulls' condylobasal lengths in the speckled ground squirrels (*Spermophilus suslicus*) and foxes (*Vulpes vulpes*) were studied. The increase in size the parameter being studied was registered in the phase of increasing numbers, decrease one were noted in the peak and decline phases.

Key words: *morphological variability, Spermophilus suslicus, Vulpes vulpes.*

АНТРОПОГЕННОЕ ВЛИЯНИЕ НА РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ

Малыгин В. М.¹, Баскевич М. И.², Хляп Л. А.²

¹Московский государственный университет им. В. М. Ломоносова, г. Москва, Россия

²Институт проблем экологии и эволюции РАН, г. Москва, Россия

e-mail: vmalygin@mail.ru

С тех пор, как были открыты 54- и 46-хромосомные виды-двойники обыкновенной полевки (Мейер и др., 1969), продолжает уточняться их распространение. В настоящее время обыкновенных полевков рассматривают как группу «arvalis». Она состоит из 5 четко обособленных видов и нескольких форм (полувидов). Центральное место в этой группе занимают 3 широко ареальных вида: восточноевропейская *Microtus rossiaemeridionalis* ($2n = 54$, $NF = 56$; синонимы: *subarvalis*, *epiroticus*, *levis*, *mystacinus*), обыкновенная *M. arvalis sensu stricto* ($2n = 46$, $NF = 84$) и алтайская *M. obscurus* ($2n = 46$, $NF = 72$) полевки, причем видовой статус двух последних представителей группы требует дальнейших доказательств.

Нами обобщены собственные и литературные данные об истории формирования ареалов видов-двойников обыкновенных полевков, дана оценка роли антропогенных факторов в их становлении. Основная часть ареалов этих видов находится в Восточной Европе в пределах $40\text{--}60^\circ$ с.ш. и $18\text{--}60^\circ$ в.д. Ареал восточноевропейской полевки симпатричен с ареалами 46-хромосомных полевков. С античных времен эти территории активно осваивались человеком, распаивались степные участки, вырубались массивы широколиственных и смешанных лесов, что сказалось на распространении изначально мезофильных обыкновенных полевков, приуроченных к северным разнотравно-злаковым степным участкам, долинам рек и озер. Поэтому оправдано включение этих видов-двойников в систему чужеродных видов России (Бобров и др., 2008). При этом необходимо учитывать, что обыкновенные полевки как надвид сформировались в луговых степях на юге Палеарктики; в ледниковые эпохи они, на наш взгляд, сохранялись в рефугиумах юга Европы, Кавказа и Малой Азии; расцвет формирования видов пришелся на межледниковое время, примерно 1.5 млн–50 тыс. лет назад; после отступления ледников они начали заселять долины рек средней и северной Европы, а также Предуралье (Малыгин, 1983, 2010). Из районов первичного ареала обыкновенные полевки распространились на север по пахотным землям вслед за сведением лесов, а по поливным угодьям — на юг, заняв обширные площади (Тупикова и др., 2000).

В настоящее время активная инвазия наблюдается в различные регионы в первую очередь восточноевропейской полевки. Например, в экстремальные условия острова Западный Шпицберген полевки были завезены вместе с балластным грунтом, который загружали на баржи на материке (Fredga et al., 1990; Markova et

al., 2015), причем в годы высокой численности они оказываются одним из основных источников пищи для песцов (Frafjord, 2002). Этот вид вместе с сельскохозяйственной продукцией, сеном, фуражом, перевозившимся железнодорожным транспортом, проник на восток вдоль Транссибирской железнодорожной магистрали: в окрестности г. Тюмени (Гашев, 1998); в Академгородок г. Новосибирска (Якименко, Крюков, 1997); на территорию Университетской рощи, г. Томск (Ильинских др., 2010); на юг Красноярского края, окрестности г. Абакан, с. Подсинее (Ковальская, Малыгин, 1988); в юго-восточное Прибайкалье, в три района Иркутской области (Мейер и др., 1996; Демидович, Липин, 1997), а также на остров Ольхон (Pavlova, Tchabovsky, 2011); в Бурятию, г. Улан-Удэ (Моролдоев и др., 2017); в окрестности г. Хабаровска (Markova et al., 2017); г. Советская Гавань (Картавцева и др., 2011). Кроме того, восточноевропейская полевка обнаружена в г. Сургут (Ханты-Мансийский автономный округ) на севере Западно-Сибирской низменности (Маркова и др., 2014). Такое активное проникновение вида связано с особенностями экологии и поведения. Поселения восточноевропейской полевки часто приурочены к оврагам, границе леса и разреженным лесам, обочинам дорог, огородам и садам. В городах их находили в лесопарках, пустошах и на обширных газонах (Малыгин, 1983; Тихонова и др., 2012; Малыгин, Рябов, 2013). Эти полевки часто заселяют постройки человека (Карасева и др., 1995; Баскевич и др., 2005), сараи, подвалы домов, где хранятся овощи. Они менее агрессивны, легче переносят скученность и более подвижны, чем 46-хромосомные обыкновенные полевки (Малыгин, Деулин, 1979; Тихонова и др., 2007).

Поэтому вполне логично рассматривать восточноевропейскую полевку как факультативного синантропа, тогда как 46-хромосомные виды-двойники больше тяготеют к биотопам, менее подвергшимся антропогенному воздействию. Но и они вслед за человеком (сведение лесов под распашку, строительство дорог, линий электропередач, поселков) расширяют свой ареал и проникают в таежный пояс хвойных лесов, вплоть до севера Уральских гор. Например, *M. obscurus* (или кариоформа «*obscurus*») обнаружена в поселках Сосьва и Черемухово Североуральского округа Свердловской области (Маркова и др., 2010). Более северное поселение этого вида было отмечено на Урале, на сенокосном лугу правого берега р. Ивдель. Как сообщили авторы исследования (Маркова и др., 2013), в зоне северной тайги обыкновенные полевки встречаются в азональных биотопах антропогенного происхождения, многие из которых подвергались распашке (в т. ч. двухпольная и трехпольная системы земледелия). Этими же причинами можно объяснить находки особей *M. obscurus* в Предуралье, на территории Вятско-Камского края — Белохолуницкий и Омутнинский районы Кировской области (Ялковская и др., 2012), на северо-западе, на Русской равнине, в двух пунктах Устьяновского района Архангельской области (Булатова и др., 2010; Булатова, Емельянова, 2018).

Итак, многовековое освоение человеком Восточной Палеарктики под пашни, сельские и городские населенные пункты оказало положительное влияние на распространение видов-двойников обыкновенных полевков. Однако в связи с тем, что

в настоящее время технология уборки зерновых и покосы трав резко изменились, прослеживается противоположная тенденция. Раньше, до 80-х годов прошлого века, солому и укосы трав складировали в скирды, ометы и стога на полях и лугах. Полевки и другие грызуны занимали их до весны, причем восточноевропейские полевки охотнее поселялись в стогах и ометах, чем 46-хромосомные (Малыгин, Рябов, 2013). Они нередко размножались и оставались до полной разборки омета, за счет чего численность популяции быстро нарастала. В настоящее время как в России, так и за рубежом солому и траву скатывают в тугие рулоны, что негативно сказывается на численности обыкновенных полевок и служит одной из причин повсеместного ее снижения. Такие изменения могут привести к дальнейшей динамике границ и структуры ареала обыкновенных полевок, а также повлиять на скорость процессов их формообразования.

ANTHROPOGENIC INFLUENCE ON THE DISTRIBUTION OF THE COMMON VOLE SIBLING SPECIES

Malygin V. M.¹, Baskevich M. I.², Khlyap L. A.².

¹*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

²*Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, Russia*

e-mail: vmalygin@mail.ru

We summarized our own and literary data on the formation history of the modern areas of the Common Vole *Microtus arvalis* sibling species. We found out that human activity (land plowing, azonal biotopes of anthropogenic origin, highway development etc.) contributes to the active invasion of these species into different regions.

Key words: *species range dynamics, anthropogenic factor, sibling species, Microtus arvalis.*

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ ВИДОВ К ОБИТАНИЮ НА ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА

Марков Н. И.¹, Загайнова О. С.^{1,2}

¹*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия*

²*Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия*

e-mail: nimarkov@mail.ru

Периферия ареала может быть определена как область, в которой вероятность обнаружения вида в ходе случайного поиска на локальном уровне выше, чем на региональном. Это отличает ее от маргинальной части ареала («граница

ареала»), где такая вероятность одинаково низка как на локальном, так и на региональном уровнях, и от центра ареала, где эти два показателя сходны.

С экологической точки зрения это означает, что периферия ареала должна характеризоваться спецификой пространственного распространения животных и связей со средой обитания, в частности с основными типами ресурсов. В целом на периферии ареала вид распространен «пятнами», которые обеспечивают его небольшим (относительно центра ареала) числом ресурсов. Это обуславливает специализацию вида на отдельных ресурсах, что выражается как в наборе используемых ресурсов, так и в характере их эксплуатации. При выборе ресурсов ключевое значение имеют не только их обилие и доступность, но и стабильность пространственной и временной динамики. Наличие существенных колебаний обилия ресурсов определяет, в частности, феномен «экологической ловушки». Напротив, стабильные ресурсы, даже при их небольшом обилии, определяют возможность сохранения и увеличения численности и числа периферийных группировок. При сравнении кормовых внутри- и межвидовых кормовых стратегий мы показали, что интенсивность использования ограниченных ресурсов на периферии ареала выше, чем в центре.

Возможно, что внутривидовая конкуренция за ресурсы в «пятнах обитания» оказывает существенное влияние на возможности увеличения области распространения вида на периферии ареала, с последующим сдвигом параметров экологической ниши и трансформацией периферии в область сплошного ареала. Мозаичный характер распределения особей в зоне экологически субоптимальных условий может оказывать влияние на их генетическую специфику и иметь определенные микроэволюционные последствия.

ECOLOGICAL MECHANISMS OF SPECIES' ADAPTATION FOR LIVING IN THE PERIPHERY OF GEOGRAPHICAL RANGE

Markov N. I.¹, Zagainova O. S.^{1,2}

¹*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

²*Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia*

e-mail: nimarkov@mail.ru

On the base of biological data on ungulate (wild boar, Siberian roe deer) and carnivorous (Asian badger) mammals, living nearby northern limits of their natural habitats in the Urals and Western Siberia, the estimation of specificity of natural resources usage was carried out. It is shown that the intensity of limited resources usage at the periphery of natural habitat is higher than in the center. Perhaps intraspecific competition for resources in the «habitat stains» essentially influences the possibility of species dispersal at natural habitat periphery.

Key words: *natural habitat periphery, resources, competition, distribution.*

**ЭВОЛЮЦИЯ ИЛИ ТУДА И ОБРАТНО: ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ
ФЕНОТИПИЧЕСКИХ ПОСЛЕДСТВИЙ БУТЫЛОЧНОГО
ГОРЛЫШКА В ПОПУЛЯЦИЯХ ПОЛЕВОК
(ARVICOLINAE, RODENTIA)**

**Маркова Е. А.¹, Бобрецов А. В.², Зыков С. В.¹, Сибиряков П. А.¹,
Смирнов Н. Г.¹, Ялковская Л. Э.¹**

¹*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия*

²*Печоро-Илычский государственный природный заповедник, п. Якша, Республика
Коми, Россия*

e-mail: e.markova@ipae.uran.ru

Согласно представлениям С. С. Шварца, «начальный этап эволюционного процесса заключается в необратимом преобразовании популяции» (Шварц, 1969, с. 28), а одной из главнейших задач эволюционной экологии является исследование вопроса о том, «при каких условиях необратимые изменения популяции становятся неизбежными» (Там же, с. 49). С. С. Шварц считал, что как необратимые внутривидовые изменения, так и зарождение таксонов надвидового уровня можно не только обнаружить *post factum*, но и проследить *in statu nascendi* — это лишь требует поиска объективных критериев и развития новых методов исследования (Там же, с. 151–152). Со времени публикации мыслей С. С. Шварца прошло 50 лет, однако поставленные им вопросы остаются открытыми. Мы предполагаем, что отсутствие прогресса в данном направлении связано с сохраняющимся разрывом между неонтологическими и палеонтологическими традициями в исследованиях эволюционного процесса, и представляем результаты исследования, в котором данные палеонтологической летописи используются в качестве основы для оценки эволюционной значимости изменений, наблюдаемых в современных популяциях животных.

Исследование направлено на выявление общих и видоспецифичных фенотипических последствий критического сокращения численности (бутылочного горлышка) популяций широко распространенных видов мелких млекопитающих и оценку возможности использования морфологических признаков в качестве маркеров для выявления случаев критического сокращения числа скрещивающихся особей в популяциях. Актуальность данной проблемы связана с тем, что в настоящее время появляется все больше свидетельств в пользу важной роли малых групп и даже единичных особей в видообразовании. Многочисленные молекулярно-генетические исследования показывают, что периоды бутылочного горлышка определяют современное генетическое разнообразие на внутривидовом уровне во многих группах организмов. При этом влияние периодов критического сокращения численности на фенотип и признаки, определяющие приспособленность, рассматривается лишь в описательном ключе и в основном в применении к человеку и видам, охваченным его хозяйственной деятельностью.

В качестве объекта исследования выбрано подсемейство Arvicolinae (Rodentia: Cricetidae) — одна из наиболее филогенетически молодых и широко распространенных групп млекопитающих Северного Полушария, адаптивная радиация которой достаточно хорошо изучена по палеонтологическим данным. Модельные таксоны включают представителей трех волн радиации подсемейства. Для обеспечения совместимости палеонтологических и неонтологических подходов основное внимание уделено признакам зубной системы.

Изучены: 1) популяции инвазивных видов, находящихся на разных стадиях прохождения бутылочного горлышка, связанного с преднамеренной (*Ondatra zibethicus*) и непреднамеренной интродукцией (*Microtus rossiaemeridionalis*); 2) аборигенные виды Северной Евразии, обитающие в условиях периодических всплесков и депрессий численности при отсутствии изоляции (*Myopus schisticolor* и виды рода *Microtus sensu stricto*); 3) островные популяции, сформировавшиеся в результате интродукции в XX в. (*Microtus rossiaemeridionalis*) и изолированные от материка в раннем голоцене (*Lemmus sibiricus*); 4) лабораторные колонии как модель искусственного бутылочного горлышка (*Dicrostonyx torquatus*).

Для каждого модельного таксона проведено сопоставление фенотипических последствий критического сокращения численности с данными палеонтологической летописи. Результаты свидетельствуют о том, что в изолированных группах полевоочьих, сформированных из малого числа основателей, проявляются фенотипические изменения, противоположные по направлению эволюционным трендам в соответствующих филетических линиях, а также происходит утрата некоторых эволюционных приобретений ранних Arvicolinae в строении щёчных зубов.

Пример Arvicolinae показывает, что критическое сокращение численности, сопровождающееся изоляцией, можно рассматривать как микроэволюционное событие в понимании С. С. Шварца. В природе такие события, как правило, эфемерны, но могут быть обнаружены по одонтологическим признакам-маркерам близкородственного скрещивания на стадиях спада численности (*M. (a.) obscurus*), при сужении границ ареала (*D. torquatus*), а также в горных ландшафтах, способствующих периодическому расселению из местообитаний-источников в субоптимальные местообитания-стоки (*M. schisticolor*, *M. (a.) arvalis*). Судьба таких эфемерных событий зависит от внешних факторов. При числе основателей, равном 10 и менее, в условиях изоляции фенотипические изменения оказываются направлены на дестабилизацию фенотипа и повышение доли особей с нетипичным сочетанием плезиоморфных и прогрессивных признаков. Для рассматриваемых модельных таксонов подобные изменения означают снижение приспособленности к питанию клетчатковыми кормами. Это инадаптивно при стабильном направлении вектора отбора, но может обеспечивать преимущество в случае изменения параметров трофической ниши. Анализ разнообразия признаков, прослеженных у полевоочьих при близкородственном скрещивании, позволяет предполагать, что морфогенетические механизмы, лежащие в их основе, могли быть реализованы неоднократно в ходе эволюции подсемейства, в частности при пе-

реходе отдельных представителей трибы Arvicolini к подземному образу жизни.

Таким образом, развивая идеи С. С. Шварца о связи микро- и макроэволюции, можно рассматривать периоды критического сокращения численности популяции как этапы поиска новых эволюционных возможностей вида за счет хорошо забытых, но не утраченных морфогенетических ресурсов, унаследованных от предков различных эволюционных уровней.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты № 16-04-01486, 19-04-00966).

EVOLUTION OR BACK AND FORTH: THE RESULTS OF THE STUDY OF THE PHENOTYPIC CONSEQUENCES OF POPULATION BOTTLENECKS IN ARVICOLINE RODENTS (ARVICOLINAE, RODENTIA)

Markova E. A.¹, Bobretsov A. V.², Zykov S. V.¹, Sibiriyakov P. A.¹,
Smirnov N. G.¹, Yalkovskaya L. E.¹

¹*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

²*Pechora-Ilych State Nature Reserve, Yaksha, Komi Republic, Russia*

e-mail: e.markova@ipae.uran.ru

We describe the general and species-specific phenotypic consequences of critical population reductions (bottlenecks) in the widespread species of small mammals with different evolutionary history (on the example of the subfamily Arvicolinae). The population decline periods may be regarded as stages of the search for new evolutionary opportunities for the species based on well-forgotten but not lost morphogenetic resources inherited from ancestors of different evolutionary levels.

Key words: *evolution, phenotype, subfamily Arvicolinae, dental system.*

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ: МЕХАНИЗМЫ, СВЯЗЬ С УСЛОВИЯМИ ОБИТАНИЯ И ИЗМЕНЕНИЕ В ХОДЕ ФИЛОГЕНЕЗА

Махров А. А.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия

e-mail: makhrov12@mail.ru

В работах ряда выдающихся ученых, среди которых и труды С. С. Шварца, мы находим указания на различие в эволюционной пластичности у разных видов и на изменение этого признака в ходе филогенеза. В современной литературе

обычно различия в эволюционной пластичности связывают только с большим или меньшим генетическим разнообразием. Действительно, генетическое разнообразие — единственный механизм, способный обеспечить адаптацию к изменению биотических условий и резко меняющимся абиотическим условиям среды. Однако адаптацию к относительно стабильным абиотическим условиям (пусть и суровым) вполне способна обеспечить фенотипическая пластичность.

Примером могут быть арктические гольцы (*Salvelinus*). Эти рыбы характеризуются большим разнообразием экологических форм и морфотипов (Knudsen et al., 2016). Как показывает реконструкция филогении лососевидных рыб, все они произошли от предка, сходного с современными арктическими гольцами. Тем не менее молекулярная эволюция самих арктических гольцов идет очень медленно (Артамонова и др., 2018). Видимо, это происходит потому, что эти рыбы способны адаптироваться к любому фактору среды обитания за счет изменения экспрессии уже имеющихся у них вариантов генов и почти не подвержены действию движущего отбора. В некоторых популяциях арктических гольцов генетическое разнообразие очень низкое (Махров и др., 2019). Видимо, для адаптации им хватает даже единственного варианта каждого гена.

На примере благородных лососей (*Salmo*) — одного из родов, произошедших от арктических гольцов, можно проследить постепенный переход от адаптации за счет фенотипической пластичности к адаптации за счет генетического разнообразия. В центре происхождения этого рода, на Кавказе, благородные лососи характеризуются высоким морфологическим и экологическим разнообразием, достигаемым в основном за счет фенотипической пластичности; генетическая дивергенция популяций и форм в этом регионе низка (Махров, Болотов, 2019).

По мере расселения по другим регионам у благородных лососей снижаются морфоэкологическое разнообразие и фенотипическая пластичность, но ускоряется эволюция генофонда за счет усиления естественного отбора. Это происходит в связи с тем, что вне центра происхождения условия для обитания группы не оптимальны, так как появляются факторы среды (в основном биотические), к которым нельзя приспособиться за счет уже имеющихся вариантов генов. Ранее некоторыми исследователями, в частности Г. А. Машталером (1940), высказывалось предположение о смене в ходе филогенеза адаптации преимущественно за счет фенотипической пластичности адаптацией в основном за счет генетического разнообразия. Надо особо подчеркнуть, что в данном случае происходит не «наследование благоприобретенных признаков», а отбор в пользу аллелей генов с более узкой нормой реакции.

У одного из видов рода *Salmo*, атлантического лосося (*S. salar*), морфоэкологическое разнообразие сужается за счет повышенной гибели потомства у особей жилой формы (Махров и др., 2013), поэтому большинство популяций этого вида включает только проходную форму. Очевидно, что это не следствие адаптации, не специализация. Такие случаи снижения эволюционной пластичности И. И. Шмальгаузен (1945) назвал «филогенетической иммобилизацией».

Снижение фенотипического разнообразия при расселении из центра происхождения наблюдается не только у благородных лососей, но и у других групп организмов. Видимо, это объясняет отмеченную Н. И. Вавиловым (1926) закономерность — высокое фенотипическое разнообразие в центре происхождения группы и, в частности, хорошую выраженность гомологических рядов в этой области.

Работа выполнена при поддержке программы Президиума РАН № 41 «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России» и программы фундаментальных исследований президиума РАН «Арктика — научные основы новых технологий освоения, сохранения и развития» (проект И. Н. Болотова).

EVOLUTIONARY PLASTICITY: THE MECHANISMS, THE RELATION TO THE ENVIRONMENT AND THE CHANGE DURING PHYLOGENY

Makhrov A. A.

Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, Russia

e-mail: *makhrov12@mail.ru*

The low genetic diversity of a number of Arctic Char populations was recorded which is explained by the ability to adapt to the environment by changing the expression of available gene variants forming ecological forms and morph types. The genus *Salmo* demonstrates decreasing phenotypic diversity in the distribution from the center of origin which is typical for other groups of organisms. It is assumed that phenotypic plasticity is replaced by adaptation due to genetic diversity as a result of selection in favor of alleles of genes with a narrower reaction rate.

Key words: *phylogeny, evolutionary plasticity, phenotypic and genetic diversity, Salmonoids.*

ГЛУХАЯ КУКУШКА (*CUCULUS OPTATUS*) — МОДЕЛЬНЫЙ ВИД ДЛЯ ТЕСТИРОВАНИЯ НОВЫХ ИССЛЕДОВАТЕЛЬКИХ ВОПРОСОВ В ОБЛАСТИ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ ГНЕЗДОВЫХ ПАРАЗИТОВ

Мещерягина С. Г.¹, Головатин М. Г.¹, Бачурин Г. Н.², Бурский О. В.³

¹ *Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия*

² *Научно-практический центр биоразнообразия, г. Ирбит, Россия*

³ *Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия*

e-mail: *meshcheryagina_sg@ipae.uran.ru*

Взаимоотношения гнездового паразита и хозяина — классическая модельная система для изучения коэволюции (Davies, de Brooke, 1988,

1989; Rothstein, 1990). Хозяева сформировали средства защиты в ответ на паразитизм (агрессия против паразита, отвержение яйца или птенца), тогда как паразиты в свою очередь развили препятствующие им адаптации (скрытное откладывание яйца, мимикрия яйца или птенца). Среди вопросов, изученных за предшествующий 30-летний период (Soler, 2017) на видах семейства Cuculidae, наиболее проработаны следующие: 1) мимикрия окраски яиц у обыкновенной кукушки *Cuculus canorus* — самого распространенного гнездового паразита, выбрасывающего потомство хозяев; 2) адаптации хохлатых кукушек *Clamator*, воспитывающихся вместе с птенцами хозяина, и 3) мимикрия внешнего вида птенцов и криков выпрашивания корма у бронзовых кукушек *Chrysococcyx*. Вопросу эволюции размера яйца у паразитических кукушек уделяли меньше внимания. Krüger и Davies (2002, 2004) показали, что эволюция паразитизма действительно сопровождается уменьшением размера яйца, определенного размером хозяина. Однако немногочисленные эксперименты с подкладыванием яиц различного размера дают противоречивые представления об ответном поведении хозяев (Honza, Cherry, 2017). Вследствие этого отсутствуют явные доказательства того, что дискриминация по размеру яиц — механизм, способствующий развитию ооморфометрических адаптаций у кукушек. Причинами этого можно считать проведение части экспериментов на видах, не относящихся к хозяевам гнездовых паразитов; использование искусственных моделей яиц, искажающих результаты и интерпретацию экспериментов (Martín, Vivaldi et al., 2002; Antonov et al., 2009; Roncalli et al., 2016); ошибочное установление вида-паразита, специализирующегося на исследуемом хозяине, и отсутствие расчета размерных соотношений яиц кукушки и расообразующего хозяина.

Глухая кукушка *Cuculus optatus* — идеальный модельный вид, превосходящий хозяина по массе тела больше, чем другие гнездовые паразиты (в 11–19 раз). Яйца этой кукушки, с одной стороны, самые мелкие по отношению к массе тела самки, а с другой стороны, самые крупные по отношению к массе яйца хозяина. Широкое распространение вида раскрывает потенциал для изучения пространственной и временной экологии взаимодействий паразита и хозяина.

В результате проведенных нами исследований впервые установлена адаптация размеров яиц различных рас глухой кукушки к яйцам основных хозяев в России: пеночки-таловки *Phylloscopus borealis*, сибирской теньковки *P. collybita tristis*, пеночки-зарнички *P. inornatus* и корольковой пеночки *P. proregulus*. При этом диаметр яйца паразита зависит от диаметра яйца хозяина (наибольший — у расы *borealis*, наименьший — у *inornatus*), в то время как длина яйца более тесно связана с участием родителей-хозяев в кормлении птенцов. Учитывая способность самки тактильно идентифицировать подложенные крупные яйца и, соответственно дискриминировать их диаметр яиц оказывается ключевым признаком, к которому гнездовой паразит вынужден приспосабливаться. Это ограничивает кукушек в поддержании крупных объемов яйца (т. е. массы вылупившегося птенца), что

необходимо для манипуляции выбрасывания потомства хозяина. Увеличенная длина яйца позволяет сохранять его объем при малом диаметре. Наибольшей длиной отличаются яйца расы, паразитирующей на самом маленьком хозяине — корольковой пеночке, где птенцов кормит только одна самка. Это явный пример коэволюционной «гонки вооружений», в которой глухая кукушка должна строго имитировать окраску, рисунок и диаметр яиц вида-хозяина, но эксплуатирует неспособность хозяина обнаружить существенное отличие подложенного яйца по длине.

Экспериментальные исследования дискриминационного поведения зарнички — хозяина с самыми мелкими яйцами — в трех географических популяциях с различным уровнем гнездового паразитизма глухой кукушки показали, что принятие или отвержение инородного яйца определяется соотношением диаметров яйца паразита и хозяина, причем средний размер яиц в индивидуальной кладке хозяина также важен. Отсутствие пятнистого рисунка на скорлупе инородных яиц для зарнички не является стимулом к распознаванию. Это дает основание полагать, что распознавание яйца паразита происходит при тактильном контакте самки с неровной поверхностью кладки. Средний диаметр яиц глухих кукушек, использующих гнезда зарничек, существенно меньше величины, при которой вероятность отвержения яйца равна вероятности принятия. Он также меньше, чем у других рас, что свидетельствует об адаптации гнездового паразита к хозяину.

Сравнительный анализ внешней морфологии яиц паразита с территории России показал, что расы глухой кукушки имеют различные репродуктивные ареалы, перекрывающиеся лишь частично. Области распространения рас приурочены к районам повышенной плотности населения соответствующего расообразующего вида-хозяина. Вместе с тем локальное распределение кукушек по местообитаниям зависело как от плотности популяции расообразующего вида, так и от обилия дополнительных хозяев — пеночек с чисто-белыми яйцами.

Особенности рисунка скорлупы, форма и размеры яиц позволяют достоверно идентифицировать расу глухой кукушки. Полученные результаты создают основу для изучения новых вопросов экологии и эволюции гнездовых паразитов: филогения и возможные пути распространения рас; прогнозирование и мониторинг современного расширения ареала рас; особенности миграционных путей и мест зимовок отдельных рас; генетическая обособленность и дрейф генов при симпатрическом обитании рас в пограничных зонах; молекулярные основы наследования особенностей рисунка на скорлупе; морфологические и поведенческие адаптации взрослых кукушек и птенцов различных рас.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, поддержана Комплексной программой УрО РАН (проект № 18–9–4–22) и РФФИ (проект №18–04–00269).

ORIENTAL CUCKOO *CUCULUS OPTATUS* AS A MODEL SPECIES FOR THE TESTING OF NEW RESEARCH QUESTIONS IN NEST PARASITE ECOLOGY AND EVOLUTION

Meshcheryagina S. G.¹, Golovatin M. G.¹, Bachurin G. N.², Bourski O. V.³

¹ *Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

² *Scientific and Practical Center of Biodiversity, Irbit, Russia*

³ *Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, Russia*

e-mail: *meshcheryagina_sg@ipae.uran.ru*

For the first time, we identified the adaptation of the egg sizes in different Oriental Cuckoo races to the eggs of the primary host species in Russia: *Phylloscopus borealis*, *Ph. collybita tristis*, *Ph. inornatus*, and *Ph. proregulus*.

Key words: *Oriental Cuckoo, nest parasite, host, egg size.*

ТЕОРИЯ АККЛИМАТИЗАЦИИ ПОЗВОНОЧНЫХ В РАБОТАХ С. С. ШВАРЦА И ЕГО ШКОЛЫ

Монахов В. Г.

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

e-mail: *mon@ipae.uran.ru*

Академик С. С. Шварц работал в институте экологии растений и животных УрО РАН три десятка лет. Круг его научных интересов был обширен — это функционирование биоценозов, экология человека, изотопы и их применение в биологии, пути приспособления к условиям Субарктики, вид и видообразование, популяционная демография, экологические основы эволюционного процесса и мн. др. Одними из важнейших направлений исследовательской работы были экология охотничье-промысловых животных и их акклиматизация.

Будучи директором института, он сформировал в нем коллектив ученых-единишленников, которые выступали как соавторы, а позднее, как руководители научных направлений и лабораторий института. Нельзя в этой связи не назвать Владимира Николаевича Большакова, Льва Николаевича Добринского, Владимира Степановича Смирнова, Владимира Николаевича Павлинина и мн. др.

Основными трудами С. С. Шварца и его соратников, посвященными теории акклиматизации, были:

– Сборник статей «Вопросы акклиматизации млекопитающих на Урале» (Труды института за 1959 г., вып. 18) с заглавной статьей Станислава Семёно-

вича «Некоторые вопросы теории акклиматизации наземных позвоночных животных». Сборник содержит также статью В. Н. Павлинина «Очерк акклиматизации млекопитающих на Урале» и отдельно статью об изучении влияния выпусков байкальских животных на свойства меха уральских соболей. Также в сборник вошли статьи о других промысловых млекопитающих, активно расселявшихся в стране и Приуралье — ондатре и белке обыкновенной (В. С. Смирнов), речном бобре.

– Выпуск 24-й трудов института «Перспективное планирование акклиматизационных мероприятий (на примере Урала)», — соавторы С. С. Шварц и В. Н. Павлинин. В нём рассмотрены вопросы принципов оценки итогов интродукции, итоги работ на Урале, основы планирования и предлагаемые мероприятия по акклиматизации животных на Урале.

Кроме этих основных трудов, специально посвященных вопросам акклиматизации, данная тема затронута в следующих публикациях С. С. Шварца:

1951 г. Животный мир Урала (Шварц С. С., Павлинин В. Н., Данилов Н. Н.). Обсуждаются выпуски байкальских соболей на Урале в 1940–1950 гг.

1960 г. Шварц С. С. Принципы и методы современной экологии животных (Труды Института биологии; вып. 21). Рассмотрены вопросы формирования популяций, в том числе и при влиянии интродукции. Перечислены основные работы в этом направлении на тот момент.

1969 г. Шварц С. С. Эволюционная экология животных: экологические механизмы эволюционного процесса (Труды ИЭРиЖ, вып. 65). Обсуждаются ряд примеров интродукции животных из мировой фауны, теоретические и методические следствия акклиматизации.

1980 г. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. В книге, доработанной Н. Н. Даниловым, в частности изложены основные положения теории акклиматизации и проблемы этого направления науки.

Оглядываясь назад, хотел бы отметить следующие моменты, характерные для исследований данной темы. К началу разработки С. С. Шварцем и его коллегами проблемы акклиматизации основной комплекс практических работ по расселению промыслово-охотничьих животных, начатый в 1930–1940-х гг., близился к завершению. В конце 1950-х гг. завершены транслокации енотовидной собаки, соболя, к середине 1960-х гг. — расселение сурков и белки, и лишь в отношении бобра, ондатры, русака и норки американской расселение продолжалось до начала 1970-х гг., а некоторых копытных и зайцев — и позднее. Однако это несколько не умаляет достижений школы Шварца в области теории акклиматизации. Основной фундаментальный тезис этих разработок в том, что в основе акклиматизационного процесса лежат специфические реакции животных данного вида на изменение условий среды. Параллельно этому происходит естественный отбор особей с более совершенной морфофизиологической реакцией, и популяция приобретает наследственно закрепленные морфофизиологические особенности.

С. С. Шварц дал классическое определение: *акклиматизация* — есть процесс формирования новой популяции животных, обладающей рядом общих специфических особенностей; важнейшей движущей силой этого процесса является естественный отбор (Шварц, 1969).

Как он полагал, среди специфических особенностей новой популяции одно из ведущих мест занимают физиологические особенности животных. Их изучение — одна из серьезных задач, стоящих перед исследователями, занимающимися теоретическими основами процесса акклиматизации. Однако в настоящее время о физиологической специфике акклиматизированных животных мы почти не имеем представления, поэтому тезис о формировании в процессе акклиматизации специфических популяций животных вынуждены иллюстрировать изменением их морфологических особенностей, хотя и они изучены, к сожалению, недостаточно. Слишком мало внимания уделяется исследованиям морфофизиологических особенностей акклиматизированных форм (Шварц, 1969). Надо сказать, это замечание не потеряло актуальность и по сей день.

С. С. Шварц стал также соавтором статьи *акклиматизация* в третьем издании БСЭ (1970, с. 333–334). В 1960-е годы и позднее соратниками С. С. Шварца был опубликован ряд работ, в которых затрагивались проблемы акклиматизации животных: в книгах В. Н. Павлинина «Тобольский соболь» (Труды института, 1963, вып. 34), и «Der Zobel» (издана в ГДР в 1966 г.) освещены процессы в популяциях Урала и Приобья в результате интродукции байкальских соболей. Опубликован также ряд статей С. С. Шварца по данному вопросу в различных изданиях страны.

В дальнейшем тематика работ, связанных с результатами акклиматизации животных, поддерживалась и развивалась силами учеников С. С. Шварца. Известны исследования, посвященные акклиматизированной на Урале ондатре, выполненные лабораторией А. Г. Васильева (В. Н. Большаков, Е. А. Валяева, Ю. М. Малафеев, Н. В. Синёва, И. А. Васильева, Н. С. Корытин) в 1992, 1993, 1999, 2014, 2016 гг., а также енотовидной собаке — 2006, 2009, 2018 гг. (М. Н. Ранюк, Е. С. Терехова), кабану (Н. И. Марков, 2009, 2016), европейскому бобру и соболу (ряд работ В. Г. Монахова, М. Н. Ранюк, О. Д. Успенской, А. В. Крутикова с 1982 г. по настоящее время).

В настоящий момент ведутся исследования генетических последствий реинтродукции соболя в Западной Сибири (см. сообщение в этом сборнике М. Н. Ранюк, М. В. Модоров, В. Г. Монахов), поддержанные РФФИ. Направления исследований, оригинальные идеи и концепции С. С. Шварца по сей день находят отклик у его учеников и последователей.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, а также при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 17–04–00759).

THEORY OF VERTEBRATE ACCLIMATIZATION IN THE WORKS
BY S. S. SCHWARTZ AND HIS SCHOOL

Monakhov V. G.

*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia*e-mail: *mon@ipae.uran.ru*

We present a review of the publications of Academician S. S. Schwartz, his students and followers written on the theory of vertebrate acclimatization and the study of the consequences of mass translocations of hunting and commercial mammals carried out in Russia in the middle of the XX century.

Key words: *acclimatization, introduction, S. S. Schwartz, microevolution.*

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ
МИКРОЭВОЛЮЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДА *PINUS SYLVESTRIS*

Петрова И. В., Санников С. Н., Черепанова О. Е.

*Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия*e-mail: *Irina.Petrova@botgard.uran.ru*

Кардинальным в микроэволюционном учении С. С. Шварца является положение о ведущей роли в процессах генетической дивергенции популяций «экологических механизмов» — факторов их среды и эколого-генетической структуры. Количественные эколого-генетические и географо-генетические исследования популяций *Pinus sylvestris*, проведенные нами в пределах всего ареала вида, подтверждают и развивают этот основополагающий тезис.

В голоцене на равнинах Северной Евразии сформировались обширные переходные и верховые болота — новая адаптивная зона для популяций *P. sylvestris*. Конstellации главнейших факторов среды растений на болотах резко контрастны по сравнению со смежными суходолами. В течение голоцена популяции сосны, расселившиеся на верховые болота, адаптировались к их среде в процессе экотопического дизруптивного отбора в условиях почти полной (до 93%) фенологической репродуктивной изоляции от суходольных. Установлена достоверная фенотипическая дивергенция потомств (F_1) болотных популяций сосны от смежных суходольных по комплексу фенотипических признаков, особенно по морфологии корней, 90% которых на выравненном эдафоне у первых вертикально-стержневые, а у вторых горизонтальные. Градиенты генетических дистанций Неи (DN_{78}) между ними в несколько раз больше, чем между

популяциями на суходолах, с одной стороны, или на болотах, с другой. Таким образом, впервые выявлена и разносторонне изучена отчетливо выраженная генетическая граница между смежными природными популяциями растений на непрерывном ареале. Результаты исследований в различных частях ареала теоретически обобщены.

Влияние горновысотных экологических градиентов на генетическую дифференциацию смежных аллопатрических популяций *P. sylvestris* изучено на Урале, Северном Кавказе, в Карпатах и Крыму. Между разновысотными популяциями установлена гидротермически обусловленная фенологическая репродуктивная изоляция, достигающая 100% при разнице высот их местообитаний свыше 350–400 м. Как следствие, происходит генетическая дивергенция популяций на непрерывном ареале (вдоль одного склона) достигающая ранга популяции ($DN_{78} = 0.008–0.012$), а на дизъюнктивном — субпопуляционного ($DN_{78} \leq 0.008$). В связи с восходящими потоками пыльцы и нисходящими семян между разновысотными популяциями формируются зоны межпопуляционной гибридизации.

Роль географических факторов — места происхождения популяции, специфики экорегионов, путей и способов миграции, барьеров изоляции — в адаптивной радиации *P. sylvestris* выявлена в итоге аллозимного анализа 292 локальных выборок в пределах всего ареала вида. Определены параметры и градиенты полиморфизма и дивергенции популяций на 5 долготных и 14 субмеридиональных трансектах, пересекающих ареал. На этой основе выявлены геногеографические особенности вида, в частности в 2–4 раза большая степень дифференциации популяций в южной внеледниковой зоне ареала по сравнению с «микроэволюционно молодой» ледниковой. Максимальные градиенты дистанций Неи найдены на высоких горных хребтах (Большой Кавказ, Пиренеи, Альпы), крупных акваториях (Черное и Северное моря, оз. Байкал), меньшие — между популяциями, длительно изолированными дистанционно (островными степными борами) или «горно-механически» (поселениями смежных ущелий Карпат и Кавказа).

Иерархический анализ генетических дистанций Неи между 8 ландшафтными филогеографическими группами популяций *P. sylvestris* ледниковой зоны ареала, с одной стороны, и 26 популяциями маргинальной южной внеледниковой зоны, с другой, позволил выявить наиболее вероятные плейстоценовые рефугиумы вида. По минимальным генетическим дистанциям ($DN_{78} = 0.008–0.015$) выявлены три основных (Чехия, Южный Урал, Южное Прибайкалье) и несколько второстепенных гипотетических рефугиумов (Балканы, Западные Карпаты, Телецкое озеро, Кяхта, Тында). По параметрам генетического сходства популяций определен относительный вклад изучавшихся рефугиумов в генофонд популяций ледниковой зоны. Это открывает возможность их «генетической сертификации» по месту происхождения.

Регрессионный анализ выявил относительный вклад различных форм репродуктивной изоляции — дистанционной, фенологической и горно-механической — в генетическую дифференциацию популяций в равнинных и горных экорегионах. На плакорах Якутии установлена в 1.5–2.5 раза большая корреляция дивергенции популяций с дистанционной изоляцией ($R = 0.65$) по сравнению с горно-механической и фенологической. В горных изолятах Карпат наиболее тесная связь найдена с индексом горно-механической изоляции.

В итоге иерархического анализа генетических дистанций Неи между 18 филогеографическими группами популяций установлены уровни их тотальной дифференциации со всеми другими в ареале, а также с окружающими смежными. Это позволило выделить различные таксоны в пределах всего ареала вида. На базе оригинальной геносистематической шкалы в его структуре выделены один подвид (Иберийский), 5 географических рас (Апеннинская, Карпатская, Крымско-Западно-Кавказская, Нижнеамурская) и 9 географических групп популяций (шотландская, понтийская, крымская, бузулукская, тургайская, казахстанская, алтайская, монгольская и якутская). Критериями их выделения служили градиенты DN_{78} от всех остальных в ареале 0.015–0.025 и не менее 0.012 от смежных групп популяций.

Таким образом, на примере *Pinus sylvestris* вполне достоверно показана многообразная модифицирующая роль различий происхождения, экотопов и экорегионов в адаптивной генетической дифференциации популяций как на локальном региональном уровне, так и в масштабе всего географического ареала.

ECOLOGICAL AND GEOGRAPHICAL FACTORS OF THE MICROEVOLUTION OF *PINUS SYLVESTRIS* POPULATIONS

Petrova I. V., Sannikov S. N., Cherepanova O. E.

Institute: Botanic Garden UB RAS, Ekaterinburg, Russia

e-mail: Irina.Petrova@botgard.uran.ru

The influence of the ecological differences between dry land and swamp and of the high-altitude ecological gradients in mountains on the genetic differentiation of adjoining *Pinus sylvestris* populations was studied. The studies were implemented using allozyme analysis. The polymorphism parameters and gradients, the divergences of the populations, the intraspecific taxa of different ranks were determined within the whole range of the species. The most probable Pleistocene refugiums of the species were identified. The results of the research are theoretically generalized.

Key words: *Pinus sylvestris* populations, allozyme analysis, ecological factors, genetic differentiation.

СОВРЕМЕННЫЙ ЭТАП ЭВОЛЮЦИИ И КОНЦЕПТУАЛЬНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

Пучковский С. В.

Удмуртский государственный университет, г. Ижевск, Россия

e-mail: svpuch@mail.ru

В исследованиях прионных заболеваний (Холодова, Баранова, 2018) и спутника Сатурна (Энцелад: https://www.gazeta.ru/science/2017/09/14_a_10889396.shtml) теоретические положения и действия актуализованы практикой. Напротив, при обращении к наследию Ч. Дарвина уже полтора столетия воспроизводится ошибочное толкование учения о борьбе за существование (БЗС) (Пучковский, 2013). На этом основаны неоднократные попытки «поправить» великого ученого, в том числе совсем недавняя (Лекавичус, 2018а, б). В докладе обсуждаются теоретические возможности ряда эволюционных концепций для понимания современных ситуаций.

Концепция программной эволюции (КПЭ) биосистем опирается на использование потенциала разных эволюционных концепций в интерпретации научных материалов (Пучковский, 1994, 2009а). С этих позиций современное состояние биоразнообразия и его динамика понимаются как результат и продолжение эволюции — ее современного этапа (Левченко, 2004; Эволюция биосферы..., 2006). Продолжаются исследование естественной эволюции, все более значительно дополняемой антропогенно обусловленными трендами; схема основных направлений и их вероятных факторов предложена недавно (Пучковский, 2016).

Вымирание множества биологических видов, перетасовка успешно выживающих видов (Франклин, 1983), достижения в их сохранении и разведении (Перрера, 2017) в сочетании с заметными изменениями в состоянии абиотических геосистем находят объяснения в концепции катастрофизма (Берггрен и др., 1986) и дают новые основания для ее развития.

Представление о микроэволюции (Huxley, 1974; Филипченко, 1978) считается одним из основополагающих в синтетической теории эволюции. В КПЭ микроэволюция трактуется как уровень взаимодействия всех эволюционных факторов (Пучковский, 1990, 2013). В системном толковании учение о микроэволюции, так же как и принцип селективности, применимо к эволюции биосистем на всех основных организационных уровнях живой материи (Там же). При обсуждении эволюции биогеоценозов А. В. Яблоков (2017) также использует понятие микроэволюции как уровня работы механизма эволюции.

Концепция избыточности как свойства организации биосистем любых уровней и фактора их эволюции (Пучковский, 1998; 1999) не вступает в противоречие с современными фактами и обобщениями на их основе. Такова, например,

эволюционная роль геномных дупликаций (Оно, 1973; https://elementy.ru/novosti_nauki/433370/). Избыточность трактуется как необходимая предпосылка для действия элиминирующих факторов микроэволюции, но в другой форме (как избыточность биологической организации) является и фактором филогенетических новообразований (Пучковский, 1998, 2013).

Понимание естественного отбора учеными существенно различается: от сведения многих факторов эволюции и их функций к отбору (Завадский, 1968; Шмальгаузен, 1969; Майр, 1981; и др.) до выделения элементарного фактора микроэволюции с единственной эволюционной ролью — филогенетической адаптации биосистемы (Пучковский, 2006, 2013). Вместе с тем принцип селективности весьма универсален, его проявления выходят за пределы биологической эволюции.

Учеными предложены десятки форм и функций естественного отбора. Результат такого творчества Я. М. Галл (1983) оценил как «самое крупное достижение» современного дарвинизма. В этой С. В. Пучковский (2013) оценке с ним расходится. Лучше аргументировано представление о единицах естественного отбора, в связи с чем выделяют отбор индивидуальный, популяционно-видовой, биоценотический и проч. (Там же). Известны результаты, на которые ссылаются противники эволюционной значимости селектогенеза (Берг, 1922; Лима-де-Фариа, 1990), названы новые примеры подобной значимости (Пучковский, 2009б; 2018; Пучковский и др., 2012). Согласно КПЭ (Пучковский, 2013), отбор способен обеспечить эволюционный сдвиг организации биосистемы лишь во взаимодействии с другими эволюционными факторами. Эта идея была в свое время высказана ещё Ч. Дарвином (1935) при описании роли отбора в видообразовании. Наблюдения и эксперименты в природе дают фактические основания не только для сторонников эволюционно важного значения естественного отбора, но и для их оппонентов тоже, а «учение о формах естественного отбора нуждается в основательном критическом пересмотре и освобождении от необоснованных построений и интерпретаций» (Пучковский, 2013, с. 187).

Филогенез есть модель, демонстрирующая непрерывность и направление потока жизни (Пучковский, 1994, 2006). Филогенез свободен от вероятностных событий, свойственных микроэволюции — это номогенетический процесс (Берг, 1922, 1977). Направленность филогенеза определяют факторы БЗС (Шмальгаузен, 1969; Гиляров, 1981). В КПЭ факторы, задающие направление селектогенезу, названы селектогенами (Пучковский, 1994, 2013). Эти факторы обуславливают закономерный характер филогенеза (Берг, 1922, 1977) и в принципе знания о них дают основания для прогнозирования филогенетических сдвигов. Совокупность селектогенов, направляющих адаптивную эволюцию популяций и экосистем, понимается как существенная часть программы филогенеза (Пучковский, 2013). На протяжении четвертичного периода появилась и нарастает роль антропогенных факторов, определяющих стихийные и целевые направления эволюционной динамики популяций и экосистем (Воронцов, 2001; Калякин, 2014; <http://advances.sciencemag.org/content/1/5/e1400253.full>).

Свойства дискретности и динамичности совмещены в биологических квантах, выявленных на всех основных уровнях организации живой материи (Дымина, 1987). Биокванты надорганизменных уровней включают две обязательные фазы: стабильную и акцептивную (Пучковский, 1997, 2013). В акцептивной фазе биоквант характеризуется организационной неполнотой и частичной разрушенностью в результате воздействия катастрофогенов. Но именно в этой фазе биоквант наиболее восприимчив к направляющим влияниям (Пучковский, 2013) и наиболее актуальны продуманные управляющие воздействия человека (Большаков, 2005; Яблоков и др., 2017).

MODERN STAGE OF EVOLUTION AND CONCEPTIONAL POTENTIAL OF EVOLUTIONARY BIOLOGY

Puchkovskiy S. V.

Udmurt State University, Izhevsk, Russia

e-mail: *svpuch@mail.ru*

The author discuss the concept of program evolution (CPE) based on different evolutionary concepts. In a systemic interpretation, the doctrine of microevolution just like the principle of selectivity is applicable to the evolution of biosystems at all the main organizational levels of living matter. The CPE calls the factors defining the direction of selectogenesis as selectogens. The selectogen combination guiding the adaptive evolution of populations and ecosystems is understood as an essential part of the phylogeny program. The properties of discreteness and dynamism are combined in biological quanta revealed at all the principal levels of living matter organization.

Key words: *evolutionary theory, selectogenesis, microevolution, phylogeny.*

ПЕРИОДИЗАЦИЯ ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ ОТЕЧЕСТВЕННОЙ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НАУКИ ВО ВТОРОЙ ПОЛОВИНЕ XX В. — НАЧАЛЕ XXI В.

Рижинашвили А. Л.

Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники им. С. И. Вавилова РАН, г. Санкт-Петербург, Россия

e-mail: *railway-ecology@yandex.ru*

Экология сегодня является одной из наиболее популярных в обществе биологических дисциплин. Основанные на достижениях фундаментальной экологии

такие отрасли, как рациональное природопользование, мониторинг состояния среды, включены в список приоритетных направлений развития науки, технологий и техники в Российской Федерации. Образовательный процесс на всех уровнях содержит экологию как обязательную дисциплину. Известно, что в обыденном сознании наука экология сейчас оказалась прочно связана с прикладными аспектами защиты окружающей среды, вплоть до их полного отождествления. Кроме того, в самой биологии нередки случаи подмены действительного содержания экологии полевыми натуралистическими описаниями образа жизни организмов и изучением пресловутого биоразнообразия (Гиляров, 2013). Эти безусловно негативные для развития экологической науки явления имеют давнюю историю (Голубец, 1985) и вызывали и вызывают беспокойство многих биологов (Алимов, 2002). В этой связи исторический анализ тенденций развития экологии в последние десятилетия имеет принципиальное значение, так как позволит понять причины проявляющейся ложной интерпретации науки и послужит основой исправления такой ситуации.

Цель данной работы состоит в выделении ключевых этапов развития экологии и их социальных и методологических особенностей. Такой исторический анализ необходим для развития самой науки, поскольку дает возможность выявить генезис основных методологических проблем и наметить возможные подходы к организации будущих исследований. Необходимо отметить, что до сих пор практически никто не занимался периодизацией отечественных экологических исследований (исключение — монография Г. А. Новикова (1980), в которой развитие экологии доведено лишь до конца 1970-х гг.). Историко-научные исследования экологии последних лет практически не касаются специфики отечественной науки (Egerton, 2007, 2015, 2017).

В основу работы положены результаты анализа тематики и содержания экологических работ (главным образом научных статей и монографий), опубликованных в СССР и России с 1950 г. по 2018 г. Наряду с качественным исследованием содержания литературы, был осуществлен количественный библиометрический анализ массива научных работ за изучаемый промежуток времени. Основанием для выделения периодов развития экологических исследований послужили появление крупных работ, представляющих собой разработку новой методологии или подводящих итоги развития экологии в целом или ее отдельных направлений, численное превалирование исследований в какой-либо области экологии, наличие активных дискуссий вокруг предмета и задач науки, идеологические изменения в обществе, имевшие определенные следствия для научных исследований в экологии.

В результате предлагается выделить следующие этапы (периоды) развития экологии во второй половине XX в.:

– С 1948 по 1955 г. — период идеологических дискуссий после сессии ВАСХНИЛ, в ходе которых проходила борьба ученых с догмами лысенкоизма. Такие дискуссии имели место в основном в рамках двух всесоюзных экологических конференций (1950 и 1954 гг.) по проблеме массовых размножений животных и

их прогнозов. Много работ было связано с внедрением Сталинского плана преобразования природы, в частности мероприятия полезащитного лесоразведения. На это же время приходится выход обобщающих сводок по экологической физиологии организмов (Калабухов, 1950, 1951; Слоним, 1952). Период заканчивается подготовкой первого в послевоенное время отечественного экологического учебника Н. П. Наумова «Экология животных» (1955).

– С 1956 г. по 1968 г. — активное внедрение популяционного подхода в экологию. Прежде всего, оно связано с разработкой С. С. Шварцем метода морфофизиологических индикаторов (1958), синтезировавшего данные и подходы морфологии, физиологии и экологии. Это приводит в очередной раз к попыткам пересмотра определения науки на сей раз на когнитивных, а не идеологических основаниях (Шварц, 1960). К этому же периоду относится участие экологов СССР в Международной биологической программе ЮНЕСКО (МБП) 1964–1967 гг.

– С 1968 г. до 1980-х гг. — начало тесного слияния экологии как фундаментальной науки и прикладной природоохранной проблематики. Начало исследований по программе ЮНЕСКО «Человек и биосфера». К обсуждению задач и содержания экологии подключаются представители небиологических специальностей. Впервые вводятся такие термины, как «экология человека», «социальная экология». Многие исследователи ратуют за широкую трактовку науки. На 1970-е гг. пришелся пик выхода сводок и учебников по общей экологии и экологии отдельных групп организмов. Происходит усиление продукционных исследований (программа «Вид и его продуктивность в ареале»), а также изучения круговорота веществ в наземной экологии.

– С 1980-х гг. по начало 1990-х гг. — расширение объема работ по оценке уровня антропогенного воздействия на популяции и экосистемы, окончательное оформление новых направлений такой оценки (например, фенетика природных популяций), интенсивное внедрение математических методов в экологические исследования.

– С начала 1990-х гг. по 2010 г. — относительная стагнация экологических исследований, повышенное внимание к биоразнообразию на разных уровнях организации жизни, появление так называемой макроэкологии, возврат исследовательских интересов к экологической физиологии организмов и биологии (поведению, образу жизни) отдельных видов.

– С 2011 г. по настоящее время — усиление интереса к структуре популяций и сообществ, экологическим сукцессиям (в большей мере антропогенным).

Разработанная периодизация позволяет выявить основные тенденции отечественной экологии последних лет: возвращение к описательным традициям; повышенный уровень внимания к структурным (в ущерб функциональным) показателям популяций, сообществ и экосистем. В выявленных трендах сказывается сложившаяся популярность исследования биологического разнообразия.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 18-011-00733).

HISTORICAL PERIODISATION OF THE NATIVE ECOLOGY SCIENCE
DEVELOPMENT SINCE THE SECOND HALF OF XX CENTURY TILL
THE BEGINNING OF XXI CENTURY

Rizhinashvili A. L.

*Saint-Petersburg Branch of S. I. Vavilov Institute for the History of Science and
Technology RAS, Saint-Petersburg, Russia
e-mail: railway-ecology@yandex.ru*

The investigation was based on themes and contents analysis of ecological works publish in USSR–Russia since 1950 till 2018. Quantitative bibliometric set of scientific works is divided into seven periods. Developed periodization allows to reveal the main tendencies in the native ecology science last years: the return to descriptive traditions, higher attention to structural (to the prejudice of functional) indicators of populations, communities, and ecosystems. In the disclosed trends the established popularity of biological variety studying manifests itself.

Key words: *native science, ecology, history, bibliometry.*

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ ТЕЛА И РАЗМЕРНОГО
ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА У ЖИВОРОДЯЩЕЙ ЯЩЕРИЦЫ
ZOOTOCA VIVIPARA: ВЛИЯНИЕ СПОСОБА РАЗМНОЖЕНИЯ,
ВНУТРИВИДОВОЙ ФИЛОГЕНИИ И КЛИМАТА

Ройтберг Е. С.¹, Орлова В. Ф.², Булахова Н. А.^{3,4}, Куранова В. Н.³,
Епланова Г. В.⁵, Зиненко А. И.⁶, Аррибас О.⁷, Хофманн С.⁸,
Любисавлевич К.⁹, Краточвил Л.¹¹, Стариков В. П.¹⁰, Стрийбосх Х.¹²,
Леонтьева О. А.¹³, Бёме В.¹

¹Зоологический исследовательский музей им. Александра Кенига, г. Бонн, Германия

²Зоологический исследовательский музей Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия

³Институт биологических проблем Севера РАН, г. Магадан, Россия

⁴Национальный исследовательский Томский государственный университет, г. Томск, Россия

⁵Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти, Россия

⁶Харьковский национальный университет им. В. Н. Каразина, г. Харьков, Украина

⁷Avda. Francisco Cambó 23, г. Барселона, Испания

⁸Центр экологических исследований, г. Лейпциг, Германия

⁹Институт биологических исследований Белградского университета, г. Белград, Сербия

¹⁰Карлов университет, г. Прага, Чехия

¹¹Сургутский государственный университет, г. Сургут, ХМАО, Россия

¹²RAVON — Radboud университет, г. Неймеген, Нидерланды

¹³Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия

e-mail: eroit@web.de

Изучение внутривидовой изменчивости позволяет проследить связи паттернов макроэволюционного разнообразия с лежащим в их основе микроэволюционным процессом. Широко распространенные виды являются привлекательными моделями для комплексной оценки влияния различных факторов, влияющих на формирование фенетического разнообразия, поскольку данные об изменчивости исследуемого признака могут быть получены для большого числа географически и экологически дифференцированных популяций, включающих различные сочетания потенциально значимых факторов. Однако обстоятельных исследований изменчивости широко распространенных видов на всем ареале крайне мало, в том числе для таких важных признаков, как размеры тела (см. обзор: Roitberg et al., 2013, 2015).

Закономерности географической изменчивости размеров тела и определяющие ее факторы — одна из фундаментальных тем эволюционной экологии. Ее актуальность возрастает в связи с проблемой глобального изменения климата, поскольку тренд в пространстве может предсказать изменения во времени. Несмотря на постоянно растущее число исследований, разнообразие эко-географических трендов размерной изменчивости остается во многом дискуссионным, особенно у эктотермных организмов (см. обзор Винарский, 2014).

Перспективной моделью таких исследований является живородящая ящерица *Zootoca vivipara*, обладающая самым большим ареалом среди наземных рептилий. Она населяет почти всю умеренную зону Евразии и включает несколько живородящих и яйцекладущих монофилетических групп популяций (lineages, clades), идентифицированных на основании анализа митохондриальной (а впоследствии и ядерной) ДНК.

Обобщив оригинальные и литературные данные по длине тела более 10 тыс. особей *Z. vivipara* из 72 географически обособленных выборок, охватывающих почти весь ареал вида от северной Испании до Сахалина, мы исследовали, как характерные размеры взрослых самцов и самок (средние значения и 80-е процентиля распределения длины тела в выборке) и размерный половой диморфизм коррелируют со способом размножения, принадлежностью к определенной кладе и тремя климатическими характеристиками — средней температурой и суммой осадков летних месяцев, а также средней температурой зимних меся-

цев (последняя тесно коррелировала со степенью сезонности климата и использовалась нами для грубой оценки продолжительности сезонной активности ящериц). Основным методом статистического анализа служили общие линейные модели, селекцию которых осуществляли на основании информационного критерия Акаике.

Географические различия размеров самцов выражены слабо, и доля этой изменчивости, объясняемая исследуемыми факторами, незначительна. Напротив, размеры самок и размерный половой диморфизм обнаружили значительную изменчивость, существенная доля которой (до 60%) объясняется отобранными моделями. Таким образом, аллометрия изменчивости полового диморфизма у живородящей ящерицы противоположна правилу Ренша (Rensch's rule, см. обзор Fairbairn 1997), что редко встречается у высших позвоночных.

Во всех исследованных выборках самки в среднем крупнее самцов. При этом популяции 'Западной Яйцекладущей' клады (северная Испания, юго-западная Франции) отличаются меньшими размерами самок и более слабым половым диморфизмом, чем у 'Западной Живородящей' (от Франции до Восточной Европы) и 'Восточной Живородящей' (от Восточной Европы до Сахалина) клад; эти различия сохраняются после статистической коррекции влияний климата и хорошо согласуются с предсказаниями теории эволюции жизненных циклов (life-history evolution). Напротив, сходные различия между Западной и Восточной живородящими кладами практически исчезают при статистическом контроле влияния зимней температуры. Последний фактор оказался самым значимым в наших моделях-кандидатах, особенно для размерного диморфизма. В 'Восточной Живородящей' кладе, а также в целом по ареалу размер самок и уровень диморфизма возрастают с уменьшением зимней температуры, т. е. в более сезонном климате. В то же время у 'Западной Живородящей' клады наблюдается противоположная, положительная корреляция размера самок и величины диморфизма с зимней температурой! Эти результаты показывают, что противоположные клины размеров тела вдоль сходных градиентов климата могут наблюдаться не только у близких видов (Ashton 2001; Angilletta et al. 2004), но и внутри вида. Мы обосновываем гипотезу, что такой характер размерной изменчивости может быть отражением зубчатой клины (saw-tooth cline), предсказанной в моделях С. Эдольфа и У. Портера (Adolph & Porter 1993, 1996), разработанных для ящериц и других долгоживущих эктотермных животных с развитой поведенческой терморегуляцией.

А. Клазен, М. Фокт, Р. Р. Шамгунова, И. В. Тарасов, В. А. Яковлев и И. В. Доронин любезно предоставили оригинальные данные по длине тела живородящей ящерицы. Мы признательны также Ю. Л. Кавалерчик за создание скриптов в программе perl, облегчавших первичную обработку данных, и В. К. Шитикову за помощь в проведении селекции моделей и тестов Морана в пакете R. Исследование поддержано Научным фондом Германии (DFG, grant RO 4168/1).

VARIATION IN ADULT BODY LENGTH AND SEXUAL SIZE
DIMORPHISM IN THE COMMON LIZARD *ZOOTOCA VIVIPARA*:
TESTING THE EFFECTS OF REPRODUCTIVE MODE, INTRASPECIFIC
LINEAGE AND CLIMATE

Roitberg E. S.¹, Orlova V. F.², Bulakhova N. A.^{3,4}, Kuranova V. N.³,
Eplanova G. V.⁵, Zinenko O. I.⁶, Arribas O.⁷, Hofmann S.⁸,
Ljubisavljević K.⁹, Starikov V. P.¹⁰, Kratochvíl L.¹¹, Strijbosch H.¹²,
Leontyeva O. A.¹³, Böhme W.¹

¹Zoological Research Museum Alexander Koenig, Bonn, Germany

²Zoological Research Museum of Lomonosov Moscow State University, Russia

³Tomsk State University, Russia

⁴Institute of Biological Problems of the North, Magadan, Russia

⁵Institute of Ecology of the Volga River Basin, Togliatti, Russia

⁶Museum of Nature, Kharkiv National Karazin University, Ukraine

⁷Avda. Francisco Cambó 23, Barcelona, Spain

⁸Helmholtz-Centre for Environmental Research — UFZ, Leipzig, Germany

⁹Institute for Biological Research, University of Belgrade, Serbia

¹⁰Surgut State University, Russia

¹¹Charles University, Praha, Czech Republic

¹²RAVON — Nijmegen, Radboud University, Netherlands

¹³Lomonosov Moscow State University, Russia

e-mail: eroit@web.de

Using body length data from 72 populations over the species range we analyzed how male size, female size, and sexual size dimorphism (SSD) is associated with our explanatory variables. We revealed a moderate effect of reproductive mode (larger female size and higher SSD in viviparous vs. oviparous populations) and a strong but complex effect of seasonality: across the lineages, as well as within the Eastern Viviparous lineage, female size and SSD increase with increasing seasonality, whereas the Western Viviparous lineage followed the opposing trends.

Key words: *Zootoca vivipara*, geographical variation, body size.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ КАТАСТРОФЫ И ИМПУЛЬСНАЯ
МИКРОЭВОЛЮЦИЯ

Санников С. Н.

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: sannikovanelly@mail.ru

Для географической оболочки Земли характерны многообразные типы биологических катастроф, большинство которых представляет собой не слу-

чайный эпизодический, а закономерный циклически повторяющийся феномен непреходящего эволюционно-экологического значения. Согласно постулатам неоактуализма, пертурбации в экобиосфере обусловлены циклами тех же, что и миллионы лет ранее, астрономических, геофизических и климатических процессов.

Биологической катастрофой можно считать единовременное и резкое нарушение структуры и функций экотопа биосистемы каким-либо экзогенным агентом, интенсивность которого превышает пределы толерантности значительной части особей. В зависимости от биохорологического масштаба и степени нарушения экотопа и популяции можно различать три следующих типа биологических катастроф.

1. *Тотальная видовая (эволюционная)*. Вызывает полную элиминацию всех популяций во всем ареале вида вследствие широкомасштабной или даже глобальной катастрофы. Например, в итоге резкого изменения климата после массового извержения вулканов или падения астероидов; истребление человеком сотен аборигенных видов животных и растений в итоге охоты, сплошной распашки земель и вырубки лесов на площади, перекрывающей их ареал.

2. *Неизбирательная популяционная (микрорволюционная)*. Приводит к полному уничтожению всех особей локальных, особенно эндемичных популяций. Последствия сильных извержений вулканов, наводнений и цунами, мощных снежных лавин, оползней и селей, а также масштабных «преобразований природы», уничтожающих небольшие «островные» популяции.

3. *Избирательная популяционная (локальная экологическая)*. Сопровождается мозаичным нарушением структуры и функций местной популяции на части ее экотопа, не выходящим за пределы нормы ее стабильности. К этому типу относится большинство пертурбаций в географической оболочке Земли: не крайние сильные землетрясения и извержения вулканов, наводнения, ураганы, ливни, снежные лавины и сели, град, пыльные бури; сильные засухи, морозы, пожары; массовые инвазии насекомых-фитофагов, эпизоотии и эпидемии.

В отличие от тотальных летальных такие катастрофы действуют более мягко, селективно и хорологически мозаично, но часто и иногда неоднократно на протяжении жизни одного поколения популяции. Так, сильные засухи и речные половодья на юге Западной Сибири аperiodически-циклично повторяются каждые 10–12 лет; пожары в сосняках бореальной зоны — через 40–70 лет, а в темнохвойных лесах — через 80–220 лет; ураганы и ветровалы — через 60–80 лет; пыльные бури в Казахстане — через 5–6 лет. Довольно четкая цикличность проявляется также в сходе снежных лавин, селей, оползней в горах. И лишь для вулканов и землетрясений цикличность пока не выявлена. В общем аperiodическую цикличность по крайней мере локальных экологических катастроф в наземных экосистемах можно считать установленной глобальной закономерностью. Каждому типу катастроф, типу ландшафта и экосистемы присущ специфичный цикл повторяемости («оборот») катастроф,

во многом определяющий структуру, динамику и темп филоценогенеза автохтонной биоты.

Закономерно, аperiodически циклично повторяясь в биосфере, экологические катастрофы являются одним из главных факторов импульсной динамики, стабильности и микроэволюции популяций. В зависимости от типа и интенсивности они сопровождаются более или менее резкой трансформацией всех параметров их экотопа и биоценоза. Таковы, например, пожары в сосновых лесах, одновременно вызывающие изменение всех компонентов среды и эколого-генетической структуры популяций *Pinus silvestris*: в частности падение численности и гетерозиготности деревьев материнского поколения и, как следствие, эффекты «основателя» и «дрейфа генов»; с другой стороны — волны возобновления, новых рекомбинаций и повышения генетической дивергенции дистанционно изолированных пожаром микропопуляций; поражение мужской генеративной сферы крон и ксеногамное размножение материнского поколения.

Под влиянием длительного пожарного отбора и других факторов микроэволюции выработались такие структурно-функциональные адаптации популяций сосны, как толстая огнезащитная корка на стволах деревьев, тесно связанная с температурой горения и частотой пожаров, послепожарное усиление семеношения и коадаптация ритма онтогенеза всходов самосева сосны с динамикой среды гарей. Изучение пирогенных адаптаций популяций и биоценозов — перспективное направление эволюционной экологии.

Иные экологические последствия происходят под влиянием других типов катастроф. Например, ветровалы приводят к мозаичной механической эрозии почвы, фитоценоза и его генофонда, а наводнения и извержения вулканов — к сплошной элиминации особей по их периферии.

Трансформируя те или иные параметры эколого-генетической структуры и функций популяций, различные экологические катастрофы специфично изменяют эффективность элементарных микроэволюционных факторов — отбора, мутаций, изоляции, «волн жизни» и рекомбинаций. При этом на фоне обычных флуктуаций среды и слабых катастроф значительных изменений генофонда популяций не происходит, но экстремально интенсивные деструкции среды и генофонда могут приводить к его статистически достоверным необратимым смещениям как элементарным микроэволюционным явлениям (Тимофеев-Ресовский, 1972).

На основе этой гипотезы и закономерной цикличности экологических катастроф в биосфере можно предположить, что вследствие смены постепенных и резких изменений во внешней среде и структуре популяций микроэволюционный процесс представляет собой аperiodическое чередование фаз медленных флуктуаций и импульсных преобразований их генофонда. Многие особенности популяционной биологии растений, животных и микроорганизмов соответствуют циклически импульсному модусу микроэволюции.

ECOLOGICAL CATASTROPHES AND IMPULSIVE MICROEVOLUTION

Sannikov S. N.

*Institute: Botanic Garden UB RAS, Ekaterinburg, Russia,**e-mail: sannikovanelly@mail.ru*

The regular aperiodic cyclic recurrence of different ecological catastrophes in the environment and ecologic-genetic population structure, which stimulate an activation of the microevolution and probability of genofond irreversible changes after extremal catastrophes, has been showed. As the consequence, the process of microevolution is the adequate interchange of slow fluctuations and impulsive transformations of the population genofond.

Key words: *ecologic catastrophes, cyclicity of catastrophes, irreversible changes of genofond, impulsive microevolution.*

СТАБИЛИЗИРУЮЩИЙ ОТБОР В ЭВОЛЮЦИИ БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ

Смирнов В. В.^{1,2}, Щербаков А. М.¹, Смирнова-Залуми Н. С.¹,
Суханова Л. В.¹¹*Лимнологический институт СО РАН, г. Иркутск, Россия*²*Байкальский музей Иркутского научного центра СО РАН, п. Листвянка, Иркутская обл., Россия**e-mail: bmsmirnov@mail.ru*

Омуль оз. Байкал — вид автохтонного происхождения. При отсутствии географических барьеров, он образовал здесь морфо-экологическую структуру, состоящую из популяций и субпопуляций. В ней отразился результат действия естественного отбора, обеспечивший для каждой из популяций согласованность адаптаций к условиям, закономерно меняющимся в течение жизни особей. Сложная система адаптаций помогла байкальскому омулю освоить для размножения реки и кормовые ресурсы разных биотопов в экосистеме большого глубоководного озера (Смирнов, 1997; Суханова, 2004; Смирнов и др., 2009). Изучая картину его эколого-морфологического и генетического разнообразия, можно судить о том, насколько велик диапазон возможных адаптаций сиговых рыб благодаря действию стабилизирующего отбора.

Обнаружение омуля в озерах ледниково-тектонического происхождения Кулинда и Верхнекичерское в бассейне р. Кичера (Моложников, Смирнов, 1976)

дает возможность исследования особенностей микроэволюционного процесса (Шварц, 1980) в географически изолированной популяции омуля, что способствует дальнейшему изучению действия экологических механизмов в эволюции сиговых рыб в условиях Байкала и водоемах его бассейна.

Озера представляют собой проточные водоемы, вытянутые с северо-востока на юго-запад, разделенные 800-метровым порожистым участком р. Кичера. Оз. Кулинда (абсолютная отметка его уровня 573 м над уровнем океана, длина озера 5 км, ширина — 1–1.5 км, максимальная глубина — 80–82 м) практически лишено мелководных участков. Прибрежная полоса представлена валунами и крупным булыжником. Подводные склоны крутые. Небольшие мелководные акватории отмечены только при впадении в озеро р. Кичера и у истока 800-метрового русла реки (протоки между озерами). Перепад уровня воды в ней — 3.5 м. Верхнекичерское озеро, в отличие от оз. Кулинда имеет значительную площадь мелководий, перемежающихся каменистыми грядами. Его максимальная глубина — 18–19 м.

Озера недоступны для размножающейся в р. Кичера северобайкальской популяции омуля. Этому препятствуют 7 моренных гряд (следы Плейстоценовых оледенений), перегораживающих долину р. Кичера (Базаров, 1986). Омули из озер, морфологически не отличаясь между собой, отличаются от омуля, размножающегося в среднем течении р. Кичера и нагуливающегося в оз. Байкал, по меристическим признакам — числу жаберных тычинок, количеству позвонков и числу чешуй в боковой линии (Смирнов и др., 1987).

Молекулярно-генетическая реконструкция подтвердила наличие репродуктивной изоляции омуля Верхнекичерских озер. Анализ полиморфизма MtDNA и микросателлитов выявил недавнее в геологических масштабах времени возникновение изоляции кулиндинского омуля (не ранее последнего, сартанского оледенения плейстоцена) и однонаправленность потока генов — из Верхнекичерских озер в оз. Байкал (Sukhanova et al., 2010; Sidorova et al., 2018).

Нерестилища кулиндинского омуля находятся во впадающем в озеро верхнем участке реки Кичера, имеющем протяженность около 8–10 км. Верхнекичерский омуль нерестится в среднем порожистом участке протоки, соединяющей озера. Его нерест наблюдался в 1988–1989 гг. подо льдом с середины декабря до середины января. Лед простоял до 30–31 мая. В 1989 г. массовый скат личинок с нерестилищ в р. Кичера в еще не освободившееся ото льда оз. Кулинда наблюдался с 25 по 31 мая при температуре воды в реке от 2.8 до 5.5 °С. Все личинки имели большой желточный мешок. Общий период развития икры кулиндинского омуля составил 4–5 мес.

Существование омуля в условиях изоляции на протяжении тысячелетий предполагает наличие адаптаций, обеспечивающих воспроизводство его численности. Стабилизирующий отбор (Шмальгаузен, 1968) привел к формированию в Верхнекичерских озерах зимне-нерестующего омуля. По-видимому, поздний нерест омуля и скат личинок под лед обеспечивают ему высокую выживаемость в озерах при переходе на внешнее питание. О существовании подледных концентраций пресноводного зоопланктона в мелководных районах и пелагиали глубоководного оз.

Байкал свидетельствуют результаты работ гидробиологов и ихтиологов Лимнологического института СО РАН (Черняев, 1982, 2017; Оболкина и др., 2009).

Работа выполнена в рамках государственных заданий: 0345–2019–0002 (AAAA–A16–116122110066–1) «Молекулярная экология и эволюция живых систем Центральной Азии в условиях глобальных экологических изменений» и VIII.69.1.5. «Изучение некоторых элементов экосистем территории Восточной Сибири по результатам натуральных и экспериментальных исследований как отражение изменений абиотических факторов среды. Климатические факторы формирования ресурсов популяций промысловых рыб».

STABILIZING SELECTION IN THE EVOLUTION OF THE BAIKAL OMUL

Smirnov V. V.^{1,2}, Sherbakov A. M.¹, Smirnova-Zalumi N. S.¹,
Sukhanova L. V.¹

¹*Limnological Institute SB RAS, Irkutsk, Russia*

²*Baikal Museum of the Irkutsk Scientific Centre SB RAS, Listvyanka, Irkutsk region, Russia*

e-mail: bmsmirnov@mail.ru

We discovered the geographically isolated population of Omul in the glacial tectonic lakes at the upper stream of the River Kichera. The population differs from the North Baikal Omul population by its morphological characteristics, and its reproductive isolation was confirmed by the molecular genetic reconstruction. The study of the ecological, morphological and genetic diversity of Omul in the Baikal basin is important to assess the range of possible adaptations of whitefish based on stabilizing selection.

Key words: *population structure, geographical and reproductive isolation, Baikal Omul, whitefish adaptations.*

СТАБИЛЬНОСТЬ И КАНАЛИЗОВАННОСТЬ РАЗВИТИЯ КРЫЛЬЕВ БОЯРЫШНИЦЫ *APORIA CRATAEGI* L. (LEPIDOPTERA: PIERIDAE) В ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Солонкин И. А., Шкурихин А. О.

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

e-mail: igorsolonkin@yandex.ru

Устойчивость индивидуального развития — важное свойство живых организмов, обеспечивающее формирование фенотипической нормы. Выделяют два аспекта

устойчивости: канализованность — это буферизация развития против непостоянства генетических и экологических факторов и стабильность — устойчивость против спонтанной изменчивости процессов онтогенеза. Мерой канализованности развития служит уровень индивидуальной изменчивости особей. В качестве показателя стабильности развития обычно рассматривается величина внутрииндивидуальной изменчивости (флуктуирующей асимметрии) или частота встречаемости случайных отклонений морфогенеза (фенодевиаций) (Захаров, 1987; Smith et al., 1997; Willmore et al., 2007). В настоящее время взаимоотношения между канализованностью и стабильностью развития не вполне ясны. Как правило, различные показатели устойчивости морфогенеза варьируют независимо друг от друга, что позволяет предполагать существование самостоятельных путей поддержания канализованности и стабильности траекторий развития морфоструктур (Willmore et al., 2007; Padró et al., 2014).

В работе проанализированы уровень изменчивости формы крыла (показатель канализованности развития) и число нарушений жилкования крыльев (мера стабильности развития) в природной популяции боярышницы в 2010 и 2012–2018 гг. Крылья отловленных в природе имаго были отпрепарированы и сфотографированы. В программе tpsDig 2.10 на изображениях крыльев провели расстановку меток по контуру крыла. На основе этих данных для каждой выборки рассчитали уровень морфологического разнообразия формы крыла (disparity) по Футу (Foote, 1993). Поиск нарушений жилкования осуществляли, просматривая отпрепарированные крылья с вентральной стороны под микроскопом. Степень согласованности вариации разных показателей устойчивости развития крыла оценивали с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена.

У самцов боярышницы уровень морфоразнообразия формы крыла и число нарушений жилкования варьировали согласовано ($R = 0.86$; $p = 0.01$), у самок подобная закономерность отсутствовала ($R = 0.5$; $p = 0.21$). Таким образом, сопряженность канализованности и стабильности развития крыла у боярышницы носит неоднозначный характер и зависит от пола особи. Полученные результаты подтверждают представление о сложных и неоднозначных взаимоотношениях между канализованностью и стабильностью развития.

WING DEVELOPMENT STABILITY AND CANALIZATION IN BLACK-VEINED WHITE BUTTERFLY *APORIA CRATAEGI* L. (LEPIDOPTERA: PIERIDAE) IN A NATURAL POPULATION

Solonkin I. A., Shkurikhin A. O.

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

e-mail: igorsolonkin@yandex.ru

We analyzed the level of the wing shape variability (the development canalization index) and the number of wing nervuration deviations (the development stability index)

in a natural population of Black-veined White Butterfly in 2010 and 2012–2018. We discuss the ambiguity of the ratios of the development canalization and stability indices.

Key words: *Aporia crataegi*, morphogenesis canalization, development stability, *Lepidoptera* wing nervuration.

ВЛИЯНИЕ УРБАНИЗАЦИИ НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА ЖУЖЕЛИЦЫ *PTEROSTICHUS MELANARIUS*

Суходольская Р. А.¹, Савельев А. А.²

¹Институт проблем экологии и недропользования АН Республики Татарстан,
Казань, Россия

²Казанский (Поволжский) Федеральный университет, Казань, Россия

e-mail: ra5suh@rambler.ru

Исследования адаптации живых организмов к урбанизации продолжает оставаться актуальными, причем в анализ в первую очередь должны вовлекаться признаки, связанные с приспособленностью. К ним относится размер тела и одна из важных его характеристик — изменчивость между полами (половой диморфизм, ПД).

Объектом нашего исследования была жужелица *Pterostichus melanarius* — европейско-сибирский вид, интродуцированный в Северную Америку, полизональный палеаркт, генералист, встречается практически во всех типах биотопов, предпочитая увлажненные, в том числе антропогенно нарушенных, хищник с мультисезонным типом размножения. Она относится к широко распространенному семейству Carabidae отряда Coleoptera. Представители этого семейства считаются признанными индикаторами среды обитания. Что касается ПД, то показано, что самки в этом семействе крупнее самцов практически по всем исследованным шести признакам, характеризующим размеры тела (Sukhodolskaya et al., 2016).

В каждой из исследованных частей ареала жуков отлавливали в естественных ценозах, а также на территориях с антропогенным влиянием (города, пригороды). По возможности отлов проводился во всех типах биотопов, где обитают жуки (лиственные леса, луга и т. п.). Отлов жуков в Республике Татарстан проводился стандартно ловушками Барбера в вегетационные сезоны 1996–2010 гг. Остальные коллекции, включающие сборы жужелиц из других частей ареала, были получены в рамках научного сотрудничества от коллег из разных регионов России. Морфометрические промеры жуков проводили индивидуально по шести признакам.

Величину ПД оценивали согласно принятым в мировой практике методикам (Lovich, Gibbons, 1992): ПД = (среднее значение признака самок/среднее значение

признака самцов) – 1. Скейлинг ПД по размерам тела проводился с использованием моделей регрессии II типа.

Значения ПД у *P. melanarius* по разным признакам колеблются в пределах 0.01–0.16, достигая наибольших по ПД надкрылий и расстояния между глазами, т. е. если исследовать несколько морфометрических признаков объекта, то разница между ПД отдельных признаков и в разной экологической обстановке может различаться в 10 раз. Наибольшие значения ПД в целом по всем признакам регистрируются в городах (0.08–0.16), причем кривая изменчивости ПД по признакам пилообразна: если ПД по длине признака меньше, то по ширине этого же признака — больше, и наоборот. Кривые изменчивости ПД по исследованным признакам у жуков, обитающих в пригороде и естественном ценозе, примерно одинаковы, находятся на гораздо более низком уровне — ПД колеблется в пределах 0.01–0.05.

Результаты регрессионных моделей, когда учитывалось влияние именно урбанизации, а не какого-то другого параметра (регион обитания, тип биотопа), показали, что коэффициент регрессии всегда положителен. Это говорит о том, что размеры самок и самцов и в городе, и в пригороде и естественных ценозах изменяются одинаково, при этом наклон кривой регрессии отличается от 1 в большинстве случаев. Константа моделей не всегда положительна. Так, в условиях города и естественных ценозах по признакам «длина надкрылий» и «длина головы» к изменениям в окружающей среде более чувствительны самцы, в остальных случаях — самки.

Коэффициент регрессии значений бета из предыдущих моделей на значения ПД также изменчив: по признакам «длина пронотума» и «расстояние между глазами» он отрицателен (–0.95 и –0.96 соответственно). Это говорит о том, что по данным признакам у *P. melanarius* идет направленный отбор у самцов. По ширине надкрылий он равен 1, а по остальным трем признакам — положителен, что свидетельствует о направленном отборе по длине надкрылий, ширине пронотума и длине головы у самок.

Правилу Ренша при действии урбанизации в ее разной степени соответствует изменчивость длины надкрылий в городах и естественных ценозах, расстояния между глазами — в пригородах. Изменчивость ПД по остальным признакам при действии урбанизации подчиняется обратному правилу Ренша. Учитывая то, что большинство исследованных признаков подчиняется этому правилу, мы заключаем, что изменчивость *P. melanarius* следует обратному правилу Ренша.

Таким образом, проведенный анализ изменчивости ПД в пределах одного вида и при действии только одного фактора (урбанизации) выявил, что изменчивость ПД по разным признакам может быть разнонаправленной, подчиняться или не подчиняться правилу Ренша, а чувствительность самок и самцов по одному и тому же признаку к факторам среды различаться. Это говорит о том, что при оценке изменчивости морфометрических признаков, а также при изучении их соответствия общепринятым правилам в анализе должен быть не только большой набор признаков, но и исследование следует вести в разной экологической обстановке с последующим моделированием действия факторов.

URBANIZATION IMPACT ON GENDER DIMORPHISM VARIATION IN GROUND BEETLE *PTEROSTICHUS MELANARIUS*

Sukhodolskaya R. A.¹, Saveliev A. A.²

¹Research Institute for Problems of Ecology and Mineral Wealth Use of Tatarstan AS,
Kazan, Russia

²Kazan (Volga Region) Federal University, Kazan, Russia
e-mail: ra5suh@rambler.ru

We present the results of assessing the impact of urbanization on the variability of gender dimorphism in ground beetle populations on the example of the widespread species *Pterostichus melanarius*. We found out that the variability of gender dimorphism in different characteristics may be multidirectional, may comply or not comply with the Rensh rule, and the sensitivity of females and males to the same environmental factors in the same characteristic may vary. Therefore, the analysis should be based upon the large set of features, and the research should be conducted in the different environmental conditions and needs to be followed by modeling of the factor impact.

Key words: population, urbanization, gender dimorphism, variability.

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ПРОСТРАНСТВЕННОЙ И ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЗОН ГИБРИДИЗАЦИИ СУСЛИКОВ В ПОВОЛЖЬЕ

Титов С. В.¹, Кузьмин А. А.², Симаков М. Д.¹, Чернышова О. В.¹,
Наумов Р. В.¹

¹Пензенский государственный университет, г. Пенза, Россия

²Пензенский государственный технологический университет, г. Пенза, Россия

e-mail: svtitov@yandex.ru

На основе данных, полученных ранее (1999–2012 гг.), и современных (2016–2018 гг.) исследований гибридных зон большого (*Spermophilus major*) и желтого (*S. fulvus*), большого и крапчатого (*S. suslicus*) сусликов была изучена многолетняя динамика их пространственной и генетической структуры. Гибридная зона большого и желтого сусликов во временной динамике характеризуется постепенными разнонаправленными изменениями степени интрогрессии генов расселяющегося большого суслика. Если в 2002–2004 гг. ($n = 52$) по данным анализа яДНК (p53 и псевдоген p53) соотношение видоспецифических гаплотипов (m:f,%) составляло 67:33, то в 2005–2013 гг. ($n = 191$) оно почти выровнялось — 57:43, а в 2016–2018 гг.

изменилось в сторону преобладания гаплотипов большого суслика — 71:29. Полученные данные свидетельствуют о том, что в 2002–2004 гг. наблюдалось активное вселение большого суслика в поселения аборигенного желтого суслика, что отражалось в быстром увеличении доли гаплотипов первого. В 2005–2013 гг. проходило активное скрещивание родительских видов, а зона интрогрессии генов большого суслика увеличилась в 3 раза (с 20 км в 2004 г. до 65 км в 2013 г.). В 2016–2018 гг. наблюдается результат возвратных скрещиваний гибридов в основном с особями большого суслика и масштабное увеличение доли гаплотипов большого суслика.

Анализ генетической структуры гибридной зоны по генотипам 2 ядерных маркеров (p53 и псевдоген p53) выявил достоверные отличия по годам и позволил выделить механизм происходящих изменений. В 2002–2004 гг. ($n = 53$) соотношение генотипов (m/m:m/f:f/f,%) составляло 51:30:19 и отражало прохождение активного расселения *S. major*, его территориальную экспансию в поселениях *S. fulvus* и начало гибридизации. К 2013 г. ($n = 186$) соотношение генотипов протерпело значительные изменения — 35:50:15, которые были связаны с масштабным прохождением гибридизации и уменьшением в населении доли особей родительских видов. При этом отмеченные различия являются достоверными (хи-квадрат = 16.380, $df = 2$, $p = 0.0003$). В 2016–2018 гг. ($n = 26$) соотношение генотипов также изменилось и составило 50:48:2. Выявленные изменения были связаны с новой волной вселения большого суслика в гибридные поселения, увеличением числа возвратных скрещиваний с особями *S. major* и уменьшением численности желтых сусликов в результате депрессии численности *S. fulvus*, происходящей в последнее время в Заволжье. Отмеченные различия являются также достоверными (хи-квадрат = 89.083, $df = 2$, $p < 0.0001$), как и при сравнении генетической структуры гибридной зоны в 2002–2004 и 2016–18 гг. (хи-квадрат = 151.270, $df = 2$, $p < 0.0001$). Число зарегистрированных гибридов F1 (по набору использованных маркеров) подтверждает описанный выше сценарий событий. Если в 2002–2004 гг. было зафиксировано только 3 особи (6%), то в 2005–2013 гг. — 20 особей (11%), а в 2016–2018 гг. — только 1 особь (4%).

Зона симпатрии большого (*S. major*) и крапчатого (*S. suslicus*) сусликов, несмотря на значительную площадь (4200 км²), характеризуется высокой мозаичностью распределения их поселений и низкой степенью контактности видов. На 1999 г. было известно только 3 контактных (1.6%) из 182 обнаруженных поселений. Поселение «Клин» ($n = 70$) было смешанным (разобшение видов на уровне микростадий) и характеризовалось составом (m:m/s:s,%) — 25:1:44. Поселение «Смышляевка» ($n = 233$) по своей структуре было совместным (разобшение видов на уровне стадий) и характеризовалось составом 68:2:30. Гибридное поселение «Цивильск» ($n = 19$) отличалось от двух предыдущих высокой долей гибридных особей — 21:74:5. При этом все три поселения достоверно отличаются друг от друга по составу (хи-квадрат = 34.21–377.97, $df = 2$, $p < 0.001$), что подтверждает их выявленные структурные особенности. На 2011 г. зона симпатрии претерпела значительные численные и структурные перестройки. В результате масштабной и стремительной депрессии численности, связанной с деградацией мест обитаний,

более чем в 3 раза сократилось число поселений родительских видов ($n = 56$), исчезло смешанное поселение «Клин», уменьшилось число контактных поселений ($n = 2$), но их доля в зоне возросла (3.6%).

Ход деструктивных процессов в зоне симпатрии *S. major* и *S. suslicus* на современном этапе прекратился, но ее структура претерпела значительные изменения. По состоянию на 2018 г. количество одновидовых поселений почти не изменилось ($n = 54$), но значительно возросло количество контактных поселений ($n = 8$, 12.9%). Вновь обнаружено 5 совместных поселений с низкой численностью особей: «Загоскино» ($n = 9$) — 67:0:33 (m:m/s:s,%), «Каргино» ($n = 11$) — 82:0:18, «Студенец» ($n = 5$) — 60:0:40, «Бестужевка» ($n = 18$) — 89:0:11, «Анненково» ($n = 4$) — 75:0:25, в которых отмечается численное преобладание больших сусликов. Остальные (3) из вновь обнаруженных контактных поселений были смешанными: «Карлинское» ($n = 75$) — 62:3:35, «Пасека» ($n = 13$) — 69:8:23, «Журавлиха» ($n = 4$) — 25:0:75. В двух первых из них были выявлены гибридные особи (2 и 1 соответственно), являющиеся результатами случайной гибридизации.

Таким образом, результаты исследований свидетельствуют о сохранении установленных нами ранее границ гибридной зоны большого и желтого сусликов и зоны симпатрии большого и крапчатого сусликов и о значительных изменениях их пространственной и генетической структуры.

Работа выполнено при финансовой поддержке РФФИ (проект №18-04-00687а).

LONG-TERM DYNAMICS OF SPATIAL AND GENETIC STRUCTURE OF HYBRID ZONES OF GROUND SQUIRRELS IN THE VOLGA REGION

Titov S. V.¹, Kuzmin A. A.², Simakov M. D.¹, Chernyshova O. V.¹,
Naumov R. V.¹

¹*Penza State University, Penza, Russia*

²*Penza State Technological University, Penza, Russia*

e-mail: svtitov@yandex.ru

It was studied multiannual dynamics of spatial and genetic structure of hybridization zones of russet ground squirrel (*Spermophilus major*) and yellow ground squirrel (*Spermophilus fulvus*), of ground squirrel and speckled ground squirrel (*Spermophilus suslicus*) in the Volga region. The results of investigation evidence the long-term bounds retaining of russet and yellow ground squirrel hybridization zone, of russet and speckled ground squirrel sympatry zone, and also considerable changes in their spatial and genetic structure.

Key words: hybridization zone, spatial structure, genetic structure, genotype, gene p53, pseudogene p53, *Spermophilus major*, *Spermophilus fulvus*, *Spermophilus suslicus*.

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРЫЛЬЕВ БЕЛЯНОК *PIERIS RAPAE* И *P. NARI* В ШИРОТНОМ ГРАДИЕНТЕ УРАЛА

Шкурихин А. О., Ослина Т. С.

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

e-mail: ashkurikhin@yandex.ru

Известно множество примеров зависимости размеров тела насекомых от широтной зональности и высотной поясности. Характер такой зависимости может быть различным, поскольку определяется комплексом факторов. Ряд авторов указывает, что в умеренной зоне Северного полушария при продвижении с севера на юг насекомые становятся крупнее, поскольку увеличивается продолжительность благоприятного для развития периода. В других исследованиях показано, что развитие личинок при более высоких температурах приводит к уменьшению размеров имаго. Поливольтинные виды насекомых имеют тенденцию к наиболее полному использованию вегетационного сезона и развитию максимально возможного числа поколений. В этом случае зависимость размеров от широты приобретает сложный характер и может быть различной у разных поколений. Температурные условия могут оказывать различное влияние на протекание морфогенеза в разных органах насекомого, что приводит к изменению их относительных размеров. Например, у содержащихся при более низких температурах дрозophil развиваются более крупные крылья относительно тела, при этом снижается общая нагрузка на крыло, что облегчает полет при низких температурах. Особенности полета в разных условиях определяются также и формой крыла, однако исследований ее зависимости от широтной зональности и высотной поясности в литературе практически нет. Также недостаточно изучен вопрос соотношения изменчивости размеров и формы крыльев активно летающих насекомых в градиентах природных условий.

Цель данной работы — проанализировать географическую изменчивость размеров и формы крыла двух поливольтинных видов белянок — *Pieris rapae* и *P. nari* (Lepidoptera: Pieridae) в широтном градиенте Урала. Оба вида имеют обширные ареалы и в исследуемом регионе распространены от южных пустынных степей до арктических тундр.

Материал для работы получен из различных природных зон Уральского региона: степной (Оренбургская обл.), лесостепной (Челябинская обл.), таежной (Свердловская обл. и Республика Коми). Для анализа отобраны выборки имаго первой генерации сопоставимого объема. Анализ формы крыла провели методами геометрической морфометрии, в качестве характеристики размера крыла использовали его площадь. Различия по размерам крыла между географическими точками оценили при помощи двухфакторного ANOVA, по форме крыла — при помощи двухфакторного MANOVA. Оценка аллометрии проведена с помощью многомерного регрессионного анализа.

В ходе работы у исследуемых видов обнаружены синхронные изменения как размеров, так и формы крыла в широтном градиенте Уральского региона. Несмотря на имеющиеся различия в параметрах жизненного цикла в изученных местообитаниях и другие видовые различия, в том числе и выраженные межвидовые различия по форме крыльев, направления морфологической изменчивости сходны. Причем наблюдаемые закономерности не могут быть объяснены аллометрической зависимостью между размером и формой крыла. Обсуждаются параллельные морфогенетические реакции близких видов чешуекрылых на сходные условия обитания.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, а также при частичной финансовой поддержке Комплексной программы УрО РАН (проект № 18–4–4–28).

GEOGRAPHICAL VARIATION IN *PIERIS RAPAE* L. AND *P. NAPI* L. WINGS ALONG A LATITUDINAL GRADIENT IN URALS

Shkurikhin A. O., Oslina T.S.

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

e-mail: *ashkurikhin@yandex.ru*

The geographical variation of wing size and wing shape in two polyvoltine species of pierids — *Pieris rapae* и *P. napi* (Lepidoptera: Pieridae) — is analyzed in the work. The synchronous changes along latitudinal gradient in the Urals region both in wing size and in wing shape were revealed. Though the differences in life cycle parameters in the ecotopes studied and other interspecies differences are there, including in the wing shapes, the general directions of morphological variation are similar. Parallel morphogenetic responses of taxonomically close Lepidoptera species to the similar environment conditions are discussed.

Key words: *geographical variation, geometric morphometry, body size, wing shape.*

СЛУЧАЙНЫЕ ПРОЦЕССЫ В ЭВОЛЮЦИИ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ *SOREX ARANEUS* (МАММАЛИА, ЛИПОТΥРНЛА)

Щипанов Н. А., Павлова С. В.

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия

e-mail: *shchira@mail.ru*

Занимая выгодную экологическую нишу, землеройки оказались ограничены в возможности морфологической дивергенции (Зайцев, 2005). Дивергенция бурозубок рода *Sorex*, и в частности обыкновенной бурозубки *S. araneus*, связана

с изменениями в кариотипе, которые создают условия для ограничения свободного потока генов между различными кариотипическими формами. Общей тенденцией эволюции кариотипа землероек является уменьшение диплоидного числа хромосом, и *S. araneus* находится в тренде общих изменений. Кариотип вида представлен инвариантной частью и 10 исходно самостоятельными одноплечими хромосомами (*g, h, i, k, m, n, o, p, q, r*), которые за счет центрических Робертсоновских слияний (Rb) образуют новые варианты двухплечих хромосом (метацентрики). По-видимому, на первом этапе происходит слияние плеч в случайной последовательности и продолжается до образования полностью метацентрического кариотипа. Дальнейшее увеличение разнообразия метацентриков происходит за счет полноплечевых реципрокных транслокаций (WART). Особи с одинаковыми кариотипами сгруппированы в пространстве, такие группы популяций распределены парапатрично и называются хромосомными расами (Hausser et al., 1994). К настоящему времени на ареале вида известно по меньшей мере 76 хромосомных рас (Wojcik et al., 2003; Shchipanov, Pavlova 2017; Pavlova et al., 2017).

Распределение рас не связано с географическими или экологическими особенностями местности или наличием физических барьеров и может объясняться «плотностно-зависимыми» процессами в понимании Ватерса (Waters, 2011; Waters et al., 2013). Подразумевается, что особи с некоторым кариотипом, случайно оказавшиеся на волне расселения, занимают свободное пространство, препятствуя его заселению особями с другим кариотипом. Мы проследили последовательность трансформаций хромосом за счет WART у рас на территории России (всего 26 рас) и выделили 4 цепочки трансформаций кариотипов и предположительно два центра расообразования — вдоль Балтики и у Байкала (Shchipanov, Pavlova, 2017). Картина современного распределения рас соответствует ожиданию для модели заселения последднеикового пространства, управляемого «плотностно-зависимыми» процессами. Таким образом, сортировка кариотипов в пространстве также может определяться случайными процессами.

Для того чтобы модель плотностно-зависимого расселения могла реализоваться, необходимо появлению на периферии ареала популяции с фиксированным новым вариантом метацентрика. Такая фиксация могла бы происходить в маленьких популяциях на периферии заселенного пространства. Свидетельством существования таких популяций может стать обнаруженный нами в устье Печоры кариотип, который может быть результатом скрещивания гибридов. Заметим, что в этой части ареала обыкновенная бурозубка распределена спорадично, и мы предполагаем, что этот кариотип образовался в небольшой гибридной популяции. Мы также полагаем, что трансформация кариотипов рас связана в основном с межрасовыми гибридными зонами, где обнаружено более 95% случаев хромосомного полиморфизма. Очевидно, что в маленьких гибридных популяциях как возникновение, так и фиксация новых хромосом за счет случайных демографических процессов наиболее вероятны.

Наконец, в ходе изучения хромосомных рас было обнаружено несоответствие между кариотипической, генетической и морфологической изменчивостью (Andersson, 1994; Polly, 2007; Horn et al., 2012). Эти несоответствия хорошо объясняются за счет подразделения населения вида на относительно изолированные локальные популяции. Изоляция этих популяций достаточна для того, чтобы в них чувствовались процессы генетического дрейфа, также случайного процесса. В целом ход эволюции обыкновенной бурозубки вполне соответствует фразе из культового романа К. Воннегута: «Меня привела сюда цепь несчастных случайностей».

Работа выполнена в рамках государственного задания Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, а также при финансовой поддержке РФФИ (проект № 19-04-00985).

RANDOM PROCESSES IN THE EVOLUTION OF COMMON SHREW *Sorex araneus* (MAMMALIA, LIPOTYPHLA)

Schipanov N. A., Pavlova S. V.

Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, Russia

e-mail: shchiba@mail.ru

The distribution of the chromosomal Common Shrew races is not related to the geographic or environmental characteristics of the territory or to the presence of physical barriers. It may be explained by «density-dependent» processes, i.e. individuals with some karyotype drawn by a wave of dispersion occupy free space and prevent individuals with a different karyotype from occupying it. The distribution of races corresponds to the model of the settlement in the after-glacial space which was controlled by «density-dependent» processes and may be determined by random processes. The discrepancy between the karyotypic, genetic, and morphological variability is explained by the isolation of local populations where the genetic drift (a random process) may occur.

Key words: *chromosomal race, Sorex araneus, evolution, random process.*

Секция 3

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ МОРФОЛОГИЯ
И ЭКОФИЗИОЛОГИЯ**

Section 3

**ECOLOGICAL MORPHOLOGY
AND ECOPHYSIOLOGY**

ПАРАМЕТРЫ ВОДНОГО РЕЖИМА ТАЛЛОМОВ ЛИШАЙНИКА ЛОБАРИЯ ЛЁГОЧНАЯ (*LOBARIA PULMONARIA*) ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

Андросова В. И., Чирва О. В., Игнатенко Р. В.

Петрозаводский государственный университет, г. Петрозаводск, Россия

e-mail: vera.androsova28@gmail.com; tchirva.olga@yandex.ru

Вследствие пойкилогидричности одним из важных комплексов адаптаций лишайников является компромисс между быстрым поглощением воды из влажного воздуха и высокой водоудерживающей способностью. Тонкие талломы лишайников способны быстро впитывать влагу, тогда как талломы с большей толщиной способны дольше удерживать ее, но требуют более длительного времени увлажнения (Lange et al., 1986).

Lobaria pulmonaria (L.) Hoffm. — эпифитный листоватый лишайник, находящийся под угрозой исчезновения на большей части Европы. Этот широко известный модельный в экологических исследованиях вид является влаголюбивым, чувствительным к условиям увлажнения. Так, показано, что число талломов лобарии на осине положительно коррелирует с покрытием на стволе мохообразных, которые поглощают и удерживают большое количество влаги (Игнатенко, 2018). В литературе имеются немногочисленные исследования, посвященные особенностям водного режима лобарии легочной, однако не приводятся сведения о параметрах водного режима разных возрастных стадий таллома этого лишайника.

Целью работы было изучение параметров водного режима лишайника лобария лёгочная (*Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm) разных онтогенетических состояний.

Материалы были собраны на территории заповедника «Кивач» Петрозаводского городского округа и заказника «Заозерский» с пробных площадей размером 1 га (100×100 м), заложенных в смешанных елово-осиновых сообществах. Для исследования с осин отбирали образцы талломов *L. pulmonaria* разных онтогенетических состояний согласно классификации Р. В. Игнатенко (2018): иматурные, виргинильные, генеративные, сенильные и субсенильные. Для анализа анатомических особенностей талломов лишайников готовили срезы (Axio Scope A1). Параметры водного режима, а также скорость и максимальное водное насыщение измеряли гравиметрическим методом с помощью электронных весов («ОНАУС Discovery»).

Общая толщина таллома образцов *L. pulmonaria* варьировала от 60 до 345 мкм, а площадь изученных образцов — от 0.9 до 16 см². Наибольшие значения толщины и площади отмечены для генеративных талломов, наименьшие — для талломов иматурной стадии.

Удельная площадь таллома (*specific thallus mass*, STM, мг сух. массы · см⁻²) — важный функциональный показатель, который определяется как отношение сухой массы таллома к его площади. Зарегистрированы различия в значениях STM: они увеличиваются от талломов ранних стадий развития (имматурные — 7.94±1.93, виргинильные — 10.93±3.70) к генеративным (11.03±2.00), сенильным (11.90±2.38) и субсенильным (11.47±0.90). Показатель STM определяет водоудерживающую способность талломов.

Водоудерживающая способность (*water holding capacity*, WHC, мг H₂O · см⁻²) — максимальное количество воды, которое может удерживать таллом (Gauslaa, Coxson, 2011). Этот показатель обуславливает продолжительность периода гидратации таллома, определяя экологические особенности вида лишайника. Показатель рассчитывается как отношение массы воды при насыщении к площади таллома. Параметр WHC связан с параметром STM. Поэтому высокие значения водоудерживающей способности ожидаемо отмечены для зрелых талломов лобарии: генеративной (15.03±3.81), сенильной (16.49±5.43) и субсенильной (14.87±4.10) стадий в сравнении с имматурными (10.75±3.11) и виргинильными (13.05±3.95) талломами.

Водонасыщение таллома рассчитывается как количество поглощенной воды к сухой массе таллома. Наибольшее количество воды в отношении к сухой массе поглощали самые молодые стадии — имматурные талломы (140–150%), тогда как у зрелых сенильных талломов значения максимального водного насыщения являются самыми низкими (110–130%).

Скорость поглощения и потери воды талломами была определена для всех онтогенетических состояний талломов на единицу площади. Наибольшая скорость водопоглощения зарегистрирована для имматурных и генеративных талломов. Однако у имматурных талломов выявлена и самая высокая скорость водопотери. Следует также отметить, что максимальное количество воды (70–80%) талломы лобарии всех исследованных онтогенетических стадий набирают в первые 10 мин. С увеличением процента соредиозности таллома скорость водопоглощения увеличивается, несмотря на гидрофобность соредии (Hamlett et al., 2011), что должно препятствовать поглощению воды.

В ходе работы были проанализированы изменения значений параметров водного режима и условий местообитания талломов (параметры дерева, покрытие мхов).

Таким образом, согласно полученным данным, талломы лобарии легочной ранних онтогенетических стадий характеризуются большим водонасыщением и относительно высокой скоростью водопоглощения, но наименьшими по сравнению с другими стадиями значениями водоудерживающей способности и высокой скоростью водопотерь.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ в рамках проекта № 5.8740.2017/к (Базовая часть Госзадания).

**PARAMETERS OF WATER REGIME OF *LOBARIA PULMONARIA*
IN BOREAL FORESTS OF SOUTHERN KARELIA**

Androsova V. I., Chirva O. V., Ignatenko R.V.

Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Russia

e-mail: vera.androsova28@gmail.com, tchirva.olga@yandex.ru

The aim of this study is to measure the parameters of the water regime (water holding capacity, water saturation, water absorption and water loss rates) of *Lobaria pulmonaria* thalli at different ontogenetic stages. The thalli of early ontogenetic stages are characterized by higher water saturation and water absorption rate. Changes in the values of water regime parameters of thalli in different habitat conditions were analyzed.

Key words: *Lobaria pulmonaria*, specific thallus mass, water holding capacity, thallus water saturation, rate of hydratation.

**УЛЬТРАСТРУКТУРА ЭМАЛИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА
БЕЛИЧЬИ (RODENTIA, SCIURIDAE)**

Арасланов И. Ф.

Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: ilnuraraslanov@gmail.com

Прочность и износостойкость постоянно растущих резцов у грызунов (Rodentia) во многом определяется гистологическим строением и химическим составом их эмалевого слоя. Основным укрепляющим эмаль элементом является железо (Dumont et al., 2014; Selvig, Halse, 1975; Мoya-Costa, 2004). В кроновых группах семейства беличьих наблюдается снижение содержания данного элемента (Арасланов, 2018), что не может не вызвать вопрос о наличии альтернативных механизмов укрепления эмалевого слоя. Для ряда групп животных гистологическое строение эмали резцов было определено как таксоноспецифический признак (Koenigswald, 2004; Koenigswald, Kalthoff, 2007). В настоящей работе представлены новые сведения об особенностях гистологического строения эмали резцов современных беличьих.

Целью нашего исследования было изучение особенностей ультраструктуры эмали резцов современных беличьих. Были поставлены следующие задачи: 1) получить изображения эмалевых слоев; 2) провести морфометрические измерения эмалевых структур; 3) описать особенности гистологического строения эмали подсемейств беличьих.

Нами были изучены слои эмали 8 экз. нижних резцов взрослых особей 8 представителей трех подсемейств беличьих: гигантских белок (*Ratufinae*), прекрасных белок (*Callosciurinae*) и наземных беличьих (*Xerinae*). Экземпляры изучались с применением растрового электронного микроскопа (SEM). Были проведены морфометрические измерения структур эмалевого слоя зуба.

Относительная толщина эмали варьирует в пределах от 2.55% (*Ratufa bicolor*) до 8.11% (*Sciurotamias davidianus*). Эмаль резцов беличьих представлена унисериальным типом. Для большинства рассмотренных видов были характерны внутренний слой из групп Гюнтера-Шрегера и наружный из радиальной эмали, однако у некоторых (*Tamias sibiricus*, *Urocitellus parryi*) наблюдался также слой радиальной эмали, предстоящий слою с группами Гюнтера-Шрегера, а у *Ratufa bicolor*, помимо этого, на крайней стенке отсутствовал наружный слой радиальной эмали. Общая толщина радиальной эмали варьировала в пределах от 7% (*Sciurotamias davidianus*) от толщины всего слоя до 63% (*Urocitellus parryi*). У некоторых видов соотношение радиальной эмали к унисериальной по мере движения от передней стенки эмали к крайней увеличивалось в 6.54 раза (*Otospermophilus becheyi*), а у других уменьшалось в 1.98 раза (*Sciurotamias davidianus*). Угол между перекрещивающимися призмами в эмали зубов беличьих находится в промежутке от 80° (*Spermophilus citellus*) до 100° (*Callosciurus pygerithrus*). Необходимо отметить, что для некоторых видов характерно выпрямление призм относительно оси, перпендикулярной границе слоя, по мере движения от передней стенки эмали к крайней: *Tamias sibiricus*, *Sciurotamias davidianus*, *Ratufa bicolor* и *Otospermophilus becheyi*; а для других видов — приобретение большего угла наклона: *Spermophilopsis leptodactylus*, *Callosciurus pygerithrus*, *Spermophilus citellus* и *Urocitellus parryi*.

ENAMEL ULTRASTRUCTURE OF SCIURIDS (RODENTIA, SCIURIDAE)

Araslanov I. F.

Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia

e-mail: ilnuraraslanov@gmail.com

We present the results of the morphometric comparison of the enamel structures of the lower incisors in species of three Squirrel subfamilies reflecting the peculiarities of their feed. We also provide descriptions of the cutter tooth enamel for each studied representative of the subfamily based on the obtained data.

Key words: *Sciuridae*, enamel ultrastructure, incisor tooth structure.

ЗИМНЯЯ СПЯЧКА ЖИВОТНЫХ В КРИОЛИТОЗОНЕ

Ахременко А. К.¹, Ахременко Я. А.²¹ Институт биологических проблем криолитозоны ЯНЦ СО РАН, г. Якутск, Россия² Медицинский институт СВФУ им М.К. Аммосова, г. Якутск, Россияe-mail: naukamed@mail.ru

Спячка сусликов и сурков на Северо-Востоке России и Аляске протекает при температуре ниже 0 °С. Так, у *Urocitellus undulatus* в Центральной Якутии, гнездовые камеры в основном расположены на глубине 50–120 см. После промерзания грунта до вечной мерзлоты температура на этом горизонте снижается до минус 6–8 °С. Отрицательные температуры сохраняются до июня. В Верхоянском районе глубина залегания камер *Urocitellus parryi* составляет 30–70 см. Температура на этих горизонтах опускается до минус 15–20 °С. Отрицательные температуры сохраняются до июля (Винокуров, 1971).

Впервые, спячка при 0 °С наблюдалась у *U. parryi* на Аляске. В искусственных норах, в которых зимой температура опускалась до минус 8–9 °С, на поверхности тела сусликов регистрировалась температура –4.4 °С (Mayer, 1956). Отечественные исследователи (Некипелов, Пешков, 1958; Пауллер, 1959) при раскопках нор *U. undulatus* в Забайкалье и в искусственных норах показали, что температура «оболочки» тела понижается до минус 1–2° при температуре среды минус 3–5°. Позже примерно в тех же условиях было продемонстрировано (Носк, 1960), что ректальная температура у сусликов Аляски снижается до –1.3°, в то время как оральная остается в области положительных значений — от 0.5 до 2°. Н. В. Ипатьева (1968) установила, что *U. undulatus* из Иркутской области, по устойчивости к охлаждению превосходят другие виды — *Spermophilus pygmaeus*, *S. major*, *S. suslicus*. В опыте, при температуре среды от –5 до –3 °С, температура в ректуме у длиннохвостых сусликов могла снижаться до –1 °С, а другие виды либо выходили из спячки, либо погибали.

В своей работе мы содержали в виварии *U. u. jacutensis* при –2 °С. Измерения проводили в середине спячки. Ректальная температура оказалась равной 0.1±0.02 °С, оральная — 0.6±0.1 °С, внутри черепной коробки она оказалась равной 1.3±0.2 °С при минимальной 0.7 °С (Ахременко, 1981). В других опытах, когда животные гибернаровали в диапазоне от –3 до –5 °С, температура в межлопаточной области не превышала –1 °С, а ректальная была в пределах минус 1.5–2° (Ануфриев, Ахременко, Архипов, 1986).

Позднее Barnes (1989) показал возможность переохлаждения сусликов Аляски в спячке при –4.3 °С, температура в брюшной полости менялась от –2.9 до –1.1 °С.

На зиму суслики забивают вход в нору земляными пробками. При этом в гнездовой камере содержание кислорода снижается до 10%, а концентрация

углекислого газа возрастает до 9–12% (Baudinette, 1974; Ахременко, 1981; Kuhnen, 1986). Поэтому было бы интересным определить состояние организма в спячке при температуре среды ниже минус 10 градусов и в гипоксии-гиперкапнической среде. Предполагалось (Williams, Raush, 1974), что *U. parryi* и *Marmota broweri* смогли бы переносить понижение температуры до –12 и –25 °С соответственно и при 13% углекислого газа в гнездовой камере. Такой эксперимент существенно расширил бы представления о жизнедеятельности зимоспящих в пограничных для жизни условиях среды.

WINTER HIBERNATION OF ANIMALS IN THE CRYOLITHOZONE

Akhremenko A. K.¹, Akhremenko Ya. A.²

¹*Institute of the Biological Problems of Cryolithozone of the Yakutsk Scientific Center
SB RAS, Yakutsk, Russia*

²*Ammosov Medical Institute of the North-Eastern Federal University, Yakutsk, Russia
e-mail: naukamed@mail.ru*

The hibernation of Ground squirrels in the northeast of Russia and Alaska is discussed. We present data on the temperature in burrows and the body temperature of animals of different species in different seasons of the year. Also, data on the temperature of different body parts of *Urocitellus undulatus jacutensis* was obtained during the study of the hibernation process in a vivarium.

Key words: *animal hibernation, Urocitellus, Spermophilus, animal body temperature.*

ПОЛОВОЕ СОЗРЕВАНИЕ И ФОРМИРОВАНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНО-РЕПРОДУКТИВНЫХ ГРУПП САМЦОВ МАЛОЙ ЛЕСНОЙ МЫШИ ПРИ РАЗЛИЧНОЙ ПЛОТНОСТИ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

Боков Д. А.

*Оренбургский государственный медицинский университет, г. Оренбург, Россия
e-mail: cell-tissue.bokov2012@yandex.ru*

Половое созревание самцов связано с органо дифференцировкой половых и аксессуарных желёз, становлением взаимоотношений в гипоталамо-гипофизарно-гонадной функциональной системе, насыщением биологического информационного поля воспринимаемыми животным половыми сигналами (рецепторы в вомероназальном органе, вероятно, в железе третьего века (гардерова железа),

мелкоклеточных ядрах и мелкоклеточных зонах серого перивентрикулярного вещества, преоптической зоны и супрахиазматического ядра гипоталамуса).

Очевидно, половое созревание, имеет модулируемый характер и конкретное направление адаптации его онтогенетических параметров. Основные факторы здесь — структурные и количественно-плотностные изменения популяционных процессов, а также условия пространственного распределения зверьков. Возникает вопрос о причинах регуляторного потенциала полового созревания в формировании групп размножающихся самцов, а также о механизмах и условиях ограничения полового созревания самцов или об исключении половозрелых самцов из состава групп, поддерживающих воспроизводство. Вероятно, речь идет о самостоятельных функционально-репродуктивных группах самцов, соотношение и частоты которых в популяции отражают тонкую настройку динамики размножения для оптимизации или поддержания численности.

Цель настоящей работы — обосновать функционально-репродуктивную структуру элементарных популяций малой лесной мыши по распределению групп размножающихся и не размножающихся самцов, как соответствующую данным величинам относительного обилия животных; верифицировать морфофункциональные критерии этапов органо дифференцировки семенников в определении уровня полового созревания самцов; показать направления изменчивости функционально-репродуктивной структуры популяций и их экологические причины.

Выборки малой лесной мыши формировали в двух различных по степени напряженности неблагоприятных факторов территориях: импактные местообитания — санитарно-защитная зона Оренбургского газзавода (СЗЗ ОГПЗ); интактные — Саракташский район Оренбургской области. Зверьков отлавливали и учитывали в лесополосах методом линейного трансекта с использованием давилок Геро и стандартной приманки. Всего отработано ловушко-суток: в СЗЗ ОГПЗ — 2325, в контроле — 1073. Относительное обилие зверьков на сравниваемых территориях достоверно различалось: 27.0 ± 1.1 ос./100 лов.-сут. (СЗЗ ОГПЗ) и 43.8 ± 2.0 ос./100 лов.-сут. (контроль) ($t = 9.48 > t_{0.001} = 3.29$, $p < 0.001$). При этом соотношение полов было сравнимым: в СЗЗ ОГПЗ искомая пропорция — 1.1/1, на фоновой территории — 1.3/1 ($\chi^2 = 1.11 < \chi^2_{0.05} = 7.88$, $p > 0.05$). Всего отловлено 246 самцов в импакте и 165 самцов в интакте. Также дисперсионный анализ показал, что относительное обилие в СЗЗ ОГПЗ было стабильно низким в течение года, а в контроле сильно варьировало в зависимости от сезона (пик весной и в начале лета). Для гистологических исследований материал (семенники) подвергли стандартной обработке. Серийные тотальные срезы окрашивали гематоксилином Майера и золином.

Развитие семенников малой лесной мыши в процессе полового созревания проходит ряд этапов. При этом сначала происходит становление взаимоотношений между фолликулярным эпителием и диффероном половых клеток, затем дифференцировка клеток Сертоли и начало сперматогенной активности (появление сперматогоний, их пролиферация, появление гигантских отторгающихся сперматоцитов), активация клеток Лейдига и начало синтеза андрогенов, уве-

личение доли функционально активных клеток Лейдига, наконец, становление сперматогенеза и появление сперматозоидов.

Учитывая морфогенетические процессы в семенниках, можно выделить шесть морфофункциональных этапов (состояний) развития половых желёз: эмбриональный, незрелый, этап начала сперматогенной активности, этап активного заполнения канальцев сперматогенными клетками при отсутствии зрелых сперматозоидов, этап интенсивного сперматогенеза с завершённым циклом развития половых клеток (половозрелый этап), семенник с регулируемой блокадой сперматогенеза.

Каждый из выделенных этапов развития семенников можно соотносить для одновозрастных самцов с их функционально-репродуктивной группой. Это возможно, так как распределение по данным группам в популяциях с разной плотностью различается. Частоты накапливаются по-разному, что соответствует разной длительности периода онтогенеза, когда в семеннике определяется конкретный этап его развития. Так, на фоновой территории соотношение между группами самцов выровнено, их доли накапливаются практически на одном уровне. Здесь же формируется значимая доля самцов (16.0±4.1%) с блокадой полового созревания (канальцы запустели, клетки Лейдига не дифференцированы). Такое распределение долей свидетельствует о последовательном, поэтапном, «медленном» половом созревании самцов в популяции с высокой плотностью. В техногенной зоне в два раза больше (по сравнению с контролем) половозрелых самцов (40.3±5.8%) и столько же самцов с незрелыми семенниками, но в 4 раза меньше зверьков, у которых наблюдается начало сперматогенной активности (6.9±3.0%) и совсем не вылавливались зверьки с активным становлением сперматогенеза (subadultus). В данной зоне нет самцов с блокадой сперматогенеза. Это свидетельствует о быстром скачкообразном переходе неполовозрелых самцов в группу половозрелых, что соответствует их более быстрому половому созреванию в зоне с низкой плотностью населения. Различия достоверны для $\chi^2 = 37.27 > 20.52$; $df = 5$; $p \leq 0.001$.

SEXUAL DEVELOPMENT AND CLUSTERING INTO REPRODUCTIVE GROUPS IN THE PYGMY WOOD MOUSE MALES AT DIFFERENT DENSITIES OF ELEMENTARY POPULATIONS

Bokov D. A.

Orenburg State Medical University, Orenburg, Russia

e-mail: cell-tissue.bokov2012@yandex.ru

Histological, morphometric and population statistics methods have been employed to verify reproductive clustering in *Apodemus uralensis* males in elementary populations. Cumulative frequencies of different reproductive groups have been studied in populations with high and low density. In population with the high density, the frequencies were accumulated steadily in different reproductive groups (proving

slow sexual development). In population with the low density, the frequencies were accumulated in the groups of males with immature and sexually mature testicles and were less present in intermediate groups. These findings prove quick sexual development in the population with the low density.

Key words: *Pygmy wood mouse, males, sexual development, reproductive clustering, population density.*

ПРЕДПОЧТЕНИЕ ЗАПАХОВ (КОНСПЕЦИФИК VS НОНСПЕЦИФИК) НА ПРИМЕРЕ ДВУХ ВИДОВ МЫШЕЙ РОДА *APODEMUS*

Большакова Н. П.

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

e-mail: redest@mail.ru

Для млекопитающих запаховые сигналы являются важнейшим компонентом биологического сигнального поля. Запахи конспецификов могут повлиять на характер использования пространства особями в популяции, сокращая траты на прямую охрану территории (Тумасьян, Щипанов, 2013). У полевой и желтогорлой мышей реакция на запахи конспецификов и нонспецификов при совместном обитании может служить способом избегания агрессивных столкновений между отдельными особями (Simeonovska-Nikolova, 2007). Для полевой (*Apodemus agrarius*) и восточноазиатской (*A. peninsulae*) мышей, отличающихся высокой внутривидовой агрессивностью (Золотарев, 1983; Potarov et al., 2014), запаховые сигналы нонспецификов могут быть не менее важны для снижения уровня агрессии между особями разных видов. Ареалы *A. agrarius* и *A. peninsulae* перекрываются на достаточно большой территории, и в районе исследований их синтопическое обитание отмечалось неоднократно (Кравченко, 1999; Большакова, 2010). Вместе с тем сообщества мышевидных грызунов включают также и виды лесных (*Clethrionomys*) и серых полевков (*Microtus*), что обуславливает актуальность вопроса о том, запаховые сигналы каких видов вызывают больший интерес у особей полевой и восточноазиатской мышей.

Цель настоящего исследования — оценка запаховых предпочтений двух видов мышей р. *Apodemus* — полевой (*A. agrarius*) и восточноазиатской (*A. peninsulae*).

Материал был собран в конце июня–начале июля 2018 г. в г. Томске и его окрестностях. Отловленных зверьков помещали в одинаковые пластиковые садки, в качестве подстилки использовали опилки, материалом для гнезда служила

хлопковая вата. Корм (очищенный овес, яблоки) и вода предоставляли в неограниченном количестве.

Предпочтение запахов изучали в специальной установке, представляющей собой круглый пластиковый контейнер, в днище которого на равном расстоянии друг от друга были проделаны 6 отверстий. В отверстия установлены трубки (диаметром 1 см, не позволяющим животным проскользнуть в трубку), незначительно возвышающиеся над уровнем пола контейнера и ведущие в емкости с запаховыми образцами. Образцы запахов собирали в день тестирования из домашних садков взрослых самцов 5 видов: полевая мышь, восточноазиатская мышь, красная полевка (*Clethrionomys rutilus*), красно-серая полевка (*C. rufocanus*) и пашенная полевка (*Microtus agrestis*). Контрольным шестым запаховым образцом служили чистые опилки.

На время исследования испытуемое животное помещали в установку, прикрывали прозрачной крышкой, и в течение 5 мин. вели видеозапись поведения. Тесты проводились в утреннее время, с 7.00 до 11.00. Запаховые предпочтения оценивали по количеству времени, затраченного тестируемым животным на обнюхивание отверстия каждой трубки, т. е., на обследование образцов запахов разных видов. Всего было обследовано 3 взрослых самца полевой мыши и 3 взрослых самца восточноазиатской. Просмотр видеозаписей осуществляли в программе RealTimer (ООО «НПК Открытая Наука»). Статистические различия оценивали с помощью теста Манна-Уитни.

Результаты показали, что самцы полевой мыши не демонстрируют ярко выраженных предпочтений в изучении запаха того или иного вида, хотя отмечена тенденция к более выраженному исследованию контрольного образца — из чистых опилок. Самцы восточноазиатской мыши достоверно также не выделяли какой-либо запах, однако наименьшее время затрачивали на исследование запахового образца конспецификов и некоторое предпочтение отдавали нейтральному запаху (чистые опилки), а также запаху красной полевки и полевой мыши.

Рядом исследователей отмечена высокая экологическая пластичность полевой мыши, гемисинантропного вида, что и помогает ей в освоении городской среды (Москвитина и др., 2004; Агулова и др., 2010, 2011; Тихонова и др., 2012; Андреевских, 2012). Экологическая пластичность предполагает не только известную лабильность вида в плане биотопических, пищевых предпочтений, но и определенный уровень поведенческой толерантности к видам-соседям. Полевые мыши могут достаточно продолжительное время обитать в привлекательных для них человеческих постройках (как овощебазы) совместно с домовою мышью (Тихонова и др., 2012). В то же время показано, что резкий запах особей домовою мыши влияет на фертильность самок восточноевропейской полевки, другого гемисинантропного вида (Котенкова, Осадчук, 2010).

В дальнейшем предполагается сопоставить полученные результаты с данными по прямой агрессии, полученными в тесте «парное ссаживание» для тех же особей полевой и восточноазиатской мыши.

SCENT PREFERENCE (CO-SPECIFIC VS NON-SPECIFIC) ON THE EXAMPLE OF TWO MICE SPECIES (*APODEMUS*)

Bolshakova N. P.

Tomsk National State Research University, Tomsk, Russia

e-mail: *redest@mail.ru*

We studied the reactions of male individuals of two mice species (*Apodemus agrarius* and *A. peninsula*) to samples of the scents of males of 5 species: *Apodemus agrarius*, *A. peninsula*, *Clethrionomys rutilus*, *C. rufocanus*, *Microtus agrestis*. The sixth control scent sample was clean sawdust. The *A. agrarius* males did not demonstrate any pronounced preference as to the scent of which species to study. The *A. peninsula* males did not distinguish any scent either but spent the least time studying the scent sample of the co-specific species.

Key words: *ethology, scent signals, rodents.*

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОМОРФОЛОГИЯ: ПОДХОДЫ И МЕТОДЫ (НА ПРИМЕРЕ ГРЫЗУНОВ)

Васильева И. А., Васильев А. Г.

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

e-mail: *via@ipae.uran.ru*

Экологическая морфология (Алеев, 1986) обычно нацелена на изучение морфологических адаптаций представителей разных жизненных форм, связанных с их образом жизни (древесный, водный, воздушный, подземный, наземный и др.) и обеспечивающих возможность освоения ими разных сред и экологических ниш. Однако в рамках популяционной морфологии (Яблоков, 1966, 1987) и эволюционной экологии (Шварц и др., 1968; Шварц, 1969, 1980) изучали морфофизиологические особенности представителей разных структурно-функциональных групп внутри популяций: самцов и самок, разных возрастных групп, представителей разных морф и биотипов (Васильев, 1996, 2005). В последние годы появились исследования, в которых рассматриваются функциональные признаки (Mouillot et al., 2014; Anderson et al., 2014; Farré et al., 2015), позволяющие характеризовать приспособленность популяций и сообществ к локальным условиям.

Все морфологические исследования в той или иной степени являются экоморфологическими и тесно связаны с оценкой влияния средовых факторов на морфогенез организмов. Ранее мы предложили особый популяционно-ценотический подход (Васильев и др., 2018) для изучения сопряженной изменчивости ценопопуляций симпа-

трических видов животных, относящихся к одному таксоцелу (совокупности близкородственных видов, являющихся фрагментом сообщества), позволяющий оценить проявления взаимных коэволюционных перестроек морфогенеза (Thompson, 1999). Мы предлагаем в рамках развиваемого нами популяционно-ценотического подхода расширить возможности функциональной интерпретации адаптивных морфологических изменений. Фактически речь идет о дополнении метода морфофизиологических индикаторов особыми индексами, характеризующими определенные функциональные возможности морфоструктур. В частности, могут быть использованы морфофункциональные мандибулярные индексы, отражающие особенности способа обработки пищевых объектов, а также индексы складчатости жевательной поверхности щёчных зубов, характеризующие их режущую способность. Параллельно можно использовать методы геометрической морфометрии (Rohlf, Slice, 1990; Zelditch et al., 2004; Васильев и др., 2018) для характеристики изменчивости формы нижней челюсти и конфигурации жевательной поверхности зубов, которые также допускают как морфогенетическую, так и функциональную интерпретацию различий. Для того, чтобы подчеркнуть необходимость группового (популяционного) анализа функциональных адаптивных переключений морфогенеза в локальных природных и/или лабораторных условиях, предлагаем назвать данное направление исследований *популяционной экоморфологией*.

Рассмотрим некоторые примеры популяционных экоморфологических исследований для грызунов. В популяции красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus*) при изучении хронографической изменчивости формы третьего верхнего щёчного зуба (МЗ) в Висимском заповеднике на фазах пика и депрессии численности выявлена разная морфогенетическая реакция самцов и самок. Изменчивость формы рисунка жевательной поверхности МЗ анализировали по 20 ландмаркам на цифровых фотографиях методами геометрической морфометрии. В аллохронных выборках из висимской популяции красно-серой полевки выявлено резкое переключение морфогенеза зуба на фазах депрессии и пика численности. Полигоны изменчивости канонических ординат самцов на обеих фазах численности существенно разобщены в общем морфопространстве и не перекрываются. Полигоны самок из выборок на разных фазах численности тоже смещены относительно друг друга, но частично перекрываются. Фактически форма зубов у самцов и самок оказалась различна, что указывает на их трофическую специализацию. На фазе депрессии численности заметно усиливается половой диморфизм по конфигурации МЗ, который на фазе пика численности выражен меньше.

Полученные результаты согласуются с принципом компенсации Ю. И. Чернова на внутривидовом уровне. В неблагоприятных условиях на фазе депрессии численности по морфофункциональным свойствам зуба, связанным с трофической функцией, самки и самцы компенсаторно расходятся, формируя подобие двух, а на разных фазах — трех специализированных в трофическом отношении морф («эковидов») и компенсируя в сообществе роль других видов — потребителей трофических ресурсов, имеющих низкую численность. В относительно благоприятных условиях на пике численности морфофункциональные

различия между полами, обусловленные разной формой щёчных зубов, почти нивелируются, но реализуется иная, чем при депрессии численности, программа морфогенеза зубов. Последнее позволяет данному виду компенсаторно изменить морфофункциональные свойства зубов и связанные с этим трофические возможности и предпочтения на фазе пика численности, обеспечивая для вида и сообщества потребление другого спектра ресурсов. Тем самым происходит переключение морфогенеза, обеспечивающее смену инструментальных возможностей вида при предварительной механической обработке кормовых объектов.

Форма нижней челюсти грызунов также отражает трофическую специализацию видов. При сравнении изменчивости формы нижней челюсти самцов и самок в одних и тех же ценопопуляциях двух синтопно обитающих видов — рыжей полевки и малой лесной мыши в оренбургском таксоценозе грызунов — также обнаружена способность компенсаторно переключать морфогенез на фазах депрессии и пика численности. В холодное и дождливое лето 1986 г. при низкой численности у обоих видов наблюдался хорошо выраженный половой диморфизм нижней челюсти, отражающий компенсаторную трофическую специализацию самцов и самок, а в теплое лето 2015 г. с умеренными осадками при высокой численности — половые различия почти нивелировались. Параллелизм морфогенетической реакции обоих симпатрических видов отражает их высокий коэволюционный потенциал, несмотря на существенную филетическую удаленность. Полученные результаты позволяют иначе взглянуть на феномен разной степени проявления полового диморфизма и его роль в популяционной экоморфологии и эволюционной синэкологии.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН и частичной финансовой поддержке Комплексной программы УрО РАН (проект № 18-4-4-28).

POPULATION ECOMORPHOLOGY: APPROACHES AND METHODS (ON THE EXAMPLE OF RODENTS)

Vasil'eva I. A., Vasil'ev A. G.

Institute of Plant and Animal Ecology Ural Branch of RAS, Ekaterinburg, Russia

e-mail: via@ipae.uran.ru

We discuss a new area in ecological morphology called population ecomorphology which is aimed at carrying out the complex analysis of functional adaptive switching of a morphogenesis in local natural and/or laboratory conditions on the basis of methods of a geometric morphometrics. We also consider some functional morphometric and morpho-physiological indices allowing direct or indirect functional interpretation of adaptive morphological variability of a shape of the mandible and a configuration of a chewing surface of teeth in rodents.

Key words: *ecomorphology, geometric morphometrics, functional features.*

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФИЗИОЛОГИИ КОЖНОГО ТРАНСПОРТА ЧЕТЫРЕХ ВИДОВ АМФИБИЙ F. RANIDAE

Гурвич А. Н.

Уральский Федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: pignifnif@yandex.ru

На характеристику транспорта и электрофизиологических параметров кожи амфибий оказывают влияние не только внешние условия, но и такие особенности как наличие микротрубочек или содержание белков (Крутецкая, Мельницкая, 2006, 2015), так же, как видовая специфика (Слоним, 1971), генетический полиморфизм (Вершинин 2006, 2008), географическая приуроченность. Известно, что физиологические параметры кожи амфибий разнятся в зависимости от возраста, пола, сезона исследований и ряда других особенностей, которые необходимо учитывать при планировании экспериментальных исследований (Lodi et al., 1993; Gurvich, 2018).

Целью настоящей работы являлось изучение трансмембранного транспорта дорзального и вентрального лоскутов кожи каждого из исследуемых видов амфибий и сравнительный анализ видовой специфики четырех представителей сем. Ranidae — остромордой, сибирской, травяной, озерной лягушек: *Rana arvalis* (Nilsson, 1842), *R. amurensis* (Boulenger, 1886), *R. temporaria* (Linnaeus, 1758), *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771).

Для проведения экспериментов были отловлены взрослые животные из природных популяций. В ходе экспериментов исследовались кожа брюшка (вентральный лоскут) и кожа спинной стороны (дорзальный лоскут). Лоскуты срезали и помещали в камеру Уссинга «World Precision Instruments, Inc» (Германия) с диаметром внутреннего отверстия 6 мм. Камеру заполняли раствором Рингера, для холоднокровных.

Опыты проводили при комнатной температуре (22–23 градуса по Цельсию). С помощью установки Уссинга фиксировали следующие величины — I_{sc} (ток короткого замыкания), PD (разность потенциалов) для каждого лоскута кожи. Статистический анализ проводили с применением ANOVA и t-критерием Стьюдента в Statistica 6.0.

Полученные данные показывают, что значение I_{sc} — активного кожного транспорта Na^+ увеличивается в ряду *R. amurensis* > *R. temporaria* > *P. ridibundus* > *R. arvalis*, в то время как значения PD (пассивного транспорта в коже), увеличиваются в следующем ряду — *R. amurensis* > *Pelophylax ridibundus* > *R. temporaria* > *R. arvalis*.

Приведенные отличия физиологических характеристик кожи сибирской лягушки от остальных хорошо согласуются с экологической спецификой исследуемого вида. Возможно, специфика физиологических параметров кожного транспорта определяет узкий диапазон экологических преферендумов и лимитирует распространение *R. amurensis* границей восточного склона Уральских

гор. Можно заключить, что сравнительно невысокий уровень эпителиального транспорта отражает стратегию *R. amurensis* — экономного расходования ресурсов и энергии, результатом которого является стенотопность вида. *R. arvalis* обладает энергетически более затратным вариантом, обеспечивающим высокие значения PD и I_{sc}, свидетельствующие о высоких значениях активного кожного транспорта, обеспечивающего ее эвриотопность.

Благодарности: исследование поддержано программой 211 Правительства Российской Федерации, соглашение № 02.А03.21.0006.

COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF PHYSIOLOGY OF SKIN TRANSPORT OF FOUR AMPHIBIAN SPECIES F. RANIDAE

Gurvich A. N.

Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia

e-mail: pignifnif@yandex.ru

Research of amphibian skin physiological parameters in Middle Urals using Ussing chamber system has not previously been conducted that is why the presented results are up-to-date and new. We made comparative analysis of examined parameters of the skin ventral and dorsal pieces in the studied species (*R. arvalis* and *R. amurensis*, *R. temporaria*, *Pridibundus*), which allowed to establish the presence of significant differences in the values of the potential difference and the «short circuit current».

Key words: *Ranidae, skin transport, Middle Urals.*

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ГЕПАТОЦИТОВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (INSECTIVORA, RODENTIA) ИЗ ПРОМЫШЛЕННЫХ РАЙОНОВ УРАЛА

Давыдова Ю. А., Нестеркова Д. В., Мухачева С. В.

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

e-mail: davydova@ipae.uran.ru

Исследование морфологических изменений органов и тканей позвоночных животных — один из высокорелевантных методов индикации промышленного загрязнения и оценки токсического риска для наземных и водных экосистем (Au, 2004; Binkowski et al., 2013; Tête et al., 2014; Bernabò et al., 2017). Среди микроморфологических изменений особое место занимают гистопатологии — существенные

и визуально различимые перестройки ткани. Однако гистопатологии — удобный, но не единственный объект морфологических исследований, им предшествуют изменения на клеточном уровне, которые можно распознавать только методами морфометрии. Благодаря этому морфометрические показатели клеток и тканей используют в медицинской практике и эксперименте в качестве диагностических: например, высокие значения ядерно-цитоплазматического отношения, изменчивости размеров ядер и клеток считают надежными симптомами патологических (компенсаторных) изменений (Popescu et al., 2012; Jarrar, Taib, 2012); изменения морфометрических признаков клеток — «предвестниками» стресса, вызванного промышленным загрязнением, и его биомаркерами (Гайдаш, Климацкая, 2004; Sánchez-Chardi et al., 2009; Шинкаренко, Савченко, 2015). В то же время широкое использование морфометрии затрудняет отсутствие для большинства видов сведений о естественной изменчивости признаков, связанной с полом, возрастом, репродуктивным статусом и др. Информации об изменчивости морфометрических признаков у животных из природных популяций, обитающих на загрязненных территориях, недостаточно.

Цель работы — оценить влияние промышленного загрязнения на морфометрические признаки гепатоцитов мелких насекомоядных млекопитающих и грызунов. Исследовали печень и гепатоциты (преобладающий тип клеток) четырех видов: обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*), европейского крота (*Talpa europaea*), рыжей полевки (*Myodes glareolus*), малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis*).

Животных разного пола и репродуктивно-возрастного статуса ($n = 117$) отлавливали живоловками в районах воздействия атмосферных выбросов крупных медеплавильных заводов Среднего и Южного Урала (Среднеуральского, Кировградского и Карабашского). Фоновые участки располагали в 20–30 км от заводов, импактные — в 1–4 км. Для кротов импактными считали участки, удаленные от завода на 7–10 км, т. к. вблизи предприятий вид отсутствует (Нестеркова, 2014). У насекомоядных различали молодых неполовозрелых и взрослых половозрелых особей, у грызунов — сеголеток (неполовозрелых и половозрелых) и перезимовавших животных. Абсолютный возраст кротов определяли по методике Г. А. Клевезаль (Klevezal, 2017). В печени измеряли концентрацию Cd — одного из самых гепатотоксичных металлов. Для микроморфологического исследования печеночной ткани готовили срезы и с помощью микроскопа, камеры (Leica Microsystems, Германия) и ПО ImageScope M (Россия) получали их изображения. У одноядерных гепатоцитов (100 клеток на особь) измеряли максимальный и минимальный диаметры проекции ядра на плоскость и площадь проекции клетки на плоскость, затем вычисляли площадь ядра, цитоплазмы и ядерно-цитоплазматическое отношение. Плотность упаковки гепатоцитов (число клеток на единицу площади) оценивали в 10 полях зрения (каждое — 100 тыс. мкм²). Наличие гистопатологий не принимали во внимание. Для оценки влияния пола, репродуктивно-возрастного статуса животных и уровня (зоны) промышленного загрязнения на показатели использовали рандомизационный

тест ANOVA, для анализа связей между индивидуальными уровнями накопления кадмия в печени и морфометрическими признаками гепатоцитов — коэффициент ранговой корреляции Спирмена.

Ни у одного из видов индивидуальные уровни накопления Cd в печени не связаны с морфометрическими признаками гепатоцитов. Другие авторы также отмечали отсутствие корреляций между накоплением тяжелых металлов и гистопатологиями печени (и других органов), объясняя это высокой индивидуальной изменчивостью, особенностями диеты животных, мозаичностью загрязнения и эффектами взаимодействия (синергетического / антагонистического) загрязняющих веществ (Lindén et al., 2003; Pereira et al., 2006). На ядерно-цитоплазматическое отношение не влиял ни один из исследуемых факторов. Плотность упаковки гепатоцитов у большинства видов не зависела от пола, но была связана с репродуктивно-возрастным статусом животных: у молодых неполовозрелых бурозубок ($F(1, 18) = 6.3, p < 0.05$), кротов ($F(1, 26) = 5.1, p < 0.05$) и мышей ($F(2, 36) = 7.7, p < 0.01$) она была выше по сравнению со взрослыми половозрелыми животными.

Влияние промышленного загрязнения на плотность упаковки гепатоцитов обнаружено только для европейского крота: на фоновых участках она оказалась выше, чем на импактных ($F(1, 26) = 7.2, p < 0.05$). Высокая продолжительность жизни и плотоядность крота (более длительный контакт с загрязнителями, больше поступление) могут объяснять и в несколько раз больший по сравнению с грызунами и бурозубками уровень накопления токсикантов (Нестеркова и др., 2014) и более высокие шансы обнаружения токсических эффектов у этого вида.

MORPHOMETRIC PARAMETERS OF THE HEPATOCYTES OF SMALL MAMMALS (INSECTIVORA, RODENTIA) FROM INDUSTRIAL DISTRICTS OF THE URALS

Davydova Yu. A., Nesterkova D. V., Mukhacheva S. V.

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

e-mail: davydova@ipae.uran.ru

We studied the morphometric characteristics of hepatocytes as cell biomarkers of industrial pollution in small mammals (*Sorex araneus*, *Talpa europaea*, *Myodes glareolus*, *Sylvaemus uralensis*) inhabiting the vicinity of large copper smelters. In *T. europaea*, a higher density of hepatocyte packing was found in the control sites than in the impact ones. The level of toxicant accumulation in *T. europaea* was several times higher in comparison with that of the rodents and shrews because of the higher duration of life and creophagy.

Key words: liver, hepatocytes, morphometry, small mammals, heavy metals.

О СТРУКТУРНЫХ КРИТЕРИЯХ НАРУШЕНИЯ ГИСТОГЕНЕЗА В ЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПРИ ОЦЕНКЕ ВЛИЯНИЯ ТОКСИКОГЕННЫХ ФАКТОРОВ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Дёмина Л. Л.¹, Шевлюк Н. Н.², Шудобаева Д. К.², Боков Д. А.²

¹*Оренбургский государственный педагогический университет, г. Оренбург, Россия*

²*Оренбургский государственный медицинский университет, г. Оренбург, Россия*

e-mail: cell-tissue.bokov2012@yandex.ru

Возрастание напряжения в окружающей среде тератогенных факторов является постоянным фактом экомониторинга. Тератогенез характеризуется сложным патогномичным комплексом нарушения морфогенеза, обусловленным дисрегуляцией структурных процессов на разных уровнях: клеточном, тканевом, органном, на уровне систем органов. В основе повреждения механизмов становления пространственной организации организма, роста и дифференцировки структур лежат новые условия информационно-метаболических градиентов в развивающемся организме: новое распределение сигнальных молекул, цитокиновых факторов (факторы роста, интерлейкины, колониестимулирующие факторы), нарушение экспрессии молекул клеточной адгезии, измененное состояние макромолекулярного комплекса экстрацеллюлярного матрикса.

Тератогенез всегда приводит к снижению жизнеспособности или нежизнеспособности развивающегося организма.

Аномалии развития или уродства, как правило, являются причиной гибели эмбрионов, плодов или новорожденных животных. Практический интерес представляет отдаленное тератогенное действие токсических веществ, распространенных в окружающей среде, в том числе и в следовых количествах. Отдаленное действие — это влияние на потомство животных, которые непосредственно испытали токсическое поражение. При этом нарушаются параметры репродукции (доля животных, способных размножаться; количество новорожденных на одну самку; доля погибших новорожденных и др.). Популяционный анализ тератогенеза при массовых обследованиях требует установления конкретных причин гибели новорожденных при действии конкретных ксенобиотиков (формальдегида, соединений шестивалентного хрома, бензола, сероводорода и др.). Критериями патогномичного комплекса факторов нежизнеспособности новорожденных являются объем, интенсивность, направление гисто-, орган-, системогенеза, уровень дифференцировки структур. Наконец, факты эмбриотипии при сохранении ранних признаков развития на более поздних его этапах.

Цель работы — показать факты эмбриотипии у плодов и новорожденных мелких млекопитающих при определении причин их нежизнеспособности, оценить гистогенетические нарушения развития, верифицировать этапы развития, на которых произошла задержка развития. Работа выполнена с использованием плодов мелких млекопитающих, населяющих санитарно-защитную зону Оренбургского газоперерабатывающего завода: малой лесной мыши, рыжей полевки, обыкновенной полевки, серого хомячка, хомячка Эверсмана, полевой мыши, желтогорлой мыши, степной пеструшки. Для гистологических исследований материал подвергли стандартной обработке. Тотальные сегментальные парафиновые срезы плодов мелких млекопитающих окрашивали гематоксилином Майера и эозином, а также по Ван Гизону.

Массовое обследование плодов ($N = 138$) позволило продемонстрировать следующие факты эмбриотипии у них.

Легкие плодов вместо сакулярной и альвеолярной стадий развития у некоторых плодов находились на каналукулярной стадии развития. Здесь наблюдалась выраженная незрелость структур. В зачатках альвеол еще сохранялся кубический эпителий, в интерстиции не развит волокнистый компонент, не сформирована сеть сосудов микроциркуляторного русла.

Эмбриотипия почек выражалась у плодов в сохранении метанефрогенной бластемы с одним–двумя почечными тельцами и эпителиальными тяжами (без просвета) будущих извитых канальцев нефронов.

В органах пищеварительной трубки (начиная с пищевода) отсутствовал просвет. Органы кишечника находились на этапе эпителиальной пробки.

В хрящевых моделях костей отсутствовали очаги оссификации. В коже не наблюдался сосочковый слой дермы: дермо-эпидермальная граница визуализировалась как прямая линия. Кератиноциты были дистрофически изменены: вакуолизация цитоплазмы и ядер, пикноз ядер.

В печени сохранялась интенсивная кроветворная активность. Редукции миелоидной ткани не происходило. Определялись все ростки гемопоэза, в том числе колонии дифференцирующихся эритроцитов.

На фоне фактов незрелости структур плодов, отставания их дифференцировки обнаруживались и случаи выраженной патологии тканей и органов: например, в легких наблюдалась глубокая и необратимая деструкция структур, в строме скапливалась отечная жидкость, а стенка альвеол резко утолщалась и гиалинизировалась. Данный феномен напоминает болезнь гиалиновых мембран новорожденных детей, погибающих после рождения на 1–2-е сутки.

Таким образом, влияние факторов Оренбургского газоперерабатывающего производства в санитарно-защитной зоне (как примера техногенной переосвоенной территории) имеет признаки тератогенного действия, обуславливая задержку пренатального развития мелких млекопитающих, а также патологическое нарушение гисто- и органогенеза.

ON MORPHOLOGICAL CRITERIA OF IMPAIRED HISTOGENESIS DURING EMBRYONAL DEVELOPMENT OF SMALL MAMMALS FOR ASSESSMENT OF TOXIGENIC ENVIRONMENTAL FACTORS

Dyomina L. L.¹, Shevlyuk N. N.², Shudobaeva D. K.², Bokov D. A.²

¹Orenburg State Pedagogical University, Orenburg, Russia

²Orenburg State Medical University, Orenburg, Russia

e-mail: cell-tissue.bokov2012@yandex.ru

Using a general of light-optical histological and population-statistical methods, an assessment of teratogenic effects at the tissular level of gas chemical production factors on fertile mammals inhabiting the sanitary protection zone of the Orenburg gas plant, was made. The facts of embryotopy in fetus, which correspond to the dynamics of morphogenesis and developmental delay, were determined. For the organs of various systems, earlier stages of organ-differentiation have been determined, they are not adequate to the period of ontogenesis. Obviously, the violation of histo-, organo- and systematogenesis leads to a decrease in the vitality of fetuses and newborn animals.

Key words: *histogenesis, embryotype, prenatal development of the organism, small mammals, toxicogenic factors.*

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФОРМЫ НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ ГУДАУРСКОЙ ПОЛЕВКИ (*CHIONOMYS GUD*) НА ЦЕНТРАЛЬНОМ И ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ МЕТОДАМИ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ

Дышекова Л. С.

Институт экологии горных территории им. А.К.Темботова РАН, г. Нальчик, Россия

e-mail: liana07077@gmail.com

По сравнению с традиционными методами морфометрии, ценность методов геометрической морфометрии в биологических исследованиях в настоящее время подтверждается большим количеством публикаций в этой области (Slice, 2007; Anderson, 2014; Васильев, 2015; и др.). С помощью этих методов грызуны на Кавказе практически не изучены. В этой связи целью настоящей работы стало изучение морфологической изменчивости формы нижней челюсти гудаурской полевки (*Chionomys gud*) на Центральном и Западном Кавказе.

Исследовали животных, обитающих в субальпийском поясе (1800–2000 м над ур. м.) кубанского (Западный Кавказ, окр. плато Лагонаки) и эльбрусского (Цен-

тральный Кавказ, окр. п. Эльбрус) вариантов поясности. В кубанском варианте климат относительно мягкий и влажный, в эльбрусском — более сухой и континентальный (Темботов и др., 2001).

Для изучения формы нижней челюсти применяли методы геометрической морфометрии, позволяющие по гомологичным меткам-ландмаркам, размещенным на оцифрованных изображениях объектов, изучать изменчивость их формы, исключая компоненту размеров (Zelditch et al., 2004).

В предварительном анализе рассматривали дисперсию, вычисленную методом наименьших квадратов для каждой из меток (Павлинов, 2000). Наиболее изменчивым для обеих выборок оказалось положение резцового отдела нижней челюсти полевок. Остальные ландмарки кубанской популяции характеризуются стабильным расположением. В эльбрусской выборке наблюдается изменчивость положения ландмарок, обозначающих вершину венечного отростка и точку наибольшей глубины венечно-сочленовой вырезки.

Разложение совокупных внутривидовых различий на отдельные главные компоненты (ГК) показало, что 51.01% объясненной дисперсии всей совокупности меток приходится на первые три ГК. Канонический анализ прокрустовых координат выявил морфологические различия между двумя выборками, что, возможно, связано с климатическими особенностями районов исследования. Наибольшая изменчивость формы нижней челюсти характерна для эльбрусской выборки гудаурской полевки, в то время как кубанская характеризуется стабильными значениями. Коэффициент корректности классификации животных равен 100%.

Полученные данные дают основание полагать, что для гудаурской полевки условия Западного Кавказа более благоприятны, чем таковые Центрального Кавказа, в пользу чего свидетельствуют и данные по эколого-физиологическим показателям вида (Боттаева и др., 2016, 2019).

COMPARATIVE ANALYSIS OF MANDIBLE SHAPE IN *CHIONOMYS GUD* OF THE CENTRAL AND WESTERN CAUCASUS BY METHODS OF GEOMETRIC MORPHOMETRICS

Dysheкова L. S.

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories RAS, Nalchik, Russia

e-mail: liana07077@gmail.com

The mandible shape of *Chionomys gud* was studied by methods of geometric morphometrics under different ecologic-geographical conditions in middle mountains of the Caucasus. Morphological differences of the mandible shape were revealed between two samples from the Central and Western Caucasus.

Key words: *geometric morphometrics, Caucasus, Chionomys gud, variability, mandible.*

КСИЛОГЕНЕЗ СОСНЫ (*PINUS SYLVESTRIS* L.) В УСЛОВИЯХ ЮЖНОЙ ГРАНИЦЫ БОРЕАЛЬНОГО ЭКОТОНА

Журавлева И. В., Искандиров П. Ю.

Казанский федеральный университет, г. Казань, Россия

e-mail: irag93@yandex.ru

Изучение реакции деревьев на комплексное воздействие погодных и почвенно-грунтовых условий имеет большое значение для понимания пределов реакции и механизмов адаптации вида, что особенно важно при глобальных перестройках природной среды.

Мы оценивали влияние климатических и почвенно-грунтовых условий на активность ксилогенеза сосны в разных условиях произрастания на южной границе лесной зоны Восточно-Европейской равнины. Исследования сезонной динамики формирования годичных колец сосны обыкновенной проводилось на территории Волжско-Камского заповедника (Республика Татарстан). В 2018 г. были заложены два тест-полигона в разных типах соснового леса: болото и суходол. Данные участки различаются по гидротермическому режиму почвы, таксационным параметрам древостоев и развитию живого напочвенного покрова. Первый участок (болото) — сосняк кустарниково-сфагновый, находится на сплавине оз. Долгое, где мощность торфяной залежи достигает 3 м. Для данного участка характерно избыточное увлажнение почвы в течение всего вегетационного периода. Второй участок (суходол) — сосняк чернично-зеленомошный на дерново-подзолистой почве.

С мая по октябрь с деревьев отбирали микрокерыны с помощью бура Trephor (Rossi et al., 2006). Параметры формирующихся годичных колец сосны измеряли на тонких поперечных срезах, полученных с помощью санного микротомы GSL-1. Микропрепараты готовили по методике, описанной ранее (Gartner, Schweingruber, 2013). Количество и размеры клеток измеряли с помощью системы анализа изображений и программного пакета AxioVision 4.8.2. (Carl Zeiss, Германия). Модель роста была построена в среде статистического анализа R (Bunn, 2012).

Динамика сезонного нарастания слоя древесины (логистическая и модель Гомпертца) показала классическую сигмоидную форму. Начало образования первых клеток ксилемы на участках было синхронно и наблюдалось 26 мая 2018 г., что соответствует сумме эффективных температур, необходимой для начала роста клеток (256°C). На болоте кульминация роста клеток приходилась на 15 июня, а на суходоле — на 20 июля. Конец роста клеток (5 августа) на болоте произошел на 16 дней раньше, чем на суходоле. При этом в начале августа на болоте наблюдалось максимальное падение уровня грунтовых вод. Таким образом, общее количество дней сезонного роста сосны на болоте составило 71, а на суходоле — 87 дней.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ и Правительства Республики Татарстан (проект № 18-44-160028).

XYLOGENESIS OF SCOTCH PINE (*PINUS SYLVESTRIS* L.) IN CONDITIONS OF THE SOUTHERN BORDER OF BOREAL ECOTONE

Zhuravleva I. V., Iskandirov P. Y.

Kazan Federal University, Kazan, Russia

e-mail: irag93@yandex.ru

Influence of climatic and soil-ground conditions on the Scotch pine xylogenetic activity in different conditions of plant vegetation (bog and dry land) at southern border of East-European Plain forest area was evaluated. The beginning of the first xylem cells formation at sites was synchronous and registered in May 26, 2018. The general days numbers of seasonal pine growth in swamp were 71 days, but in dry land — 87 days.

Key words: *xylogenesis, seasonal trunks increase, Scotch pine, warmth, moisture.*

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ В УСЛОВИЯХ ЛИПЕЦКОГО ПРОМЫШЛЕННОГО ЦЕНТРА

Зайцев Г. А.

Уфимский институт биологии УФИЦ РАН, г. Уфа, Россия

e-mail: forestry@mail.ru

Изучены особенности формирования корневой системы (поглощающей части) березы повислой (*Betula pendula* Roth) в условиях загрязнения в пределах Липецкого промышленного центра. Объект исследования — культуры березы (возраст 59 лет), располагающиеся в непосредственной близости от ПАО «Новолипецкий металлургический комбинат» (НЛМК). В качестве относительного контроля служили насаждения березы (возраст 45 лет), расположенные в 17 км к юго-востоку от НЛМК (окрестности с. Красная Дубрава).

Корненасыщенность почвы определяли методом бура (Vöhm, 1979; Root Methods, 2000). Использовали стандартный почвенный бур диаметром 3.5 см с 10-кратной повторностью взятия монолитов. На пробных площадях выбирали по 3–4 модельных дерева, вокруг которых на расстоянии 70 см от ствола брали по 3–4 монолита до глубины 0.5 м (с 10-см интервалом). Выборку поглощающих корней (диаметр — до 1 мм) проводили при помощи пинцета с последующей отмывкой корней водой на ситах с диаметром ячеек 0,5 мм. Массу корней определяли в воздушно-сухом состоянии на электронных лабораторных весах ВЛТЭ-150 с точностью до 0.001 г (Госметр, Россия). Корненасыщенность почвы определяли на единицу площади горизонтальной поверхности (г/м²).

Установлено, что в условиях загрязнения в Липецком промышленном центре отмечается снижение насыщенности почвы поглощающими корнями березы повислой (за исключением слоя 0–10 см): общая корненасыщенность поглощающими корнями слоя 0–50 см составляет 285 г/м², в контроле — 316 г/м². Максимальная корненасыщенность почвы поглощающими корнями отмечается на глубине 0–10 см — здесь сосредоточено 43% всей массы поглощающих корней, в контроле — 29% всей массы.

Следует отметить, что в условиях загрязнения в пределах Липецкого промышленного центра не отмечается деструкции насаждений с участием березы повислой. Исследования показали, что в условиях загрязнения не обнаружено значительного снижения насыщенности почвы поглощающими корнями. Можно сделать вывод, что насаждения березы повислой в пределах Липецкого промышленного центра успешно выполняют свои санитарно- и водоохранно-защитные функции.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 16–44–480262).

FEATURES OF THE ROOT SYSTEM STRUCTURE OF EUROPEAN WHITE BIRCH IN THE CONDITIONS OF THE LIPETSK INDUSTRIAL CENTER

Zaitsev G. A.

Ufa Institute of Biology UFRC RAS, Ufa, Russia

e-mail: forestry@mail.ru

The peculiarities of the root system formation (absorbing part) of birch (*Betula pendula* Roth) under conditions of pollution within the Lipetsk industrial center are studied. A decrease of the soil saturation of the birch roots (except for a layer of 0–10 cm) under conditions of pollution was noted.

Key words: *absorbing roots, European white birch, Lipetsk industrial center.*

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ЛИСТЬЕВ КАК ИНДИКАТОРЫ ОТВЕТА РАСТЕНИЙ НА КЛИМАТ

Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Мигалина С. В., Юдина П. К.,

Иванов Л. А.

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: Larissa.Ivanova@botgard.uran.ru

Изменение климата — один из наиболее важных факторов, влияющих на биоразнообразие и свойства растительности (Chapin et al., 2000; Parmesan, 2006).

Изменение температуры или количества осадков — ключевые факторы, влияющие на физиологию, рост, распределение биомассы и в целом на успех приспособления растений к среде. В связи с этим потепление климата может привести к миграции многих видов на север, в то время как изменение водного режима будет способствовать передвижению других видов в южном направлении (Parmesan, Yohe, 2003; Jump et al., 2009; Chen et al., 2011).

Исследование параметров растений вдоль широтных географических градиентов является эффективным методом выявления влияния климатических факторов на растительность, поскольку в каждом конкретном месте растительные сообщества были подвержены влиянию данного климата в течение столетий (Reich, Oleksyn, 2004; Rustad, 2008; Castro-Diez, 2012; De Frenne et al., 2013). Наиболее перспективно в этом отношении изучение параметров листьев растений. Известно, что растения сухих и теплых местообитаний имеют более толстые и плотные листья, чем растения влажных мест (Schimper, 1898; Maximov, 1929). Плотность листа рассматривается как один из важных показателей склерофиллии, которая считается признаком адаптации к водному дефициту (Witkowski, Lamont, 1991; Turner, 1994; Fonseca et al., 2000). Однако высокие значения толщины и плотности листа могут встречаться также у многих древесных растений в хороших условиях увлажнения и даже у гидрофитов (Ronzhina, Ryankov, 2001; Ронжина, Иванов, 2014). При этом виды со сходными значениями толщины и плотности листа могут обладать различными физиологическими и экологическими свойствами (Иванова, 2014). Такие морфологические показатели целых листьев, как площадь, масса и толщина листа, являются ненадежными показателями ответа растений на климат, и их использование часто подходит лишь для сравнения растений из очень контрастных экологических условий (Ivanova et al., 2018). Более точными индикаторами связи растений с климатом считаются количественные параметры мезофилла листа, имеющие тесную связь с приспособлением фотосинтетической функции к условиям среды.

В целях выявления листовых функциональных параметров, наиболее тесно связанных с адаптацией к климату, нами исследовано более 20 морфологических, структурных и физиологических показателей листьев растений Центральной Азии вдоль 1600-км широтной трансекты от южной тайги (г. Северобайкальск, Западное Забайкалье) до гипераридной пустыни (Эхийн-Гол, Южная Монголия). В целом изучено более 300 образцов, принадлежащих к 200 видам растений, в 15 географических районах. Для исследований отбирали характерные зональные сообщества, избегая антропогенно-нарушенных территорий. Климат районов исследования характеризовали с помощью индекса аридности, минимальные значения которого соответствовали наибольшей аридности климата. В каждой географической точке изучали по 10–15 доминантных и наиболее обильных видов растительного сообщества. Исследования проводили, используя уникальный подход «мезоструктуры» листа Уральской школы экологической физиологии рас-

тений (Мокронос, 1978, 1981; Пьянков, 1993; Pyankov et al., 1998, 1999; Ivanova et al., 2002, 2016, 2018).

Результаты исследования изменений средних значений для сообществ вдоль климатического градиента показали, что такие морфологические параметры целого листа как площадь листа и содержание сухого вещества в листе, не зависели от климата. Толщина и плотность листа различались между степными и пустынными сообществами с большими (в 1.5–1.8 раза) средневидовыми значениями у последних. Большинство физиологических и биохимических показателей, включая максимальную интенсивность фотосинтеза и транспирации, содержание фотосинтетических пигментов в единице площади листа, эффективность использования воды, не имели значимых различий между сообществами из разных климатических условий. В противоположность общепринятым представлениям, наши результаты не показали связи уменьшения размеров клеток с засушливостью климата: размеры клеток мезофилла характеризовались большим межвидовым варьированием. В большей степени объем клетки мезофилла и число хлоропластов в клетке были связаны со структурным типом листа (выделенным по признакам суккулентности, типу мезофилла) и систематическим положением вида — минимальные значения у злаков и максимальные у толстянковых.

Из всех 20 изученных морфофункциональных показателей листьев четкую связь с индексом аридности климата обнаружили лишь такие интегральные структурные параметры мезофилла, наиболее тесно связанные с фотосинтетической функцией, как общее число хлоропластов в единице площади листа (N_{chl}/A , $r = -0.82$, $p < 0.01$), отношение общей поверхности клеток мезофилла (A_{mes}/A , $r = -0.81$, $p < 0.01$) и хлоропластов (A_{chl}/A , $r = -0.83$, $p < 0.01$) в единице площади листа. Увеличение N_{chl}/A , A_{mes}/A и A_{chl}/A с ростом аридности климата означает замену видов с низкими значениями этих параметров на виды с более высокими значениями в более аридном климате. Тесная связь показателей мезофилла с климатом объясняется тем, что данные параметры являются не просто анатомическими характеристиками листа, но характеризуют поверхности обмена на пути CO_2 от подустьичных полостей к местам карбоксилирования в хлоропластах. Постоянство значений фотосинтеза A_{max} при изменении климата вдоль географической трансекты свидетельствует о том, что изменение структуры мезофилла с ростом аридности климата позволяет растениям разных функциональных типов (ФТР) поддерживать необходимый уровень фотосинтетической способности листа.

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН № АААА-А17-117072810011-1, а также при частичной финансовой поддержке РФФИ (проекты № 17-29-05019 и 19-54-53015).

LEAF FUNCTIONAL TRAITS AS INDICATORS OF PLANT RESPONSE TO CLIMATE

Ivanova L. A., Ronzhina D. A., Migalina S. V., Yudina P. K., Ivanov L. A.

Institute: Botanic garden UB RAS, Ekaterinburg, Russia

e-mail: Larissa.Ivanova@botgard.uran.ru

More than 20 morphological, structural and physiological parameters of the plant leaves of Central Asia along the climatic gradient were studied. The leaf area and dry matter content in the leaf do not depend on the climate. The total number of chloroplasts per unit of leaf area, the relationship of the total surface of mesophyll cells and chloroplasts per unit of leaf area have the clear link with the index of aridity of the climate indicators.

Key words: *aridity, leaf parameters, Central Asia.*

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА АДАПТАЦИОННОЙ СТРАТЕГИИ КОПЫТНОГО ЛЕММИНГА (*DICROSTONYX TORGUATUS* PALL., 1778) В УСЛОВИЯХ НИЗКИХ ТЕМПЕРАТУР И ГИПОКСИИ

Ковальчук Л. А.¹, Чёрная Л. В.¹, Микшевич Н. В.²

¹*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия*

²*Уральский государственный педагогический университет,
г. Екатеринбург, Россия*

e-mail: kovalchukl@ipae.uran.ru

Принимая во внимание, что процесс динамики численности грызунов сопровождается не только количественными изменениями на популяционном уровне, но и качественными перестройками физиологических, биохимических и эндокринных систем, академик С. С. Шварц (1980) в своих работах также указывал на несомненную роль физиологических процессов в функционировании экологических групп животных, в поддержании численности, структуры вида и определении характера микроэволюционных преобразований в популяциях животных. Данное положение подтверждают наши многолетние исследования механизмов повреждения и стратегии адаптации мелких грызунов различных климато-географических зон при действии природных факторов среды (холод, гипоксия, комплекс факторов высокогорья) показавшие, что протяжённые во времени экстремальные условия среды определяют активное участие в адаптивном процессе энергетики и системы крови (Боль-

шаков, Ковальчук, Ястребов, 1984; Ковальчук, Цвиренко, 1997; Ковальчук, Ястребов, 2003). Это обстоятельство определило не только теоретический, но и практический интерес к исследованию механизмов нормирования устойчивой адаптации энергетики обмена у обитателей Севера при воздействии гипоксии и низких температур.

Копытный лемминг — массовый вид грызунов зональной тундры. В местах отлова на Ямале животные активны круглый год, менее плодовиты, чем сибирские, принося в год 2–3 помета. Колебания численности лемминга отмечаются с периодичностью в 3–4 года и сопровождаются миграцией популяций (Сосин, 1983). В основу работы положены результаты экспедиционных и лабораторных исследований. Холодовое воздействие на животных (самцы) осуществляли в климатокамере при 0 °С по 23 часа в сутки и при –20 °С с экспозицией 40 минут. Физиологическое состояние животных оценивали по температуре тела, измеряемой ректально электротермометром ТПЭМ-1. Для создания условий хронической гипоксии животных выдерживали в течение 15 дней при давлении воздуха 355 мм рт.ст., что соответствует 6000 м над уровнем моря. С помощью газоанализатора измеряли основной обмен по потреблению кислорода в мл/г час. Регистрацию дыхания митохондрий (МХ) печени (на O_2 мин/мг белка) осуществляли полярографически. Радиоавтографически измеряли интенсивность синтеза ДНК. Содержание нуклеиновых кислот в печени осуществляли спектрофотометрически. Статистическая обработка результатов проведена с использованием пакета лицензионных прикладных программ Statistica 6.0.

В условиях холодового стресса (–20 °С, экспозиция 40 минут) у животных снижается ректальная температура в пределах физиологического уровня (34.6 ± 1.2 °С). Поддержание температурного гомеостаза осуществляется физиологически эффективным путём получения теплопродукции за счёт активации дыхательного газообмена (основной обмен возрастает на 47%, с 4.5 до 6.6 мл/г час ($p = 0.001$)). У леммингов, перенесших хроническую гипоксическую гипоксию, наблюдали стимуляцию энергетического обмена, на что указывает повышение скорости эндогенного дыхания митохондрий печени (с 9.6 до 20.1 при $p < 0.05$). С увеличением сукцинатоксидазной активности и фонда сукцината в митохондриях печени леммингов усиливается окисление липидов, являющихся определяющим источником энергетических и пластических процессов. Фосфорилирующее окисление ограничено во времени и вероятно, поэтому у копытного лемминга, обитающего на Севере в условиях сочетанного воздействия низких температур и гипоксии, когда имеет значение скорость энергообеспечения и сохранения целостности биологических структур, адаптация организма требует активации энергетически менее экономного, но более «оперативного» свободного окисления. Показано, что на фоне активации окислительных процессов в митохондриях печени снижается эффективность дыхания (АДФ/0 с 1.47 до 0.75 при $p < 0.05$) и скорость окисли-

тельного фосфорилирования (V_{ϕ} с 107.2 до 89.3 при $p < 0.05$). Дефицит макроэргов вызывает активацию генетического аппарата, развития гипертрофии печени и усиление биогенеза митохондрий (с 4.1 ± 0.6 до 6.4 ± 0.1 при $p < 0.05$). Известно, что содержание митохондриальной ДНК на единицу митохондриального белка практически величина постоянная. А у леммингов в зоне природного экстремума отмечена стимуляция биосинтетических и пролиферативных процессов. В митохондриальной фракции содержание ДНК возросло в 12 раз, а РНК — в 10.8 раза. В ядерной фракции печени отмечено увеличение содержания нуклеиновых кислот в 3–6 раз ($p < 0.05$).

О роли физиологических и биохимических механизмов адаптации, формирующих неспецифическую устойчивость грызунов, отражающуюся на их резистентности к гипоксии и низким температурам, свидетельствуют полученные нами материалы по северо-бореальному виду — *Dicrostonyx torquatus*. На примере исследований копытного лемминга — типичного представителя териофауны тундры подтверждается гипотеза С. С. Шварца (1963; 1980), что приспособления субарктических видов неизмеримо глубоки и разнообразны, а видообразование связано с известной перестройкой биохимических процессов в организме.

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института экологии растений и животных УрО РАН.

ECOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL ESTIMATION OF ARCTIC LEMMING (*DICROSTONYX TORQUATUS* PALL., 1778) ADAPTATION STRATEGY IN THE CONDITIONS OF LOW TEMPERATURES AND HYPOXIA

Kovalchuk L. A.¹, Chernaya L. V.¹, Mikshevich N. V.²

¹*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Yekaterinburg, Russia*

²*Ural State Pedagogical University, Yekaterinburg, Russia*

e-mail: kovalchukl@ipae.uran.ru

By the example of arctic lemming — *Dicrostonyx torquatus*, typical representative of tundra teriofauna — the hypothesis by S. S. Schwarz (1963; 1980) is confirmed that the adaptations of subarctic species are fathomless and variable, and speciation originates from rearrangement of biochemical processes in organism.

Key words: arctic lemming, adaptation strategy, cold, hypoxia.

ПРИРОДНАЯ ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИНДЕКСОВ ПРЭСНОВОДНЫХ РЫБ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Королева И. М., Терентьев П. М.

Институт проблем промышленной экологии Севера ФИЦ «Кольский НЦ» РАН,
г. Апатиты, Россия

e-mail: koririn@yandex.ru, p_terentjev@inep.ksc.ru

Использование относительного веса органов как метода исследований, было разработано академиком С. С. Шварцем в 1953 г. для наземных животных. В середине 1960-х гг. А. М. Божко, Л. А. Добринской, В. С. Смирновым метод морфофизиологических индексов был применен для рыб. Изменения в соотношениях веса тела и органов в большой степени зависят от возраста, сезона и физиологического состояния. Являясь неспецифическими, они лишь косвенно свидетельствуют о направлении ответных реакций на воздействие среды обитания. С. С. Шварц указывал, что «рыбы являются уникальным объектом изучения законов, управляющих изменчивостью организма. Это связано с их резко выраженной фенотипической изменчивостью и способностью образовывать изолированные локальные популяции при сохранении видовой общности».

Анализ данных может идти по пути выявления биологических различий между двумя или несколькими популяциями или изучения одной популяции со всеми изменениями, протекающими под воздействием меняющихся внешних условий.

Исследования проводили на водоемах Мурманской области (озерно-речная система р. Пиренги, р. Паз, малые озера на территории Федорово-Панского горного массива). Возрастную, сезонную и половую вариабельность изучали у малотычинковых сигов *Coregonus lavaretus*, обитающих в удаленных от промышленных предприятий водоемах — плесе Бабинская Имандра, в озерах на территории Лапландского государственного заповедника (Чунозеро, Охтозеро).

Обловы рыбы проводили набором ставных и плавных жаберных сетей. В полевых условиях определяли размерно-весовые показатели, пол, стадию зрелости гонад, жирность, степень наполнения желудка. Возраст определяли по чешуе или другим регистрирующим структурам. Взвешивание внутренних органов производилось с точностью до 0.1 г. Морфофизиологические индексы (относительный вес) рассчитывали как отношение веса органа (г) к общему весу тела без внутренних органов (порке — г) и полученный результат умножался на 1000.

Возрастные изменения. Относительный вес **печени** с возрастом увеличивался. В смежных возрастных группах различие было статистически недостоверно. При объединении рыб в группы предрепродуктивного и репродуктивного возраста различия становились достоверными. Анализ данных по изменениям относительного веса **почек** показал тенденцию к его увеличению до шестилетнего возраста и дальнейшему снижению. Достоверные различия наблюдались

также при сравнении неполовозрелых рыб и особей, достигших репродуктивного возраста. Относительный вес **сердца** рыб с возрастом снижался. Резкого скачка к моменту наступления половозрелости не отмечалось.

Сезонные изменения морфофизиологических показателей. Относительный вес **печени** является хорошим морфофизиологическим индикатором сезонного ритма жизни рыб. Увеличение данного показателя, с одной стороны, связано с наступлением гидробиологического лета, т.е. началом откорма и активизацией метаболизма при повышении температуры, с другой — с подготовкой к нересту. Сравнение данных по неполовозрелым и не участвующим в нересте особям в оз. Имандра показало, что осенью (сентябрь–октябрь) индекс уменьшался, зимой наблюдался его рост. В Чунозеро максимальное среднее значение выявлено для летних месяцев. Снижение относительного веса печени весной объясняется синдромом зимнего стресса, определяемого как «состояние тяжелого липидного истощения рыб под действием внешних стрессоров в сочетании с естественным снижением питания и активности в течение зимы». Второй причиной может быть расходование гликогена печени в период гипергликемии, вызванной действием асфиксической крови после продолжительного зимнего дефицита кислорода.

Анализ динамики индекса **почек** в течение года показал, что в оз. Имандра сиги имеют максимальные индексы зимой. К апрелю — маю относительный вес почек снижался, достигая минимальных значений осенью. Относительный вес **сердца** у имандровских сигов осенью был минимален, зимой нарастал и после таяния льда достигал максимума. К весне стадо рыб становилось более неоднородным по данному показателю — встречались особи с минимальными и максимальными индивидуальными индексами. Высокие значения индекса сердца летом можно связать с общим повышением активности рыб в период нагула.

Половые различия морфофизиологических показателей. Созревание рыб и подготовка к нересту являются основной причиной изменения индекса **печени**. Резкое увеличение абсолютного и относительного веса печени у самок сига происходило в августе, во время перехода гонад на III стадию развития и быстрого роста их массы. У самцов индекс печени к моменту нереста снижался в 1.3 раза по сравнению с периодом нагула. Различий в относительном весе **почек** у самцов и самок не выявлено. При анализе относительного веса **сердца** методом разностей (Смирнов, 1972) оказалось, что у самцов индекс выше, чем у самок. В зимний период половые различия по этому показателю минимальны, в период нереста у половозрелых самцов индекс выше, чем у самок, а в осенний период у нерестящихся самцов индекс сердца незначительно больше по сравнению с пропускающими нерест самцами, у нерестовых самок — ниже по сравнению с не участвующими в нересте особями.

Полученные данные свидетельствуют о недопустимости применения метода морфофизиологических индексов для смешанных выборок, без учета размеров, возраста и физиологического состояния рыб, в первую очередь готовности к нересту.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института проблем промышленной экологии Севера.

NATURAL VARIABILITY OF THE MORPHOPHYSIOLOGICAL INDICES OF THE FRESHWATER FISH OF THE MURMANSK REGION

Koroleva I. M., Terentyev P. M.

*Institute of the Industrial Ecology Problems of the North — Subdivision of the Federal Research Center “Kola Science Center of the Russian Academy of Sciences”, Apatity, Russia
e-mail: koririn@yandex.ru, p_terentjev@inep.ksc.ru*

The age, season and gender differences in the morphophysiological indicators of sparsely rakered whitefish from Karelian waterbodies distant from industrial enterprises were analyzed. The results demonstrate the inadmissibility of the use of the morphophysiological index method in mixed samples without considering the size, age and physiological state of the fish, and first of all their readiness for spawning.

Key words: *fish variability, morphophysiological indices, sparsely rakered whitefish.*

ИЗУЧЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ КРАСНЫХ ПОЛЕВОК С ТЕРРИТОРИИ ТАЕЖНО-ЛЕСНОЙ ЗОНЫ ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ МЕТОДОМ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ

Кохонов Е. В.^{1,2}, Рядинская Г. С.², Нехорошев О. Г.¹

¹*Томский государственный университет, г. Томск, Россия*

²*Томский государственный педагогический университет, г. Томск, Россия*

e-mail: *alces2014@yandex.ru*

Относительно новым методом изучения морфологической изменчивости биологических объектов является метод геометрической морфометрии, позволяющий анализировать изменчивость формы организмов и отдельных биологических структур. Одним из достоинств данного метода является возможность визуализации преобразований формы объектов, происходящих вследствие действия на него различных экологических факторов (Zelditch et al., 2004; Drake, Klingenberg, 2010; Klingenberg, 2011, 2013). Визуализация морфологической изменчивости существенно облегчает биологическую интерпретацию результатов исследования. Дополнение внутри- и межпопуляционных сравнений возможностью анализа морфогенетических реакций объектов исследований и их групп на изменение и специфику природных условий позволяет существенно расширить методический потенциал популяционной экологии. Таким образом, геометрическая морфометрия может быть чрезвычайно эффективным и универсальным

подходом для решения задач популяционной экологии (Vasil'ev et al., 2015; Васильев и др., 2018).

В качестве объекта исследования выбрана красная полевка (*Myodes rutilus*). Обладая обширным ареалом, охватывающим лесную, лесостепную, лесотундровую зоны Евразии и западной части Северной Америки (Москвитина, Сучкова, 2015), и образуя множество внутривидовых форм, красная полевка является одним из модельных видов эволюционных, генетических, морфологических и экологических исследований.

Цель исследования — изучение изменчивости формы нижней челюсти красной полевки (*Myodes rutilus*) в условиях таежно-лесной зоны юга Западной Сибири на основе метода геометрической морфометрии.

Сбор материала осуществлен в трех локальных биотопах таежно-лесной области Западно-Сибирской провинции (Дюкарев и др., 1997).

Биотоп 1 (57.409359° с.ш., 84.075854° в.д.) — относится к южно-таежной подзоне. Представлен плоско-волнистой слаборасчлененной равниной. Растительность — темнохвойно-березовые мелкотравно-вейниково-осочковые леса.

Биотоп 2 (56.808746° с.ш., 87.273522° в.д.) — подзона подтайги. Холмисто-увалистая возвышенность с березово-осиновыми, сосново-березовыми травяными лесами.

Биотоп 3 (56.409359° с.ш., 84.075854° в.д.) — внезональная область, представляющая гривистую пойму с плоскими притеррасными слабодренированными территориями.

Отлов животных осуществлен в летний период (июнь–июль) по стандартным методикам (Карасева и др., 2008). В основу работы положен анализ формы правой и левой сторон нижней челюсти 60 половозрелых (subadultus и adultus) особей.

Цифровые изображения нижней челюсти (лингвальная сторона) получены с применением фотоаппарата Canon PowerShot A610. На оцифрованных изображениях, по контуру очертания мандибулы, с помощью программ tpsUtil и tpsDig2 (Rohlf, 2013) расставлено 11 меток. Расстановка меток на изображениях правой стороны челюсти проведено после их зеркального разворота. Положение меток определено следующим принципом: метки максимально описывают конфигурацию нижней челюсти.

Для снижения возможной ошибки расстановка меток осуществлена в трех повторностях, расчеты проведены по среднему значению. Процедуру суперимпозиции выполнили с помощью Прокрустова анализа. Размер центроида (centroid size — CS) рассчитывался как корень квадратный из суммы квадратов расстояний от центра изображения до каждой метки (Rohlf, Slice, 1990). При статистической обработке применялся канонический анализ прокрустовых координат, описывающих изменчивость формы нижней челюсти. Для статистического анализа использованы пакеты прикладных программ PAST 2.17, Statistica Trial 13.3.

Предварительный анализ формы нижней челюсти исследуемых групп животных не выявил статистически значимых различий по половому признаку, в связи с этим при проведении последующего анализа выборки самцов и самок были объединены.

Первоначально предполагалось, что более обособленной группой будет выборка животных с территории южно-таежной подзоны. Предположение основывалось на том, что данный биотоп находится севернее двух других. Кроме этого, в отличие от биотопов подтаежной и внезональной зон южно-таежный биотоп расположен на левобережье р. Обь, которая может выполнять роль своеобразного барьера.

Канонический анализ конфигураций нижней челюсти, построенных по прокрустовым координатам, выявил различия ($p < 0.01$) формы у представителей всех исследованных группировок животных. Доля межгрупповой дисперсии вдоль первой канонической переменной (CV1) составила 60.0%. По данной оси в сторону отрицательных значений смещена группировка животных внезонального пойменного биотопа.

Методом кластерного анализа выявлено, разделение исследованных животных на две группы. В первую группу вошли животные из внезонального пойменного биотопа, во вторую — животные с территорий южно-таежного и подтаежного биотопов.

Наряду с анализом формы нижней челюсти была проанализирована изменчивость размеров центроида (CS). Наибольшими значениями CS ($p < 0.05$) характеризуются животные с территории внезонального пойменного биотопа.

Таким образом, анализ конфигураций формы нижней челюсти красных полевков с территорий трех биотопов таежно-лесной области Западно-Сибирской провинции выявил их расхождение в морфопространстве, в большей степени выраженное у животных с территории внезонального пойменного биотопа. Меньшим различием характеризуются животные из таежного и подтаежного биотопов. Красные полевки внезонального пойменного биотопа, относительно животных с территорий таежной и подтаежной подзон, характеризуются более крупными размерами мандибулы. Различий формы и размеров нижней челюсти у животных разного пола не выявлено.

STUDY OF THE MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF NORTHERN RED-BACKED VOLE IN THE TERRITORY OF THE TAIGA FOREST ZONE OF THE SOUTH OF WESTERN SIBERIA BY THE GEOMETRIC MORPHOMETRICS METHOD

Kokhonov E. V.^{1,2}, Ryadinskaya G. S.², Nekhoroshev O. G.¹

¹*Tomsk State University, Tomsk, Russia*

²*Tomsk State Pedagogical University, Tomsk, Russia*

e-mail: alces2014@yandex.ru

We analyzed the mandible shape configurations in Northern Red-backed Voles living in three characteristic habitats of the taiga forest zone of the south of Western Siberia. The analysis was implemented with the help of geometric morphometrics methods and revealed the sample individuals' divergence in the morphological space.

The Voles from the interzonal floodplain biotope had the most peculiar mandible shape. The mandible configurations of the Voles from the taiga and subtaiga biotopes were less different. We did not find any differences in the mandible shape and size in animals of different genders. The Voles from the interzonal floodplain habitat had larger mandibles in comparison with the individuals from the taiga and subtaiga subzones.

Key words: *variability, mandible, geometric morphometry, Western Siberia.*

ВЛИЯНИЕ СОЦИАЛЬНЫХ УСЛОВИЙ НА ГУМОРАЛЬНЫЙ ИММУНИТЕТ РЫЖЕЙ И КРАСНО-СЕРОЙ ПОЛЕВОК (*CLETHRIONOMYS*, RODENTIA, CRICETIDAE): ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Кравченко Л. Б.

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

e-mail: kravchenkolb@mail.ru

Исследовали влияние социальных условий на гуморальный иммунитет у рыжей (*Clethrionomys glareolus*) и красно-серой (*Cl. rufocanus*) полевок. Работы проводили с мая по август 2005–2018 гг. в окрестностях г. Томска. Беременных самок исследуемых видов изымали из природных сообществ и размещали в виварии, где содержали индивидуально в пластиковых садках при естественных температуре и фотопериоде и свободном доступе к корму и воде. Объектами исследований были потомки первого поколения, которых до двухмесячного возраста выращивали в контрастных социальных условиях. С этой целью все выводки каждого вида делили на две равные группы: детенышей из одной половины после окончания молочного вскармливания (20 дней) рассаживали в индивидуальные садки, имитируя расселение, из второй группы пометов продолжали содержать выводков совместно с матерями, моделируя ситуацию высокой плотности и невозможность расселения с материнского участка. В возрасте 60 дней у полевок оценивали состояние гуморального иммунитета. Всего исследовано 156 особей рыжей полевки и 131 — красно-серой. Показателем иммунореактивности считали количество антителобразующих клеток селезенки (АОК), формирующихся в ответ на введение нереплицируемого антигена (эритроцитов барана) (Cunningham, 1965). Размерные различия исследуемых видов устраняли, относя значения АОК к массе тела, затем данные логарифмировали в целях приведения распределения показателя к нормальному виду. При статистической обработке использовали дисперсионный анализ ANOVA и LSD-тест.

При оценке видовых и половых различий гуморального иммунитета с помощью двухфакторного ANOVA обнаружены только видовые особенности. Влияние пола

особи, а также совместное влияние этих факторов было незначимо, в связи с чем в дальнейшем анализе пол животных не учитывали. Средневидовые значения показателя у рыжей полевки были выше по сравнению с красно-серой ($p \leq 0.001$). Анализ изменчивости уровня гуморального иммунитета в зависимости от условий содержания (изолированно или выводковыми группами) проводили отдельно для каждого вида, учитывая сроки рождения. Двухфакторный дисперсионный анализ (месяц рождения, условия содержания) показал, что активность иммунной системы обоих видов в значительной мере определялась условиями содержания, тогда как влияние сроков рождения и совместного действия данных факторов не выявлено.

Более детальный анализ, проведенный с использованием LSD-теста, позволил выявить видовые особенности зависимости иммунитета от условий содержания. Согласно полученным результатам, у рыжей полевки активность иммунной системы в значительной мере определялась социальной средой: только у родившихся в мае особей этого вида условия содержания не влияли на рассматриваемый показатель. У всех животных, родившихся в более поздние сроки, выращивание в условиях высокой плотности приводило к росту иммунореактивности. На наш взгляд, это хорошо согласуется с представлениями о реципрокных отношениях между репродуктивной и иммунной системами (Лохмиллер, Мошкин, 1999). Известно, что у полевок увеличение плотности населения сопровождается повышением активности надпочечников (Kemper et al., 1987), что приводит к угнетению генеративной системы (Andrews, Belknap, 1979). Освобождающиеся при этом ресурсы перенаправляются на повышение иммунорезистентности. С другой стороны, гормоны стресса сами обладают иммуносупрессивным действием (Martin et al., 2005). Рост иммунитета при высокой плотности населения, безусловно, адаптивен, так как увеличивает шансы выживания рыжей полевки в условиях высокой интенсивности внутривидовых контактов.

У красно-серой полевки, напротив, зависимость уровня гуморального иммунитета от условий содержания была минимальна и отмечалась только у особей, родившихся в августе, у которых изолированное содержание вызывало значимое снижение иммунитета ($p \leq 0.02$). Отсутствие влияния плотности населения на иммунитет особей этого вида, вероятно, является частным случаем общей специфики регуляторных механизмов, связанных с социальными условиями: так, ранее было обнаружено, что у красно-серой полевки в условиях высокой плотности населения не повышается уровень кортикостерона (Кравченко и др., 2011).

Значительное снижение иммунитета у позднелетних особей в условиях изоляции, на наш взгляд, обусловлено низкой температурой среды, которая в октябре (когда полевки достигали возраста 60 дней) опускалась до отрицательных значений. Ранее было показано, что индивидуальное содержание красно-серой полевки при $+8^\circ\text{C}$, несмотря на избыточное кормление и фиксируемый рост уровня метаболизма, приводило к потере массы тела и лимфоидных органов, снижению иммунитета (Kusumoto, Saitoh, 2008). Авторы предположили, что это обусловлено дефицитом энергии в связи с конкурентным перераспределением ее на терморегуляцию. Несовершенство механизмов получения энергии у этого зеленоядного

вида компенсируется наличием ряда других адаптаций как физиологического, так и поведенческого уровня, позволяющих ему заселять холодные регионы континента. В частности, выявлено, что, за исключением единичных случаев, красно-серая полевка переживает зиму в составе выводковых, родственных или, редко, в составе неродственных групп (Ishibashi, 1998). Групповая зимовка, безусловно, сокращает затраты каждой отдельной особи на терморегуляцию. В основе формирования зимовочных выводковых групп лежат полное подавление полового созревания и связанная с этим высокая степень филопатрии у сеголетов, родившихся во второй половине лета, описанные для красно-серой полевки (Ishibashi, 1998).

SOCIAL CONDITIONS AND HUMORAL IMMUNITY OF BANK AND GREY-SIDED VOLES (*CLETHRIONOMYS*, RODENTIA, CRICETIDAE): AN EXPERIMENTAL STUDY

Kravchenko L. B.

National Research Tomsk State University, Tomsk, Russia

e-mail: kravchenkolb@mail.ru

The descendants of the first generation of the bank and grey-sided voles were raised in vivarium in contrasting social conditions (alone or broods) for up to two months, then humoral immunity was evaluated. It was found that the significance of the social environment depends on the type and timing of the birth of animals. The immunoreactivity of the bank vole is largely determined by the growing conditions: individuals born from June to August respond to an increase in population density by increasing the index. In the grey-sided vole, on the contrary, environmental conditions have little effect on the level of immunity: only by individuals born in August, an isolated content causes a significant decrease in humoral immunity.

Key words: *bank and grey-sided voles, humoral immunity, social conditions.*

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ У *CARABUS GRANULATUS* (COLEOPTERA, CARABIDAE) В УСЛОВИЯХ МЕЩЁРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

Кузнецова Ю. Н., Трушицына О. С., Ананьева С. И., Бочаров А. А.

Рязанский государственный университет им. С. А. Есенина, г. Рязань, Россия

e-mail: trushicina01@mail.ru

Carabus granulatus — транспалеарктический эврибионтный вид — населяет различные типы лесов, предпочитая влажные лиственные и смешанные, встречается

на заливных лугах, по берегам рек и озер, обычен на обрабатываемых землях (Шарова, 1982; Грюнталь, 1983, 2008; Иняева, 1983; Орлов, 1983; Шарова и др., 1983; Федоренко, 1988; Lindroth, 1992; Грюнталь, Орлов, 1994; Turin et al., 2003). Характеризуется высокой численностью и встречаемостью, что делает его удобным объектом для различного рода экологических исследований, при этом морфометрические показатели часто используются для диагностики природных экосистем.

Материалом для данного исследования послужили сборы жужелиц, выполненные в 2005 г. в пойменных луговых биоценозах Окского государственного природного биосферного заповедника (Рязанская область, Спасский район). Всего было проанализировано 702 экз. (221 самка и 481 самец) из трех биотопов, отличающихся влажностью почвы.

Жуков измеряли под бинокулярным стереоскопическим микроскопом МБС-10 с помощью окулярной сетки по следующим параметрам: длина тела, длина головы, высота и ширина переднеспинки, длина надкрылий. Полученные величины переводили в миллиметры. Математическая обработка данных выполнена с помощью пакета программ STATISTICA 7.0 и Microsoft Excel 2003. Для сравнения двух выборок по изменчивости признака использовали критерий Стьюдента при уровне значимости 0.05, для оценки влияния фактора на распределение признака — однофакторный дисперсионный анализ.

Размер жужелиц *C. granulatus* пойменных лугов Окского заповедника варьировал у самцов от 13 до 20 мм (среднее значение 17 мм), у самок — от 15 до 22 мм (среднее значение 18 мм). Этому виду свойственен половой диморфизм. Самцов *C. granulatus* легко можно отличить по расширенным и густо опушенным членикам на передних лапках, кроме того, самки данного вида обычно бывают несколько крупнее самцов. Проведенные измерения подтверждают данный факт. При этом статистически значимые различия были установлены только для длины надкрылий и длины тела. Большая длина надкрылий у самок, чем у самцов и, как следствие, большая длина тела объясняются тем, что у самок в брюшке происходит развитие яиц. В овариолах одной самки может созреть до 20 яиц. Различия других морфометрических параметров оказались статистически незначимы и, вероятно, не были связаны с половой принадлежностью.

Также нами были установлены различия в изменчивости размеров тела у зимовавших и незимовавших жуков. *C. granulatus* характеризуется весенним типом размножения, летней личинкой и зимовкой на стадии неполовозрелого имаго, которые размножаются в следующем году (Трушицына, 2009). Установлено, что жуки, уходящие на зимовку, отличались меньшими размерами (17.4 мм) по сравнению с жуками, которые перезимовали (17.7 мм). Данную закономерность, вероятно, можно объяснить тем, что более крупные особи лучше переносили зимовку.

Отличия по всем размерным характеристикам были установлены для жуков из разных типов местообитания. Максимальные значения изученных параметров характерны для жуков, которые были собраны на пойменных лугах со средней влажностью почвы (средняя длина тела 18 мм), средние значения отмечены для

биотопов с высокой влажностью почвы (17.5 мм), а наименьшие — для незаливаемых, наиболее сухих стадий (16.8 мм). Подобное распределение, вероятно, объясняется разной кормностью для личинок изученных местообитаний. Выявленные различия оказались статистически значимыми. Проведенный однофакторный дисперсионный анализ установил значимость влияния фактора (влажность почвы) на все размерные показатели у жуков этого вида.

VARIATION OF MORPHOMETRIC CHARACTERISTICS IN *CARABUS GRANULATUS* (COLEOPTERA, CARABIDAE) IN CONDITIONS OF MESHCHERA LOWLAND

Kuznetsova Yu. N., Trushitsyna O. S., Ananeva S. I., Bocharov A. A.

Ryazan State University named after S. A. Yesenin, Ryazan, Russia

e-mail: *trushicina01@mail.ru*

It was studied the variation of morphometric parameters (length of body, head, and elytra; height and width of pronotum) for trans-palaeartic eurybiont species *Carabus granulatus* in the territory of Okskiy state natural biosphere reserve (Ryazan region, Spassk district). Sex distinctions were defined: females are bigger than males. The beetles, going for wintering, differ with smaller size against the overwintered. At biotopic differences analysis the significant effect of abiotic factor (soil moisture) on all size parameters in *C. granulatus* was revealed.

Key words: *variation, sizes, soil moisture, Okskiy natural reserve, Carabus granulatus.*

РАЗМЕРЫ ЧЕРЕПА ЛЕСНЫХ КУНИЦ ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ

Лансинк Г. М. Д.¹, Пулланен А.¹, Монахов В. Г.²

¹*Университет Оулу, г. Оулу, Финляндия*

²*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия*

e-mail: *mon@ipae.uran.ru*

Биология лесной куницы, как активно эксплуатируемого пушного зверька, исследована довольно хорошо. Вместе с тем даже в таксономическом аспекте и в плане филогеографии еще многие вопросы ждут своего решения (Павлинин, 1963; Anderson, 1970). В частности, один из параметров популяций вида — размерная структура — выявлен далеко не для всех районов видового ареала. Дальше всех

в изучении размеров зверька продвинулись такие исследователи, как Е. Anderson (1970) и S. Reig (1989), на российской части ареала — Л. С. Рябов (1962; Кавказ), В. Н. Павлинин (1959, 1965; Шалинский и Тобольский районы) и Н. М. Полежаев (1998; Европейский Северо-Восток). В публикации Б. А. Кузнецова (1941) приведены данные по сборным выборкам «западно-европейской», «куницы русской» и кавказской. Эти же размерные характеристики приведены и в видовом очерке В. Г. Гептнера с соавт. (1967). В определителях И. М. Громова с соавт. (1963) и А. А. Аристова и Г. Ф. Барышникова (2001) размерной характеристики подвидов не приводится. Монография известного исследователя лесной куницы России Н. Н. Гракова (1981) посвящена в основном вопросам экологии и промысла вида, и данных по краниометрии не содержит, как и коллективная монография «Соболь, куницы, харза» (1973). Сведения о размерах черепа ряда группировок имеются в докторской диссертации Н. Н. Гракова (1984), но остались неопубликованными. Новые сведения по 14 популяциям куницы России в сравнении с европейскими опубликованы В. Г. Монаховым (2009, 2014).

В работах Е. Anderson (1970; 4 промера) и S. Reig (1989; 15 промеров черепа) репрезентативные краниометрические данные имеются соответственно по 4 и 8 регионам Европы. На севере Европы, в частности в Фенноскандии, размеры куниц не исследованы. Поэтому задачей данной работы стало изучение размеров черепа лесной куницы Финляндии по краниологическим коллекциям музея в Университете Оулу. В измеренную по 20 промерам (описание промеров в основном по Driesh, 1976) выборку включены взрослые, старше 1 года, лесные куницы (31 самец и 27 самок). Набор признаков для лучшей сравнимости в основном, совпадает со списками Г. И. и В. Г. Монаховых (1976, 2006, 2012). Промеры последовательно делали Г. Лансинк и А. Пулланен с усреднением полученных ими значений. Цифровые данные обработаны методами вариационной статистики. В данном исследовании использованы три признака: кондилобазальная длина (КБД), наибольшая ширина (НШ) и наибольшая высота (НВ) черепа (размеры указаны в мм).

Полученные нами средневыборочные значения признаков лесных куниц Финляндии, оказались следующими (самцы/самки \pm SE): КБД — $85.61\pm 0.41/78.90\pm 0.41$; НШ — $39.75\pm 0.24/36.25\pm 0.21$; НВ — $32.48\pm 0.14/29.71\pm 0.16$. Ранее Е. Андерсон (1970) для 38 самцов и 32 самок Финляндии привел следующие значения КБД: $83.59/77.37$, т. е. они значительно ниже полученных нами. Мы предполагаем, что в выборке, измеренной Е. Андерсоном, была высокая доля прибылых зверьков, возможны также и ошибки в определении пола животных.

Мы имели возможность сравнить размеры куниц Финляндии с показателями из соседних популяций вида (общий объем привлеченных выборок 397 экз., из них 231 самец). Так, в более западных группировках вида размеры оказались крупными (Reig, 1989): Южная Швеция (КБД, НШ, НВ) — $88.00\pm 0.44/79.30\pm 0.30$, $41.10\pm 0.19/37.50\pm 0.24$, $33.10\pm 0.20/29.80\pm 0.21$; Северная

Швеция — $86.60 \pm 0.44 / 80.10 \pm 0.40$, $40.30 \pm 0.18 / 37.70 \pm 0.19$, $32.70 \pm 0.12 / 30.40 \pm 0.17$;
 Дания — $87.10 \pm 0.27 / 79.20 \pm 0.40$, $42.10 \pm 0.13 / 37.50 \pm 0.24$, $34.20 \pm 0.21 / 31.30 \pm 0.32$.

Размеры черепа лесных куниц к востоку от Финляндии в четырех соседних популяциях России оказались статистически значимо мельче (измерения В.Г. Монахова, коллекции северо-западного филиала ВНИИОЗ, г. Санкт-Петербург и ВНИИОЗ, г. Киров — выборка «Вологда»). Для популяции Карелии средневыборочные значения (КБД, НШ, НВ) следующие: $83.50 \pm 0.44 / 76.46 \pm 0.28$, $35.49 \pm 0.16 / 33.77 \pm 0.14$, $31.47 \pm 0.13 / 29.09 \pm 0.12$; для Новгородской области — $81.59 \pm 0.40 / 75.45 \pm 0.23$, $35.26 \pm 0.16 / 33.81 \pm 0.16$, $31.13 \pm 0.15 / 29.16 \pm 0.15$; для Ленинградской области — $83.38 \pm 0.32 / 76.03 \pm 0.33$, $35.63 \pm 0.15 / 33.79 \pm 0.14$, $31.79 \pm 0.16 / 29.15 \pm 0.14$; для Вологодской области — $81.19 \pm 0.38 / 74.66 \pm 0.35$, $34.91 \pm 0.14 / 34.08 \pm 0.20$, $31.06 \pm 0.16 / 29.08 \pm 0.19$.

Полученные по финским куницам сведения позволяют заключить, что в географии распределения размеров, по крайней мере для охваченной части ареала, имеется тренд (клинальность) увеличения этих параметров с востока на запад, который ранее обнаружил Reig (1989), не располагая, однако, для подробной картины более детальными сведениями по российской части ареала. Изученная популяция в полной мере вписывается в обнаруженную закономерность, поскольку является крупнее по размерам черепа более восточных зверьков, но имеет меньшие размеры, чем другие скандинавские популяции.

В целом в ареале наибольшие размеры имеют самцы островной популяции Менорка (Lopez-Martin et al., 2006; КБД — 87.8 мм). Среди самок наивысший показатель КБД (80.1 мм) отмечен для популяции Бельгии (Reig, 1989) и, как указано выше, для Северной Швеции.

SKULL SIZES OF PINE MARTENS IN EASTERN FENNOSCANDIA

Lansink G. M. J.¹, Pöllänen A.¹, Monakhov V. G.²

¹*Ecology and Genetics Research Unit, University of Oulu, Oulu, Finland*

²*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

e-mail: *mon@ipae.iran.ru*

We analyzed the skull size of Pine Marten in Finland. We found out that the studied samples are larger than eastern populations (in Karelia, the Novgorod, Leningrad, and Vologda regions), but smaller than Scandinavian populations (in Denmark and Sweden). The obtained data confirm the westward increase of the Pine Marten skull size.

Key words: *size, skull, Pine Marten, Finland.*

ПРИМЕНЕНИЕ ИДЕЙ ТЕОРИИ ИНФОРМАЦИИ К АНАЛИЗУ ОХОТНИЧЬЕГО ПОВЕДЕНИЯ ГРЫЗУНОВ С РАЗНЫМИ ТИПАМИ ПИТАНИЯ

Левенец Я. В.¹, Новиковская А. А.¹, Пантелеева С. Н.^{1,2},
Резникова Ж. И.^{1,2}, Гуреева А. В.³, Феоктистова Н. Ю.³, Суров А. В.³

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск, Россия

²Новосибирский государственный университет, г. Новосибирск, Россия

³Институт экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия

e-mail: jan.levenets@gmail.com

При проведении сравнительных поведенческих исследований часто возникает вопрос, насколько близки стереотипные поведенческие последовательности, демонстрируемые, к примеру, разными видами животных. Ранее было показано (Левенец, 2017), что охотничье поведение грызунов может служить хорошей моделью для сравнительной оценки сложности и изменчивости поведенческих стереотипов. Продолжая эти исследования мы расширили спектр видов, описав охотничье поведение у всеядных и зеленоядных видов — представителей семейства Cricetinae.

Цель нашего исследования — поиск закономерностей в видоспецифических охотничьих стереотипах у девяти видов мелких млекопитающих с различающимися типами питания и степенью филогенетического родства. В качестве инструмента для сравнения поведения мы используем метод, основанный на применении понятия Колмогоровская сложность. Приближение к оценке Колмогоровской сложности получают с помощью алгоритмов сжатия данных, реализованных в программах-архиваторах файлов (подробнее см.: Пантелеева и др., 2010; Reznikova et al., 2013). Случайные (непредсказуемые) последовательности символов сжимаются хуже, чем последовательности, обладающие высокой предсказуемостью. На основании этого свойства можно судить об относительной сложности поведения, «записанного» в файлах.

Эксперименты проводились в лаборатории в 2012–2018 гг. на восьми видах мышевидных грызунов с различными типами питания: эврифаги — серая крыса *Rattus norvegicus* ($n = 81$), хомячок Кэмпбелла *Phodopus campbelli* ($n = 19$), джунгарский хомячок *P. sungorus* ($n = 30$), хомячок Эверсмэнна *Allocricetulus evermanni* ($n = 8$), монгольский хомячок *Al. curtatus* ($n = 13$); зерноядный вид — полевая мышь *Apodemus agrarius* ($n = 26$); зеленоядные виды — узкочерепная полевка *Lasiopodomys gregalis* ($n = 46$) и тувинская полевка *Alticola tuvunicus* ($n = 53$). В качестве эталона для сравнения охотничьего поведения выбран насекомоядный вид — обыкновенная бурозубка *Sorex araneus* ($n = 11$).

Животных по одному тестировали в прозрачных аренах размером 45×45×50 см для серых крыс и 30×30×35 см для остальных видов, предъявляя

имаго мраморного таракана *Nauphoeta cinerea* в качестве подвижной добычи. Поведение животных фиксировали с помощью видеокамеры. Анализировали только случаи успешной охоты, закончившиеся поимкой и поеданием добычи. С помощью программы Observer XT охотничье поведение грызунов преобразовывали в последовательность символов. Поведенческие последовательности, записанные в виде букв, были перенесены в отдельные для каждого вида текстовые файлы (.txt). Из полученных «суммарных» файлов для каждого вида случайным образом выбирались последовательности, которыми наполняли несколько (от 3 до 10, в зависимости от объема «суммарного» файла) текстовых файлов объемом по 300 байт и сжимали при помощи архиватора данных 7-zip (алгоритм сжатия gzip). Полученное отношение объема файла после сжатия к исходному объему файла — степень сжатия — отражает Колмогоровскую сложность последовательности: чем выше степень сжатия, тем более непредсказуемая и хаотичная (сложная) информация записана в файле (подробнее см.: Reznikova et al., 2017).

Охотничий стереотип серой крысы обладает наибольшей сложностью — средняя степень сжатия файлов 0.540 (U -test, $p < 0.01$), наименее сложный охотничий стереотип у полевой мыши (средняя степень сжатия 0.464) (U -test, $p < 0.01$). Сложность охотничьих стереотипов зеленоядных узкочерепной и тувинской полевок, всеядного монгольского хомячка оказалась близка к обыкновенной бурозубке: средние значения степени сжатия стереотипов у этих видов составили 0.492, 0.488, 0.486 и 0.490 соответственно. Хомячки джунгарский, Кэмпбелла и Эверсмманна по сложности стереотипа сходны: 0.519, 0.500 и 0.504. По сравнению с обыкновенной бурозубкой, полевой мышью, узкочерепной и тувинской полемками охотничий стереотип джунгарского хомячка более сложен (U -test, $p < 0.01$).

В нашем исследовании эврифаг-генералист серая крыса продемонстрировала самый высокий уровень сложности охотничьего поведения. Это отражает высокую изменчивость реакций крыс на живую добычу и менее предсказуемые переходы между элементами стереотипа. У всеядных хомячков — Эверсмманна, Кэмпбелла и джунгарского — сложность стереотипа несколько выше, чем у исследованных зерно- или зеленоядных видов и бурозубки; охотничье поведение у этих видов можно рассматривать как более генерализированное. Сложность стереотипа у исследованных зеленоядных полевок близка к насекомоядному, а у полевой мыши достоверно ниже, что позволяет предположить большую упорядоченность действий и их предсказуемость (стереотипность), характерную для специализированных охотников на насекомых. Мы предполагаем, что у грызунов есть разные типы охотничьего поведения: один основан на лаконичном «стандарте» насекомоядных, другой более изменчив и имеет менее предсказуемые переходы между элементами и, возможно, характерен для генералистов.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты № 18–34–00119, № 17–04–00702) и программы ФНИ государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект № VI.51.1.10. (AAAA-A16–116121410120–0).

APPLICATION OF INFORMATION THEORY IDEAS TO THE ANALYSIS OF HUNTING BEHAVIOR OF RODENTS WITH DIFFERENT TYPES OF DIET

Levenets J. V.¹, Novikovskaya A. A.¹, Panteleeva S. N.^{1,2}, Reznikova Zh. I.^{1,2}, Gureeva A. V.³, Feoktistova N. Yu.³, Surov A. V.³

¹*Institute of Animal Systematics and Ecology SB RAS, Novosibirsk, Russia*

²*Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia*

³*Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, Russia*

e-mail: jan.levenets@gmail.com

Hunting behavior of several species of rodents was studied with use of the method based on the notion of Kolmogorov's complexity. The authors have presumed that rodents possess different types of hunting behavior: one is based on laconic «standard» of insectivores, the other is more variant and has less predictable transitions between elements; thus it is specific for generalists.

Key words: *rodents, hunting behavior, types of diet.*

СТРОЕНИЕ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ И ПОГЛОЩАЮЩИХ КОРНЕЙ ПЕТРОФИТНЫХ BRASSICACEA

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

Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: alina.malakheeva@gmail.com

Петрофитные растения имеют морфологические и функциональные признаки, позволяющие им существовать в условиях недостатка влаги, а на серпентинитах также при низком содержании NPK и высоких концентрациях тяжелых металлов, в частности Ni (Van Hoeswijk et al., 2018; Тептина и др., 2016). Анализ этих признаков важен для лучшего понимания общих механизмов адаптации растений к дефициту воды и макроэлементов, следовательно, имеет как фундаментальное, так и прикладное значение.

Известно, что у растений, обитающих в условиях низкой доступности ресурсов, например Р и воды, наблюдаются высокие удельная длина тонких корней (SRL) (Zhu, Lynch, 2004; Craine, 2006), соотношение биомассы корень–побег (Hermans et al., 2006), длинные корневые волоски (Bayuelo-Jiménez et al., 2011), большая площадь аэренхимных полостей в коре корня (Postma, Lynch, 2011). Эти результаты в основном получены на небольшой группе культурных растений без

учета взаимодействия морфологических и структурно-функциональных признаков корневой системы (Fort et al., 2015).

Целью настоящего исследования изучить структурно-функциональные признаки корневых систем и корней петрофитных растений крестоцветных видов *Alyssum obovatum* и *Schivereckia podolica*. Для сравнения были выбраны рудеральные виды *Capsella bursa-pastoris* и *Thlaspi arvense*. Растения выращивали в контролируемых условиях в смеси перлита и вермикулита (1:1) по стандартной методике при поддержании 40%-ной влагоемкости субстрата от полной. Исследовали стандартные признаки подземной сферы растений (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

Мы обнаружили достоверные различия в скорости дыхания корней: корни у петрофитных видов *Alyssum obovatum* и *Schivereckia podolica* дышали в 2 раза менее интенсивно, чем у рудеральных. Низкая интенсивность дыхания, возможно, связана с низкими уровнем метаболизма этих растений и скоростью их роста, а также особенностями строения метаболически активной ткани поглощающих корней. В сравнении с рудеральными видами у петрофитных паренхима коры имеет более мелкие, плотно упакованные клетки, расположенные в один слой. Диаметр стелы и соотношение стелы и коры в корнях двух групп видов одинаковы. Несмотря на меньшую толщину поглощающих корней у петрофитных видов, удельная длина корней (SRL) у них была в 1.3 раза меньше, чем у рудеральных. Мы не обнаружили достоверных различий в длине корневых волосков и плотности боковых корней у рудеральных и петрофитных видов. Корневая система *A. obovatum* и *S. podolica* имела меньше порядков ветвления корней (4–5) в сравнении с рудеральными видами (5–6).

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что диаметр корня, количество слоев и размеры клеток паренхимы в тонких корнях можно рассматривать как результат адаптации изученных видов крестоцветных к условиям недостатка воды и макроэлементов.

STRUCTURE OF ROOT SYSTEMS AND ABSORBING ROOTS IN PETROPHYTIC BRASSICACEAE

Malakheeva A. V., Sinenko O. S., Malygin M. V.

Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia

e-mail: alina.malakheeva@gmail.com

We present the results of the study of the structural and functional characteristics of root systems and roots of the petrophytic plants *Alyssum obovatum* and *Schivereckia podolica*. We also discuss the results of their comparison with the ruderal species *Capsella bursa-pastoris* and *Thlaspi arvense*.

Key words: root system, petrophytic plants, ruderal plants.

**РАНО РАСПУСКАЮЩАЯСЯ И ПОЗДНО РАСПУСКАЮЩАЯСЯ РАСА
ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В ЗАПОВЕДНИКЕ «БЕЛОГОРЬЕ».
УЧАСТОК «ЛЕС НА ВОРСКЛЕ»**

Мальшева К. Д.

Институт наук о Земле СПбГУ, г. Санкт-Петербург, Россия

e-mail: xemadm@mail.ru

Рано распускающаяся (*Quercus robur* var. *praecox*) и поздно распускающаяся (*Quercus robur* var. *tardiflora*) расы дуба черешчатого были описаны преподавателем Харьковского университета В. М. Черняевым в 1858 г. в лесах Украины. По сообщениям С. Н. Карандиной (1966), стояры из окрестностей заповедника Санкт-Петербургского государственного университета «Лес на Ворскле» еще до революции, когда покупали 200- и 250-летние дубы из нагорной дубравы, платили разную цену за «дубицу», рано распускающую листья, и «дуб», поздно распускающий листья. Более подробных сведений по двум расам дуба в данном заповеднике практически нет. Нами в 2014 г. была заложена постоянная пробная площадь размером 0.25 га. В результате проведенных наблюдений как на пробной площади, так и по всему заповеднику было выявлены следующие показатели.

Время распускания листьев не зависит от ландшафта (экологии или, элементарно, места произрастания). Дубы одной расы, произрастающие на вершине холмов, как и растущие в оврагах, распускаются одновременно, т. е., разница в облиствлении является величиной постоянной и передается по наследству (Карандина, 1966).

Разница в распускании листьев у *Quercus robur* var. *praecox* и *Quercus robur* var. *tardiflora* может быть от 20 до 35 дней. Если у первой расы распускается во второй–третьей декадах апреля, то у второй — во второй декаде мая или конце мая. К моменту распускания почек поздней расы листовая пластинка ранней сформировалась и достигла своего нормально размера. Дуб ранний распускается позже на несколько дней, чем сопутствующие породы: вяз, липа, клен, или одновременно с ними: ясень. В конце апреля нераспустившаяся поздняя раса дуба остается единственной нераспустившейся породой в дубраве. При этом можно услышать мнение, что этот дуб засох. Однако во второй–третьей декадах мая почки у зимнего дуба проклевываются и наступает медленное в течении пяти–шести дней распускание этой формы дуба.

В описываемом нами заповеднике имеется некоторое разнообразие по форме и величине листьев дубов обеих рас. У большинства деревьев рано распускающейся расы листья меньшей величины с более глубокими лопастями и

более темной окраской, а поздно распускающейся расы в большинстве обладают противоположными признаками. Вегетационный период у *Quercus robur* var. *tardiflora* более короткий, многие дубы этой расы заканчивают сбрасывание листьев раньше, чем *Quercus robur* var. *praecox*.

Большинство дубов в реликтовой части дубравы заповедника «Лес на Ворскле» являются поздно распускающейся расой. Важно также отметить, что под пологом дубов поздней расы больше всходов растительности, чем под дубами ранней расы. В дубраве из поздно распускающейся расы наиболее развиты нижние яруса под пологом дуба. К тому моменту, когда верхний ярус — дубы — начинают покрываться листвой, уже прошло более трех недель активного вегетационного периода. Первоцветы — пролеска сибирская, хохлатка, медуница неясная и другие растения — эфемероиды, зацветают за четыре недели до момента облиствения верхнего полога древостоя и около двух декад прошло с момента цветения косточковых (вишня войлочная, терн и алыча).

Таким образом, многоярусность дубравы выражена в местах произрастания поздно распускающегося дуба. Требуются дальнейшие исследования для выявления более детальных различий обеих рас дуба в заповеднике «Лес на Ворскле».

EARLY LEAFING OUT AND LATE LEAFING OUT RACES OF
PEDUNCULATE OAK IN THE NATURE RESERVE «BELOGORYE»
(THE SITE «FOREST ON THE RIVER VORSKLA»)

Malysheva K. D.

Institute of Earth Sciences, Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russia
e-mail: *xemadm@mail.ru*

We present the results of comparison of the early leafing out and late leafing out Pedunculate Oak *Quercus robur* «races» of the site «Forest on the River Vorskla» in the Nature Reserve «Belogorye». Most trees of the early leafing out «race» have smaller leaves of a darker color with deeper lamina. The leaves of trees of the late leafing out «race» mostly feature the opposite characteristics. Oaks of the late leafing out «race» dominate in the relict part of the reserve oak forest.

Key words: *Quercus robur*, «Forest on the River Vorskla», early leafing out oak, late leafing out oak.

СВЯЗЬ ИЗОТОПНОГО СОСТАВА УГЛЕРОДА $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ СО СТРУКТУРОЙ ЛИСТА У БЕРЕЗ ПРИ СМЕНЕ КЛИМАТА

Мигалина С. В.¹, Иванова Л. А.¹, Ронжина Д. А.¹, Иванов Л. А.¹,
Ренненберг Х.²

¹Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

²Институт лесной ботаники и физиологии деревьев, г. Фрайбург, Германия

e-mail: Fterry@mail.ru

Изотопный состав углерода в листьях отражает соотношение концентраций углекислого газа внутри листа и окружающем воздухе (C_i/C_a) (Farquhar et al, 1989) и часто рассматривается как функция изменения устьичной проводимости относительно уровня ассимиляции CO_2 внутри хлоропластов (Ehleringer et al., 2002). Концентрация CO_2 в межклеточном пространстве зависит от его поступления внутрь листа через устьица и оттока углекислоты из межклетников внутрь клеток, который определяется интенсивностью реакций карбоксилирования и скоростью диффузионных процессов через поверхность мезофилла. При этом, если значение устьичного контроля хорошо изучено, то роль внутренней структуры листа остается неясной. Главную роль в диффузионных процессах играет пространственная организация мезофилла, которая, с одной стороны, является результатом эволюционной дивергенции видов, а с другой может изменяться в зависимости от условий среды в пределах нормы реакции данного вида. Хорошим объектом для изучения причин и закономерностей связи изотопного соотношения со структурой листа являются близкие таксоны растений, совместно произрастающие в широком спектре климатических условий.

Нами проведен анализ изотопного состава $\delta^{13}\text{C}$, структуры мезофилла и устьичного аппарата листа двух симпатрических видов берез — *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh., из разных природно-климатических зон Урала и Западной Сибири. Состав изотопов углерода в листьях определяли с помощью CHN-анализатора NA 2500 (CE Instruments, Италия), соединенного с изотопным масс-спектрометром (Delta Plus; Finnigan, MAT GmbH, Германия). Анализ внутренней структуры листа проводили с помощью метода мезоструктуры фотосинтетического аппарата (Мокроносов, 1978), усовершенствованного методами определения трехмерных характеристик клеток сложной формы (Иванова, Пьянков, 2002; Ivanova et al., 2018), компьютерного анализа изображений и трехмерной реконструкции мезофилла (Иванова и др., 2006). Определяли размеры клеток мезофилла, устьиц, число хлоропластов в клетке, количество устьиц и мезофильных клеток в единице листовой поверхности. На основе этих показателей рассчитывали интегральные параметры структуры листа.

Значения $\delta^{13}\text{C}$ уменьшались вдоль трансекты в направлении северных широт от -26.2‰ до -30.1‰ у *Betula pendula* и от -27.6‰ до -30.0‰ — у *B. pubescens*. Результаты однофакторного ANOVA показали, что географическое положение популяции определяло 62% общей изменчивости $\delta^{13}\text{C}$ в листе. Варьирование значений изотопного состава углерода внутри популяции не превышало 1.5‰ и зависело от погодных условий сезона, которые объясняли 13% общей изменчивости данного параметра. *B. pendula* отличалась более выраженными изменениями соотношения изотопов углерода вдоль трансекты и наличием сильной связи $\delta^{13}\text{C}$ с количеством осадков ($r = -0.7$, $n = 18$; $p < 0.0001$), температурой ($r = -0.6$, $n = 18$; $p < 0.0001$) и коэффициентом увлажнения ($r = 0.6$, $n = 21$; $p < 0.0001$) по сравнению с *B. pubescens*.

Размеры устьиц в северных популяциях *B. pendula* и *B. pubescens* были на 20–27% больше по сравнению с популяциями из южной части трансекты. При этом количество устьиц в единице поверхности листа изменялось только у *B. Pubescens* — более высокие величины отмечены в популяциях из северных широт. Нами не обнаружена связь между изотопным составом углерода и параметрами устьиц — числом и размерами, но для *B. pendula* найдена зависимость между изотопным составом углерода и долей листовой поверхности, занимаемой устьицами. Анализ содержания азота в изученных образцах также показал отсутствие связи между содержанием азота в листе и соотношением изотопов.

Поскольку около 70% азота в листьях приходится на ферменты карбоксилирования, изменение значений $\delta^{13}\text{C}$ у берез связано преимущественно с диффузионными процессами. Обнаружена связь между изотопным составом углерода и параметрами мезофилла берез: у обоих видов $\delta^{13}\text{C}$ отрицательно коррелировало с размерами мезофильных клеток, причем у *B. pendula* эта связь была сильнее ($r = -0.78$, $n = 17$; $p = 0.0002$), чем у *B. pubescens* ($r = -0.47$, $n = 19$; $p = 0.04$). Отрицательные корреляции найдены также между $\delta^{13}\text{C}$ и числом хлоропластов в клетке (*B. pendula*: $r = -0.76$; $n = 17$, $p = 0.0003$; *B. pubescens*: $r = -0.47$; $n = 19$; $p = 0.04$). У исследованных видов $\delta^{13}\text{C}$ имело положительную связь с соотношением поверхности и объема клеток мезофилла, регулирующим скорость диффузии CO_2 (*B. pendula*: $r = 0.84$; $n = 17$; $p < 0.0001$, *B. pubescens*: $r = 0.44$, $n = 19$; $p = 0.05$). Различия между видами берез в изменении $\delta^{13}\text{C}$, на наш взгляд, связаны с их экологическими особенностями: *B. pubescens* предпочитает более влажные местообитания, по сравнению с *B. pendula*, в связи с чем у этого вида соотношение изотопов углерода в меньшей степени зависит от устьичной регуляции поглощения CO_2 .

Установленная нами связь между $\delta^{13}\text{C}$ и параметрами мезофилла указывает на то, не только устьичный аппарат листа, но и параметры мезофилла играют существенную роль в определении изотопного состава углерода в текущих экологических условиях.

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН № АААА-А17-117072810011-1.

THE RELATIONSHIP BETWEEN CARBON ISOTOPE COMPOSITION $^{12}\text{C} / ^{13}\text{C}$ AND LEAF STRUCTURE OF BIRCH SPECIES UNDER CLIMATE CHANGE

Migalina S. V.¹, Ivanova L. A.¹, Ronzhina D. A.¹, Ivanov L. A.¹,
Rennenberg H.²

¹Institute: Botanic Garden UB RAS, Ekaterinburg, Russia

²Institut für Forstbotanik und Baumphysiologie, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg, Germany

e-mail: Fterry@mail.ru

Carbon isotope composition $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ and leaf structure were studied in *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh. from different climatic zones of the Urals and Western Siberia. Changes in $\delta^{13}\text{C}$ to a great extent were determined by geographical position of birch populations. A close relationship between the carbon isotope composition and leaf mesophyll parameters has been found. Two birch species differed in the variation of $\delta^{13}\text{C}$ values along the climatic transect due to their ecological features.

Key words: carbon isotope composition, leaf structure, birch species, climate.

ВЛИЯНИЕ НЕДОСТАТКА ВЛАГИ НА ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ САЖЕНЦЕВ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД ПОД ПОЛОГОМ ЛЕСА

Молчанов А. Г., Гурцев А. И., Беляева Е. А.

Институт лесоведения РАН, Московская обл., Одинцовский р-он, с. Успенское, Россия

e-mail: a.georgievich@gmail.com

При потеплении климата не только растет количество осадков, но и усиливается испарение с поверхности почвы, а это существенно уменьшает влагосодержание деятельного слоя почвы. Согласно имеющимся прогнозам, глобальное потепление в будущем сделает засухи более масштабными и продолжительными на больших территориях. Поэтому актуальна задача отбора видов, устойчивых к недостатку влаги в почве, и определение индикаторных эколого-физиологических параметров, позволяющих предсказывать устойчивость растений к недостатку влаги.

Показательным для оценки водообеспеченности растений является предрасветный водный потенциал растений (ПВПР), так как ночью при замедленной транспирации в растении постепенно восстанавливается потерянная за день влага до того уровня, который определяет ее доступность или недоступность (Мол-

чанов, 2018). Оценку состояния растений наиболее достоверно можно определять по изменчивости зависимости интенсивности фотосинтеза от солнечной радиации (Молчанов, 2015).

Полевые исследования для оценки снижения интенсивности фотосинтеза в условиях засухи от недостатка влаги проводили на саженцах древесных пород, выращенных в сосудах на открытом воздухе под пологом леса, где полный солнечный свет был в полуденное время в течение 0–1.5 ч. Газообмен определяли у 5-летних саженцев дуба, клена, сосны и ели в Серебряннорборском лесничестве Института лесоведения РАН. Растения во время исследования находились под крышей из прозрачного поликарбонатного листа. Водообеспеченность определяли с помощью ПВПР листвы или хвои в камере давления (Рахи, 1973). Интенсивность фотосинтеза измеряли методом экспозиционных камер по открытой схеме (Edwards, Sollins, 1973), концентрацию CO_2 — с помощью портативного инфракрасного газоанализатора LI-840 (Li-Cor, США). Показания газоанализатора регистрировали логгером (EMS Mini32, Чехия) каждые 5 с. Значений газообмена CO_2 и экологических параметров регистрировали непрерывно с помощью оригинального прибора, позволяющего поочередно записывать результаты с 5 экспозиционных камер. Каждую камеру опрашивали каждые полчаса. В течение 2.5 мин определяли концентрацию CO_2 во входящем в камеру воздухе и в течение 2.5 мин — выходящем из экспозиционной камеры воздухе. Автоматическое устройство на основе трехходовых пневмопереключателей обеспечивало непрерывный поток воздуха через каждую экспозиционную камеру. Газообмен CO_2 листвы или охвоенного побега рассчитывали как функцию разности концентраций CO_2 между выходящим из камеры и входящим в камеру наружным воздухом, скорости воздушного потока и площади листвы или хвои в камере (Молчанов, 2010, 2014).

Установлена высокая чувствительность древесных растений к изменению радиационного и температурного режимов в разных условиях водообеспеченности.

Газообмен клена под пологом леса в оптимальных условиях водообеспечения при ПВПР = -0.2 МПа выходил на плато насыщения солнечной радиации при $60\text{--}100$ Вт/м² и составлял 4 мкмоль CO_2 /м²с, но уже при ПВПР = -0.8 МПа его газообмен был только 2 мкмоль CO_2 /м²с.

Ель нормально функционирует при ПВПР = -0.9 МПа, при котором газообмен выходит на плато насыщения солнечной радиации при $100\text{--}150$ Вт/м², достигая 6 мкмоль CO_2 /м²с. При довольно значительном недостатке влаги (ПВПР = -2.0 МПа) газообмен его снизился не очень сильно и составил на плато 4 мкмоль CO_2 /м²с.

Дуб также нормально функционирует под пологом леса: при ПВПР = -1.6 МПа интенсивность фотосинтеза выходит на световое плато при интенсивности солнечной радиации $150\text{--}200$ Вт/м² и составляет около 5 мкмоль CO_2 /м²с; при ПВПР = -2.7 МПа и радиации 100 Вт/м² интенсивность фотосинтеза была 3 мкмоль CO_2 /м², при этом плато насыщения было при $80\text{--}120$ Вт/м², но уже при радиации $150\text{--}200$ Вт/м² интенсивность несколько снизилась и составила 2.5 мкмоль CO_2 /м²с; при ПВПР = -3.4 МПа и радиации 20 Вт/м² интенсивность фотосинтеза была около нуля.

У сосны газообмен хвои 1-го года под пологом леса нормально протекает до ПВПР = -1.2 МПа; интенсивность фотосинтеза при световом насыщении в этих условиях равна 4.0 мкмоль $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$, световое насыщение составляет $100\text{--}200$ Вт/м². При уменьшении ПВПР интенсивность фотосинтеза также снижается, и при достижении ПВПЛ = -2.2 МПа она становится около нуля при радиации 50 Вт/м², а при более высокой радиации — отрицательной, т.е. на свету наблюдается дыхание.

IMPACT OF MOISTURE DEFICIENCY ON ECO-PHYSIOLOGICAL INDICATORS OF TREE SEEDLINGS UNDER THE FOREST CANOPY

Molchanov A. G., Gurtsev A. I., Belyaeva E. A.

Institute of Forest Science, RAS, Moscow region, Odintsovo district, with. Uspenskoye, Russia

e-mail: *a.georgievich@gmail.com*

The results of field studies of the gas exchange of 5-year-old seedlings of oak, maple, pine and spruce are presented. The estimates of the decrease in the intensity of photosynthesis in drought conditions due to lack of moisture are obtained. The high sensitivity of woody plants to changes in the sun radiation and temperature regimes in the different conditions of water supply was established.

Key words: *gas exchange, water supply, wood species.*

СРАВНЕНИЕ ПОВРЕЖДЕННОСТИ ЛИСТЬЕВ ИНВАЗИВНОГО ACER NEGUNDO И АБОРИГЕННЫХ ДЕРЕВЬЕВ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

Молчанова Д. А.¹, Мумбер А. Г²

¹*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия*

²*Ильменский государственный заповедник УрО РАН, г. Миасс, Россия*

e-mail: *mda-94a@mail.ru*

Исследование провели для оценки одной из гипотез, объясняющих причины быстрого экологического успеха чужеродного в Евразии дерева *Acer negundo*. Проверяли гипотезу об отсутствии у *Acer negundo* естественных врагов (enemy release hypothesis) на примере анализа повреждаемости его листьев беспозвоночными-фитофагами и другими агентами.

Цель работы: оценить встречаемость повреждений листьев у *Acer negundo* во вторичном ареале в сравнении с аборигенными деревьями.

Исследования проведены на 4 пробных площадях: 2 площади — территория Ильменского государственного заповедника; 2 площади — территория г. Миасс. На каждой площади анализировали по одной ветке (30–40 листьев) от 10 особей трех видов древесных растений (*Acer negundo*, *Salix caprea*, *Betula pendula*) в три тура (в июне, июле и августе) летом 2018 г. Всего проанализировано 10.5 тыс. листьев. У каждого листа регистрировали присутствие/отсутствие повреждений 5 типов: галлы, мины, краевые и внутренние повреждения с полным изъятием тканей листа (погрызы), грибные, бактериальные повреждения и повреждения неясного происхождения. Определяли встречаемость листьев с разными типами повреждений на пробной площади.

Установлено, что по сравнению с *Salix caprea* и *Betula pendula* у *Acer negundo* ниже встречаемость листьев с галлами, с минами, с краевыми и внутренними погрызами. У *Salix caprea* и *Betula pendula* уже в начале сезона насекомыми повреждены в среднем половина листьев, а в конце сезона — 80–90% листьев. У *Acer negundo* даже в конце сезона повреждены насекомыми не более, чем 60% листьев. Повреждения неясного происхождения (грибные, бактериальные повреждения и повреждения неясного происхождения) проявляются у *Acer negundo* сильнее, чем у аборигенных *Salix caprea* и *Betula pendula*.

Таким образом, в целом гипотеза об отсутствии естественных врагов у *Acer negundo* имеет некоторое подтверждение. Для более обоснованных заключений необходимо оценить долю изъятых фитофагами площади листовой поверхности.

COMPARISON OF LEAF DAMAGE IN THE INVASIVE ACER NEGUNDO AND NATIVE TREES IN THE SOUTHERN URALS

Molchanova D. A.¹, Mumber A. G.²

¹*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

²*Ilmen Nature Reserve UB RAS, Miass, Russia*

e-mail: *mda-94a@mail.ru*

We discuss the results of comparison of leaf damage in the invasive Box Elder *Acer negundo* and native trees in the Southern Urals. We evaluated one of the hypotheses explaining the reasons for the rapid ecological success of Box Elder which is alien in Eurasia. We present the results of testing the hypothesis of the absence of natural enemies for Box Elder.

Key words: *Acer negundo*, invasive species, leaf damage, Southern Urals.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИЗНЕННО ВАЖНЫХ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ВОДЯНОЙ ПОЛЕВКИ В ПОПУЛЯЦИОННОМ ЦИКЛЕ

Музыка В. Ю., Потапова О. Ф., Потапов М. А.

*Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск,
Россия*

e-mail: *muzyk@ngs.ru*

Ключевое значение в обеспечении динамически устойчивого существования популяций в меняющихся условиях среды обитания отводится разноразнокачественности составляющих ее особей (Мошкин, Шилова, 2008). Водяная полевка (*Arvicola amphibius*), населяющая обширный ареал и характеризующаяся регулярной сезонной сменой стадий обитания и выраженной динамикой численности, является удобным модельным объектом популяционных исследований (Пантелеев, 1968; Saucy, 1994; Евсиков и др., 2001; Максимов, 2001; Литвинов и др., 2013). Вместе с тем, несмотря на большой объем накопленных сведений, многие стороны биологии данного вида мало изучены и их дальнейшая разработка может пролить свет на проблемы, общие как для популяционной экологии мелких млекопитающих, так и биологии в целом. В этом контексте цель нашего исследования — установить характер изменений жизненно важных морфофизиологических параметров в связи с популяционной динамикой водяной полевки.

Материалом послужили данные о морфофизиологических характеристиках более 6000 тыс. водяных полевок (обоюпола, сеголетки зимовавших), отловленных в природе в окрестностях д. Лисьи Норки Убинского р-на Новосибирской обл. (55°50' с.ш., 80°00' в.д.). Период сбора материала с 1982 г. охватывает не менее трех полных популяционных циклов. Также были использованы опубликованные сведения о динамике численности данной популяции (Евсиков и др., 2001). В анализе применяли как натуральные значения, так и индексы (Шварц и др., 1968), характеризующие прежде всего жизнеспособность и репродуктивный потенциал особей в конкретной экологической ситуации: масса тела, семенников, семенных пузырьков, надпочечников и бурого жирового тела, локализованного в межлопаточной области (БЖТ). Эти показатели были получены в процессе следующего за отловом внешнего осмотра и вскрытия полевок (Максимов, 1959). В работе применяли общепринятые статистические методы параметрической и непараметрической статистики (Лакин, 1973).

Известно, что масса тела является интегрированным показателем физического состояния организма, характеризующим его жизнеспособность (Мошкин, 1989; Назарова, Евсиков, 2007, 2010). Нами показано, что среднегодовые значения массы

тела у всех половозрастных групп имеют выраженную межгодовую динамику и на пике численности популяции достоверно выше, чем на иных фазах цикла. Этот результат подтверждает ранее полученные данные о положительной корреляции средней массы тела особей с динамикой численности популяции.

В осуществлении жизненно важной функции — генерации теплоты для температурного гомеостатирования и регуляции энергетического баланса, в т. ч. с использованием жировых запасов организма, задействована бурая жировая ткань (Медведев, Елсукова, 2002). Нами была выявлена связь массы БЖТ с фазой популяционного цикла: наибольшие значения данного показателя приходились на рост численности популяции.

Популяционный уровень стрессированности и стресс-реактивности особей связан с популяционной динамикой, и одним из звеньев стресс-реакции служит активация адренокортикальной функции. Длительная активация данной функции приводит к увеличению массы надпочечников (Мошкин, 1989). Нами обнаружено, что максимальные значения индексов надпочечников сезонов — показателя уровня их стрессированности — совпадают с пиками численности. Это объясняется, очевидно, обострением социальных взаимоотношений в поселениях и конкуренции за ресурсы с более сильными зимовавшими особями при высокой численности.

Ранее нами была обнаружена положительная корреляция ($r_{27} = 0.41$; $p \leq 0.05$) массы семенных пузырьков зимовавших самцов с плотностью размножающихся полевок в локальных поселениях в сезон размножения (Музыка и др., 2012). При сопоставлении репродуктивных кондиций зимовавших самцов на разных фазах динамики численности было получено статистически значимое превышение индексов семенных пузырьков зимовавших самцов в фазы роста над таковыми в фазы спада численности. Данные факты могут означать, что при повышении плотности и конкуренции между потенциально размножающимися самцами происходит в среднем улучшение их репродуктивных показателей.

Таким образом, установлена множественная связь изменений жизненно важных морфофизиологических показателей у водяной полевки с колебаниями численности популяции. Выявленные взаимосвязи в условиях меняющихся внутрипопуляционных факторов могут являться элементами механизма поддержания структурно-функциональной целостности и устойчивого существования популяции во времени. Исходя из результатов, полученных на данном модельном виде, можно обоснованно предполагать существование подобных связей и для других видов мелких млекопитающих, популяции которых подвержены флуктуациям.

Работа поддержана Программой фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект № VI.51.1.8. (АААА-А16–116121410118–7) и РФФИ (проект № 19–04–00929).

VARIATION OF MORPHOPHYSIOLOGICAL INDICATORS OF WATER VOLE IN A POPULATION CYCLE

Muzyka V. Yu., Potapova O. F., Potapov M. A.

Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk, Russia

e-mail: muzyk@ngs.ru

By the example of three complete population cycles of water vole it is shown that in all age groups and sexes the average annual body mass values are of marked inter-annual dynamics and significantly higher at the population numbers peak than at the other phases of a cycle. The most values of brown adipose tissue mass fall on a rise of population numbers. It is found out that the maximal values of adrenal indices of yearlings — indicator of their stress degree — correspond to the numbers peaks.

Key words: *water vole, morphophysiological indicators, population cycle.*

ИЗМЕНЕНИЕ АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ЗАСУШЛИВОГО КЛИМАТА

Немерешина О. Н.¹, Филиппова А. В.², Гусев Н. Ф.², Рябинина З. Н.²

¹*Оренбургский государственный медицинский университет, г. Оренбург, Россия*

²*Оренбургский государственный аграрный университет, г. Оренбург, Россия*

e-mail: kassio-67@yandex.ru

При инвентаризации лекарственных растений в период ботанических экспедиций по территории области нами были выявлены перспективные виды семейства Plantaginaceae Juss. — подорожниковые, охватывающие обширный ареал и используемые в фитотерапии — народной медицине, ветеринарии и способные быть источником ЛРС. Среди них виды *Plantago* L., *Veronica* L. и *Linaria* Mill., почти не изученные в регионе в отношении вариабельности и морфолого-анатомической структуры надземных органов растений. При этом известно, что при гипертермии на территории растения испытывают стресс, что побуждает их формировать в процессе онтогенеза механизмы защиты от экстремальных факторов.

На первом этапе для изучения влияния климата на биологические особенности и анатомо-морфологическую структуру растений нами взяты два вида сем. Plantaginaceae Juss.: *Linaria vulgaris* Mill. и *Veronica incana* L. Исследуемые виды представляют растения разных экологических групп: *L. vulgaris* — мезофит, *V. incana* — типичный ксерофит (до недавнего времени входивших в семейство Scrophulariaceae Juss. — норичниковые). Поэтому представляет интерес изучение влияния повы-

шенной инсоляции и дефицита влаги на морфологию и внутреннюю структуру этих видов, встречающихся в разных местообитаниях степной зоны области.

В результате исследований установлено, что общим для обоих видов является дорсовентральное строение листа, мощная кутикула на листьях и вместилища слизи в мезофилле, чего не наблюдается у односемянных растений, встречающихся в лесной зоне Среднего Урала. У вида *Linaria vulgaris* обнаружены мощная кутикула на верхней стороне листа и дорсовентральное строение пластинки листа, имеющее четкое разделение на палисадную и губчатую ткани. Новизной в анатомическом строении листа является обнаружение слизистых вместилищ, локализованных большей частью в губчатой паренхиме.

В черешке листа имеется один закрытый коллатеральный проводящий пучок закрытого типа, окруженный крупными клетками паренхимной обкладки, сверху и снизу пучка мелкие участки склеренхимы, флоэма представлена в виде дуги, окружающей ксилему. Вместилища слизи обнаружены в основной ткани черешка листа в единичном числе. Кутикула на вогнутой и выпуклой сторонах черешка листа одинаковой толщины. На выпуклой части черешка под эпидермой расположена пластинчатая колленхима.

Лист льнянки обыкновенной имеет амфистоматическое строение. На эпидерме нижней стороны листа обнаружены аномоцитный и актиноцитный типы устьичного аппарата, а на верхней — анизоцитный и актиноцитный.

Популяции *V. incana* L., встречающиеся в различных местообитаниях степной зоны, отличаются по морфологии. Виды, произрастающие на горах и открытых склонах на сухой каменной почве, имеют полурозеточные короткочерешковые листья, прикрывающие почву. У одноименных растений, встречающихся в высокогорных фитоценозах и среди кустарников, нижние и средние листья на стебле длинночерешковые, а верхние — сидячие. Соцветия вероники седой, встречающиеся во всех зонах и местообитаниях, представляют одиночную терминальную колосовидную кисть фрондозного типа.

Для *V. incana* L., встречающиеся в степной зоне Предуралья, характерны листья дорсовентрального строения с нечетко выраженным делением на палисадную и губчатую ткани. На повышенных местах сухостепной подзоны степной зоны Предуралья встречаются популяции, имеющие изолатеральное строение листа с нечетко выраженным делением мезофилла на палисадную и губчатую паренхимы, что характерно для засушливых зон. Кутикула на верхней и внешней сторонах листа одинаковой толщины. Клетки эпидермы верхней стороны листа несколько крупнее нижних. На верхней стороне листа расположены устьица, построенные по анизоцитному и стефаноцитному типам устьичного аппарата. Вместилище слизи отмечается в палисадной паренхиме, в выпуклой части черешка листа под эпидермой расположена гиподерма, что наблюдается у растений засушливых территорий. Проводящая система в листьях вероники седой имеет строение, характерное для многих растений сем. Plantaginaceae Juss. Слизистые вместилища в черешке листа вида не обнаружены.

У популяций *V. incana* L., встречающихся в засушливой части Зауралья, листья имеют дорсовентральное строение с нечетким разделением на палисадную и губчатую паренхиму. На возвышенных местах, где инсоляция наиболее сильная мезофилл в листьях представлен гомогенной тканью, что отмечается у растений полупустынных территорий. Слизистые вместилища в листьях растений рассредоточены по всему мезофиллу.

Исследования показали, что виды *Linaria vulgaris* Mill. и *Veronica incana* L., встречающиеся в степной зоне Оренбуржья, представляют различные экологические группы — мезофитов и ксерофитов, и обладают способностью формировать элементы (механизмы) защиты от экстремальных факторов, которые несколько размывают границы групп. Среди элементов защиты следует отметить наличие кутикулы и гиподермы в листьях, различные типы устьичного аппарата и уникальный механизм приспособления к перепадам температур и засушливым условиям в виде сформировавшихся слизистых вместилищ. Предположительно такие образования способствуют устойчивости растения к воздействию гипертермии.

Мы проанализировали растения с разных мест обитания и с помощью микрохимических реакций по методике Долговой (Долгова, Ладыгина, 1977) определили состав слизей. В растениях слизи представлены комплексом соединений, состоящих из полисахаридов (пентозаны и гексозаны), воды и защитного биокolloида. Похоже на то, что слизи выполняют функцию резерва углеводов, воды и защитных веществ, способствующих устойчивости растений в условиях засушливости. Фактически в экстремальных условиях формирование в процессе онтогенеза таких слизей (мы их предлагаем называть биогелями) является защитным механизмом растений, произрастающих в степной засушливой зоне.

THE CHANGE IN ANATOMICAL AND MORPHOLOGICAL FEATURES OF PLANTS IN ARID CLIMATES

Nemereshina O. N.¹, Filippova A. V.², Gusev N. F.², Ryabinina Z. N.²

¹Orenburg State medical University, Orenburg, Russia

²Orenburg State agrarian University, Orenburg, Russia

e-mail: kassio-67@yandex.ru

We considered the questions of changes in the number of anatomical and morphological features in the plants of the dry steppe zone. The ability of plants to tolerate the irregular water supply is determined by the ability of plants to delay the dangerous decrease in protoplasm hydration and the ability of protoplasm to tolerate dehydration without damage. We studied the adaptive reactions of plants under the extreme conditions. The avoiding drying is achieved due to the morphological, anatomical adaptability of plants to the maintaining optimal hydration of tissues in dry air and soil.

Key words: anatomical and morphological structure of plants.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЭТОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ В УРБАНИСТИЧЕСКИХ ГРАДИЕНТАХ

Новиков Е. А.^{1,2}, Горина Н. Д.², Задубровский П. А.¹,
Кондратюк Е. Ю.¹, Музыка В. Ю.¹, Панов В. В.¹, Поликарпов И. А.¹

¹Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск, Россия

²Новосибирский государственный аграрный университет, г. Новосибирск, Россия

e-mail: eug_nov@ngs.ru

Антропогенная трансформация ландшафтов в настоящее время один из наиболее значимых факторов эволюции (Czech et al. 2000; Marzluff, 2001). Общей закономерностью формирования урбанизированных экосистем считается снижение видового разнообразия и увеличение численности отдельных синантропных видов (Клаусницер, 1990; McKinney, Lockwood, 1999). Городская среда является для животных источником стрессов, связанных с фактором беспокойства, химическими и физическими загрязнениями местообитаний. С другой стороны, обитание рядом с человеком может обеспечить животных дополнительными источниками пищи и убежищами (Isaksson, 2015). Устойчивость позвоночных животных к действию антропогенных стрессов должна обеспечиваться, очевидно, комплексом поведенческих и физиологических адаптаций, которые могут реализовываться как на видовом, так и на популяционном уровнях (Тихонова и др., 2012; Bonier, 2012), однако общие закономерности этого процесса до сих пор во многом не ясны.

Анализ изменчивости этолого-физиологических показателей, отражающих стрессоустойчивость и способность адаптироваться к незнакомой обстановке у мышевидных грызунов, группы, значимой в экологическом и санитарно-эпидемиологическом отношении, показал, что виды с разной склонностью к синантропии не различались по параметрам поведенческой и биоэнергетической реакции на экспериментальные стрессоры физической и эмоциональной природы: острое охлаждение, тестирование в открытом поле и черно-белой камере, искусственно спровоцированный социальный конфликт. В то же время у видов грызунов, обычных в городских и пригородных местообитаниях г. Новосибирска (красная полевка и полевая мышь), более выражена адренокортикальная реакция на холодовой стресс, чем у экзантропных видов и облигатного синантропа — домового мыши. Красная полевка, доминирующий вид лесных экосистем Сибири, достигает высокой численности не только в естественных таежных местообитаниях, но и в городском лесопарке, подверженном значительной рекреационной нагрузке. В условиях локально высокой плотности при наличии дополнительных источников пищи у особей этого вида снижаются эндокринная и метаболическая реакция на холодовой стресс. У полевой мыши обитание в антропогенно-трансформированных ландшафтах приводит, кроме того, к изменениям в поведении. Так, полевые мыши, отловленные на интенсивно осваиваемой территории (малоэтажная застройка в пригородной зоне

Новосибирска), помимо снижения метаболической реакции на стресс, отличались более высокой двигательной активностью и агрессивностью, чем особи, отловленные в естественных местообитаниях и в нарушенных местообитаниях, подверженных лишь незначительным изменениям антропогенной нагрузки во времени.

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

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 16–04–00888 и 19–04–00929).

VARIABILITY OF THE ETHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF MURINE RODENTS IN URBANISTIC GRADIENTS

Novikov E. A.^{1,2}, Gorina N. D.², Zadubrovskii P. A.¹, Kondratyuk E. Yu.¹, Muzyka V. Yu.¹, Panov V. V.¹, Policarpov I. A.¹

¹*Institute of Animal Systematics and Ecology SB RAS, Novosibirsk, Russia*

²*Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia*

e-mail: eug_nov@ngs.ru

Our studies show that the rodent species common in urban and suburban habitats of Novosibirsk (*Myodes rutilus* and *Apodemus agrarius*) demonstrate reduced endocrine and metabolic reactions to cold stress. *A. agrarius* also demonstrated much higher physical activity and aggressiveness than the individuals caught in their natural habitats.

Key words: *ecological physiology, ethology, urbanization, rodents.*

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФАКУЛЬТАТИВНЫХ СТЕРЕОТИПОВ ОХОТНИЧЬЕГО ПОВЕДЕНИЯ У ОБЩЕСТВЕННЫХ ГРЫЗУНОВ

Новиковская А. А.¹, Пантелеева С. Н.^{1,2}, Резникова Ж. И.^{1,2}

¹*Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск, Россия*

²*Новосибирский государственный университет, г. Новосибирск, Россия*

e-mail: chimaura@mail.ru

Известно, что фрагментированность поведенческих паттернов животных может проявляться под воздействием внешних (социального окружения, условий

раннего развития) или внутренних (физиологического состояния, лекарственных препаратов) факторов. (Molet et al., 2016; Berridge et al., 2018). Альтернативная гипотеза состоит в том, что фрагментированность является естественным состоянием устойчивых поведенческих паттернов (стереотипов) в популяции, и если в ней присутствуют носители целостного стереотипа, то носители отдельных фрагментов могут достроить их до целого за счет социального научения. Эта гипотеза была выдвинута на основе изучения охотничьего поведения муравьев (Reznikova, Panteleeva, 2008; Резникова, Пантелеева, 2015); предварительные данные были получены на грызунах (Резникова и др., 2017).

Цель работы — исследовать индивидуальную изменчивость и фрагментированность факультативных стереотипов охотничьего поведения у общественных видов грызунов.

Объекты исследования — пять видов общественных грызунов: когтистая песчанка (*Meriones unguiculatus*) — три семейные группы по 13, 16 и 9 зверьков, жирнохвостая песчанка (*Pachyuromys duprasi*) — 28 зверьков, тувинская полевка (*Alticola tuvinicus*) — 39 зверьков, плоскочерпная полевка (*A. strelzowi*) — 31 зверек и ольхонская полевка (*A. olchonensis*) — 41 зверек; в качестве добычи использовались имаго мраморного и туркменского тараканов. Животных и добычу по одному саживали в пластиковой арене на 10 минут, все происходящее фиксировалось с помощью видеокамеры. Обработка видеозаписей проводилась в программе *The Observer XT*. Выделено 13 элементов охотничьего поведения, разделенных на три типа: ключевые (без которых завершение стереотипа невозможно), дополнительные (подготовка к охоте и поеданию добычи) и шумовые (не влияющие на совершение стереотипа).

Получены следующие предварительные результаты:

1. У всех изученных видов выявлены «прирожденные охотники», продемонстрировавшие полный стереотип уже при первом предъявлении добычи, «не-прирожденные охотники», обладающие фрагментами стереотипа, и «не-охотники», равнодушные к насекомым.

2. Выделены четыре категории стереотипов, различающиеся по полноте (присутствуют ли в стереотипе все ключевые элементы) и успешности (завершился ли стереотип повреждением добычи). Неполные успешные стереотипы выявлены только для песчанок. Обнаружены достоверные различия по долям полных и неполных стереотипов для успешных и неуспешных стереотипов когтистых песчанок и по долям полных стереотипов для успешных и неуспешных стереотипов всех трех видов полевок.

3. Выявлены достоверные различия между полными и неполными стереотипами по составу поведенческих элементов у когтистых песчанок и полевок.

4. У когтистой песчанки выявлены различия между стереотипами «прирожденных» и «не-прирожденных охотников» по порядку элементов и по вероятностям переходов между ними. У жирнохвостой песчанки и полевок эти различия незначительны.

5. У песчанок выше вероятность окончания фрагмента стереотипа на ключевом элементе «захват лапами», у полевок — на ключевых элементах «захват лапами» и «укус», то есть стереотип фрагментируется по конкретным точкам. По-видимому, внутри стереотипа одни связи между элементами слабее, чем другие, что может служить основой для естественной фрагментированности охотничьих стереотипов в популяции.

Можно предположить, что у общественных видов песчанок и полевок проявляется полиморфизм стереотипов охотничьего поведения и их фрагментированность. Предстоит выяснить, возможна ли в популяциях грызунов достройка фрагментированных стереотипов до целостных на основе социального обучения.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 18–34–00119 и 17–04–00702) и Программы фундаментальных научных исследований государственных академий наук на 2013–2020 гг. проект № VI.51.1.10. (AAA-A-16–116121410120–0).

INDIVIDUAL VARIABILITY OF OPTIONAL HUNTING BEHAVIOR STEREOTYPES IN SOCIAL RODENTS

Novikovskaya A. A.¹, Panteleeva S. N.^{1,2}, Reznikova J. I.^{1,2}

¹*Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk, Russia*

²*Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia*

e-mail: chimaura@mail.ru

We identified polymorphism and fragmentation in the optional stereotypes of hunting behavior in 2 Gerbillinae species and 3 Arvicolinae species of social rodents.

Key words: *social rodents, hunting behavior, polymorphism.*

МЕТОД МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИНДИКАТОРОВ И ФУНКЦИОНАЛЬНО-ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОДХОД ПРИ РЕШЕНИИ СОВРЕМЕННЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ЗАДАЧ

Оленев Г. В.

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

e-mail: olenev@ipae.uran.ru

Многообразие и сложность взаимодействий живых систем разных уровней организации со средой обуславливают разнообразие методов экологических ис-

следований. С начала XX в. полевые исследования стали дополнять физиологическими экспериментами, имеющими четкую экологическую направленность, — эколого-физиологические исследования. Однако, несмотря на высокую точность характеристик физиологических особенностей животных, сохранилась потребность в простых, доступных методах полевых изысканий.

Такой метод полевого исследования — метод морфофизиологических индикаторов (ММФИ) вошел в зоологическую литературу в середине XX в. (Шварц, 1958; Шварц и др., 1968). Метод базируется на экологической обусловленности морфологических и физиологических особенностей животных и закономерной связи между «внешним строением» органов и их функциями. «На основании изменчивости отдельных морфологических или физиологических признаков создается суждение о биологическом своеобразии обследуемых популяций» (Шварц и др., 1968). В качестве основных показателей предложены масса тела, индексы (‰) сердца, печени, почек, надпочечников, тимуса. Список показателей пока не завершен.

Достоинством и неоспоримым преимуществом ММФИ является его доступность. Метод позволяет в полевых условиях, при минимальном наборе инструментов, с использованием простых орудий отлова, мгновенно умерщвляющих зверьков, легко получать массовый материал с нативными параметрами. За счет больших выборок нивелируются случайности.

К недостаткам метода противники относят невысокую точность отдельного измерения и отрицание однозначной зависимости массы органа от его функционального состояния. Действительно, в полевых условиях неизбежны погрешности при манипуляциях с органами, что имеет значение при малых выборках. Множество успешных исследований с использованием ММФИ свидетельствуют о несостоятельности второго возражения. Как правило, отсутствие ожидаемых результатов было обусловлено недостаточной компетенцией исследователей и механистическим использованием метода.

Применение большинства современных высокотехнологичных методов, в том числе эколого-физиологического, связано с работой на живых животных, требующих их доставки в лабораторию. Грызуны, пребывая в живоловках при транспортировке и при пересадке в клетки, испытывают стресс, который приводит к избирательной гибели особей. В результате для анализа фактически берутся животные, которые нерепрезентативны для популяции и находятся в состоянии, отдаленно отражающем природное.

При исследовании с помощью ММФИ принципиальное значение имеет выделение структурных внутривидовых единиц. Для изучения популяций цикломорфных млекопитающих разработан функционально-онтогенетический подход (ФОП), в основе которого лежит впервые детально обоснованная возможность поливариантности онтогенетического развития в классе млекопитающих (Оленев, 2002). Суть ФОП состоит в том, что при выделении внутривидовых структурных единиц в качестве основного

критерия принимается функциональное единство особей в группировках, соответствующих альтернативным типам роста и развития (типы онтогенеза), роль которых в популяции различна. За основу их выделения принимается функциональный статус животных (функциональное состояние, связанное со спецификой роста, развития, репродуктивного состояния), а также последовательность его изменений во времени. ФОП используется в широком спектре исследований. Показана детерминированность онтогенетических изменений возрастных (Оленев, 2009) и биохимических (Гуляева, Оленев, 1979) маркеров. Выявлены различия по показателям митотической активности (Оленев, 2004), цитогенетической нестабильности (Ракитин, 2000), накоплению тяжелых металлов (Безель, Оленев, 1989), а также в реакциях на экстремальные воздействия естественной (Оленев, 1981; Колчева, Оленев, 1991) и антропогенной (Григоркина, Оленев, 2015) природы. Одним из главных преимуществ ФОП является возможность работы с чистыми внутривидовыми группировками мелких млекопитающих, в результате чего существенно повышается точность исследований и становится логичным проводимый анализ. Благодаря ФОП практически вышли из употребления такие нестрогие термины, как адультус, субадультус и т.п., а выборки стали дифференцировать по функциональному признаку.

Уже 50 лет ММФИ остается надежным, простым и эффективным инструментом популяционной экологии. В комплексе с другими более технологичными методами ММФИ приложим для широкого круга популяционных исследований, в том числе для оценки последствий антропогенных вмешательств и реакции популяций на средовые пессимумы. Перспективно применение морфофизиологических индикаторов в качестве признаков, дискриминирующих разные биологические явления (Васильев, 2005), особенно с использованием ФОП.

Имеются основания для использования возрастных маркеров (возрастные изменения зубов и тимуса) цикломорфных грызунов с учетом особенностей типов онтогенеза в качестве морфофизиологических индикаторов, а также селезенки в качестве экологического индикатора (Оленев, Григоркина, 2019). Обоснованы критерии соответствия органов морфофизиологическим индикаторам. Показана продуктивность совместного использования ММФИ и ФОП в популяционных исследованиях, так как они логично дополняют друг друга, а совместное их применение представляется целесообразным для решения различных экологических задач, например для анализа проблемных органов (селезенки).

Работа выполнена в рамках госзадания Института экологии растений и животных УрО РАН, а также частично поддержана Комплексной программой УрО РАН (проект № 18-4-4-28).

**METOD OF MORPHOPHYSIOLOGICAL INDICATORS AND
FUNCTIONAL-ONTOGENY APPROACH FOR THE DECISION
OF MODERN ECOLOGICAL PROBLEMS**

Olenev G. V.

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

e-mail: olenev@ipae.uran.ru

The history of creation, essence and modern status of the method of morphophysiological indicators (MMPI) are considered. Comparison of the MMPI with the eco-physiological one is carried out; their advantages and restriction are presented. The essence of functional-ontogenetic approach and its possibilities are shown. The conclusion about the productivity and logicity of combined usage of the MMPI and functional-ontogenetic approach in population studies for successfully solving of various ecological problems is made.

Key words: *method of morphophysiological indicators, eco-physiological method, functional-ontogenetic approach, history, essence, status.*

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИ
ПЛАСТИЧНОГО ВИДА — РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ
(*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*) В ТЕСТАХ, ОЦЕНИВАЮЩИХ
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКУЮ АКТИВНОСТЬ, ТРЕВОЖНОСТЬ
И ПРОСТРАНСТВЕННУЮ ПАМЯТЬ**

Плескачева М. Г., Малыгин В. М., Купцов П. А.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия

e-mail: mpleskacheva@yandex.ru

Европейская рыжая полевка занимает обширный ареал — от лесотундры до лесостепи (Башенина, 1981). Высокая степень эврибионтности вида предполагает высокий уровень поведенческой пластичности. Рыжие полевки способны к хомингу (Миронов, Кожевников, 1982; Andrzejewski et al., 2000; и др.). Эффективное передвижение по большим участкам обитания и особенности питания должны обеспечиваться работой структур мозга, контролирующих пространственное поведение (гиппокамп и др.).

Цель данного исследования — комплексная оценка поведения рыжей полевки в «гиппокамп-зависимых» тестах, разработанных для лабораторных грызунов. Проводили сравнение рыжих полевок с лабораторными мышами часто ис-

пользуемой линии C57Bl/6, а в ряде случаев с серыми полевками рода *Microtus* (*M. oeconomus*, *M. arvalis*). Применяли как стандартные для лабораторных грызунов тесты, так и разработанные нами их модификации, а также новые тесты. Отлов животных и исследование их поведения проводили на базе Звенигородской биостанции МГУ (Московская обл., Одинцовский район).

Для оценки тревожности и особенностей исследовательской активности в серии тестов были определены основные поведенческие характеристики рыжих полевок, отличающие их от серых полевок и мышей C57Bl/6. У многих рыжих полевок новая среда, провоцирующая тревожность, вызывает длительную реакцию замирания и груминга. Это отмечено во многих тестах, в аренах открытого поля и стандартной бело-черной камере. В последнем случае оценка тревожности оказалась невозможной из-за затаивания многих животных на месте выпуска в белой части камеры. Уменьшение контраста цвета отсеков и изменение формы убежища привели к снижению реакции замирания на старте. Тестирование в открытом поле (диаметр 150 см) самцов рыжих и серых полевок показало, что рыжие полевки меньше, чем серые, передвигались по полю, больше времени проводили у стенок. Характеристики передвижения по арене существенно различались у рыжих и серых полевок. Различалась и реакция на новые предметы, к которым рыжие полевки подходили позже, чем серые, и обследовали их не так интенсивно.

В другом эксперименте изучали влияние предыдущей высадки в открытое поле (диаметром 75 или 220 см) на исследовательскую активность через сутки в арене того же или отличающегося размера. Сравнение рыжих полевок и мышей C57Bl/6 выявило значительные отличия в реакциях грызунов. Полевки запомнили исходные характеристики арен и значительно меньше двигались во втором опыте в аренах того же размера, но были активными при замене арены. Поведение лабораторных мышей во второй день определялось главным образом текущими размерами арены, влияние предыдущего опыта было слабее, чем у полевок. При использовании большой арены, неоднородной по контексту разных ее областей (борт-центр, корм-нет корма, тень-свет), обнаружено, что рыжие полевки хорошо запоминают факторы среды и их сочетания. Они быстро осваивают источники корма, в том числе и в светлой части арены. При этом, отходя от корма, полевки предпочитают находиться в затемненных частях у стенки арены, ближайших к корму. В туннельном лабиринте (Deacon, Rawlins, 2005), состоящем из узкого коридора, ограниченного прозрачной и непрозрачной стенкой, двух темных туннелей по обе его стороны, сравнивали рыжих полевок и мышей C57Bl/6. Показано, что полевки больше проводили времени в туннелях. Причем, в отличие от мышей, полевки избегали находиться в туннеле, который вел в сторону видимого животному открытого пространства, предпочитая туннель, ведущий в «неизвестность» (видимость была перекрыта).

Ранее нами показано, что рыжие полевки обладают хорошей пространственной долговременной памятью, успешно обучаются в водном тесте Морриса (Pleskacheva et al., 2000; Лебедев и др., 2013) и способны к быстрому запоминанию

местоположения убежища (Купцов и др., 2006). Новые тесты дополнили эти данные. В Т-образном лабиринте (тест на спонтанное чередование выбора рукавов, оценка рабочей памяти) рыжие полевки продемонстрировали высокий уровень чередования (более 80%), сопоставимый с таковым у лабораторных мышей. Показатели обучения рыжих полевок в радиальном лабиринте были на уровне лабораторных крыс, что свидетельствует о хорошей пространственной рабочей памяти представителей этих полевок. В целом рыжая полевка демонстрирует хорошую память и пластичность поведения в сочетании с осторожностью и высокой реактивностью к факторам внешней среды.

Сравнительные исследования мозга мышевидных грызунов достаточно редки и неоднородны по методам, исследуемым структурам и видам животных (Jacobs et al., 1990; Pleskacheva et al., 2000; Amrein et al., 2004; Krubitzer et al., 2011). По нашим данным, рыжие полевки по соотношению массы мозга (летний период, 570–650 мг) и массы тела значительно превосходят более крупных серых полевок (*M. oeconomus*, *M. agrestis*, масса мозга 600–700 мг), и лабораторных мышей C57Bl/6 (420–430 мг). Сравнение размеров разных отделов гиппокампа показало, что объем этой структуры в целом, а также слоев пирамидных и гранулярных клеток у рыжих полевок значительно превышает значения у мышей C57Bl/6. Полученные нами и другими авторами сравнительные данные по строению переднего мозга, и в частности гиппокампа, требуют существенных дополнений. Морфологические и функциональные характеристики структур мозга, а также пространственного поведения должны быть соотнесены с экологической спецификой видов, сезонными, возрастными и половыми особенностями животных.

Работа поддержана РФФИ (проект № 16–04–01169).

EXPERIMENTAL STUDY OF ECOLOGICALLY FLEXIBLE SPECIES — THE BANK VOLE (*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS*) — IN TESTS ON EXPLORATORY BEHAVIOR, ANXIETY AND SPATIAL MEMORY

Pleskacheva M. G., Malygin V. M., Kuptsov P. A.

Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

e-mail: *mpleskacheva@yandex.ru*

The complex examination of bank vole behavior was carried out in «hippocampus-depending» tests specially developed for laboratory rodents. Results were compared to behavior of the laboratory mice of strain C57BL/6 and in a number of cases to behavior of the meadow voles of genus *Microtus* (*M. oeconomus*, *M. arvalis*). Displayed indicators of bank voles training in the radial maze have evidenced good spatial working memory of individuals of this species. On the whole, the bank vole demonstrates good memory and behavior flexibility in combination with caution and reactivity to environmental factors.

Key words: *bank vole, «hippocampus-depending» test, exploratory behavior.*

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ НОРМАЛЬНЫХ СПЕРМАТОЗОИДОВ ГРЫЗУНОВ

Смирнов Г. Ю.

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

e-mail: smirnov_gy@ipae.uran.ru

Видоспецифичность формы и размеров сперматозоидов животных широко используют для видовой диагностики и филогенетических построений (Hirth, 1960; Cummins, Woodall 1985; Pitnick et al., 2008). Большое число работ выполнено на грызунах (Аксенова, 1973, 1978; Lehmann, Schaefer 1974; Баскевич, 1997; Баскевич и др., 2004; Breed, 2004, 2005; Zorenko, Golenishchev, 2015; Rossi et al., 2018). Считается, что таксономическая ценность морфологических признаков сперматозоидов обусловлена их незначительной внутривидовой изменчивостью по сравнению с межвидовой (Friend, 1936; Дмитриев и др., 1991), однако сведений о внутривидовой изменчивости мало (часто они получены как «побочный результат» решения таксономических задач), а формализованные оценки ее вклада в межвидовую изменчивость отсутствуют. Исследования экологических аспектов внутривидовой изменчивости нормальных сперматозоидов также малочисленны (Breed, Taylor, 2000), большинство их связано с оценкой качества половых клеток (Miska-Schramm et al., 2014, 2017). Между тем без определения уровней популяционной и индивидуальной изменчивости нельзя выявить влияние естественных (динамика плотности популяций, сезонность размножения, конкуренция) и антропогенных (радиационное и химическое загрязнение) факторов на сперматозоиды.

Цель работы — оценить внутривидовую изменчивость морфометрических признаков нормальных сперматозоидов грызунов. Исследовали семь видов грызунов из двух семейств: полевки — рыжая (*Myodes glareolus*), красная (*Myodes rutilus*) и узкочерепная (*Lasiopodomys gregalis*), полевка-экономка (*Alexandromys oeconomus*), темная полевка (*Microtus agrestis*) сем. Cricetidae, малая лесная мышь (*Sylvaemus uralensis*) и полевая мышь (*Apodemus agrarius*) сем. Muridae. Половозрелых самцов отлавливали летом в 2006–2017 гг. в Свердловской и Челябинской областях, в Республике Башкортостан, в типичных для каждого из видов ландшафтах (лесных, лесостепных, антропогенных и др.) и биотопах (пихто-еловых и смешанных лесах, на заболоченных участках и вырубках, на рудеральных участках и др.).

Для оценки внутривидовых различий морфологических признаков нормальных сперматозоидов исследовали внутривидовую (возрастную) и индивидуальную изменчивость. Различали два возрастных состояния — сеголетки и перезимовавшие особи. После вскрытия у самцов извлекали эпидидимис, из содержимого хвостовой части которого готовили мазковые препараты. Всего исследовали сперматозоиды у 221 особи. Сперматозоиды фотографировали с помо-

щью микроскопа Leica DM1000 LED и камеры Leica DFC295 (Leica Microsystems, Germany) при увеличении $\times 630$ (для видов сем. Cricetidae) или $\times 400$ (для видов сем. Muridae и *Microtus agrestis*), и измеряли в программе ImageScope M (Russia). У нормальных сперматозоидов (30 клеток на особь) измеряли длину головки (наибольшее расстояние от апикального края акросомы до базальной части головки, HL), ширину головки (наибольшее расстояние от вентральной до дорсальной стороны головки, HW), длину средней части хвоста (MP), длину основной части хвоста (PP). Для оценки связи между морфометрическими признаками использовали коэффициент линейной корреляции Пирсона, для оценки вклада индивидуальной (между особями), возрастной и межвидовой изменчивости в общую изменчивость морфометрических признаков — иерархический анализ.

У большинства видов длина и ширина головки сперматозоида положительно связаны между собой. Размеры головки не связаны с размерами хвоста, за исключением рыжей полевки, у которой длина головки сперматозоида положительно связана с длиной средней части хвоста (MP), и полевой мыши, у которой длина головки отрицательно связана с длиной основной части хвоста.

Основной вклад в изменчивость исследованных признаков сперматозоидов вносил вид животного: для HL доля межвидовой изменчивости составляла 77.1%, HW — 80%, MP — 77.9%, PP — 61.7%. Индивидуальные различия признаков у каждого вида также существенны, вклад в общую изменчивость составлял: для длины головки — 22.8%, ширины головки — 18.8%, длины средней части хвоста — 19.1%, длины основной части хвоста — 34.8%. Доля возрастной изменчивости размеров сперматозоидов не превышала 3.5% (для PP) от общей. Поскольку возрастная изменчивость признаков в 5–10 раз меньше индивидуальной и в 15–20 раз меньше межвидовой, в популяционных исследованиях репродукции самцов ей можно пренебречь. Поскольку индивидуальная изменчивость всех признаков оказалась высокой, ее необходимо учитывать при формировании выборок и анализе данных.

Выражаю благодарность коллегам — Ю. Э. Кропачевой, М. В. Модорову, С. В. Мухачевой и Т. С. Ослиной — за предоставленные материалы сборов грызунов, Ю. А. Давыдовой и проф. Z. Giżejowski — за обсуждение работы.

INTRASPECIFIC VARIABILITY OF MORPHOMETRIC PARAMETERS OF RODENTS NORMAL SPERMATOZOA

Smirnov G. Yu.

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

e-mail: *smirnov_gy@ipae.uran.ru*

The intraspecific (age and between individual) variability of the morphometric parameters of normal spermatozoa of seven species of rodents (fam. Cricetidae, Muridae)

was investigated. The proportion of age-related variability in sperm size is insignificant; it can be neglected in population studies of the reproduction of males. On the contrary, the contribution of individual variability of traits was 1/3 of the total variability; therefore, it must be taken into account when forming samples and analyzing data.

Key words: *rodents, sperm, morphometry, intraspecific variability.*

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТЬЕВ И АДАПТИВНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ *BETULA PENDULA* ROTH В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕНЕЗА

Тагирова О. В.

*Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы,
г. Уфа, Россия*

e-mail: olecyi@mail.ru

Морфологическая сезонная и возрастная изменчивость растений и изменчивость их популяционных характеристик необходимы для нормального функционирования популяций и поддержания гомеостаза (Мамаев, 1973). Береза повислая (*Betula pendula* Roth) характеризуется широким географическим и экологическим ареалом; произрастает во всех природных зонах на территории России, за исключением крайних северных и крайних южных.

Изменчивость березы в естественных условиях проявляется по-разному: изменчивость жизненной формы (деревья, многоствольные деревья, низкорослые деревья, стланиковые формы — на границе лесов в горах, в тундровой зоне) (Баранов, 1925; Крылов, 1961; Васильев, 1969; Луганский, Лысов, 1991; Попов, 2003; Жильцова, 2005; и др.); изменчивость формы кроны (Ветчинникова, 2004); экологическая изменчивость и пластичность корневой системы (Фрейберг, Бирюкова, 1982; Зайцев, Кулагин, 1998; Гиниятуллин и др., 2003; и др.); изменчивость коры (Коровин, 1970; Попов и др., 1978; Коновалов, 2003; Косинченко, 2000; Жильцова, 2010; Боровикова, 2013; и др.); изменчивость физиологических характеристик, таких как водный режим, аккумуляция металлов (Гиниятуллин, 2007, 2011; Гиниятуллин, Кулагин, 2015, 2016; Kulagin et al., 2018; и др.); морфологическая изменчивость листьев (Мамаев, 1973; Данченко, 1974; и др.); изменчивости генетическая (Янбаев, 2002; Клещева, 2007; и др.) и популяционная (Данченко, 1990; Дибиров, 1978; Махнев, 1986; Семериков, 1986; и др.). Изменчивость и экологическая пластичность березы повислой подтверждаются успешным произрастанием и формированием насаждений в естественных и техногенных условиях (Мамаев, 1973; Кулагин, 1974, 1980,

1985; Рахмангулов, 2016). Недостаточно изучены сезонные и онтогенетические аспекты изменчивости березы в условиях загрязнения окружающей среды (Кулагин, Тагилова, 2015).

На территории Уфимского промышленного центра, где преобладает углеводородный тип загрязнения, в промышленной зоне и в зоне с рекреационной нагрузкой была заложена сеть постоянных пробных площадей с участием *Betula pendula*, подробная характеристика которых изложена ранее (Кулагин, Тагилова, 2015).

При оценке относительного жизненного состояния по методике В. А. Алексеева (1990) с дополнениями установлено, что деревья березы относятся к категории «здоровые». В вегетационные периоды 2012–2016 гг. с пронумерованных деревьев собрали листья и определили их асимметрию по методике В. М. Захарова и др. (2000).

Наибольшие значения показателей асимметрии листьев березы прослеживаются как в промышленной зоне, так и в рекреационной. В наибольшей мере изменчивость проявляется в рекреационной зоне, где выявлены как минимальные, так и максимальные показатели асимметрии: в 2013 г. — 0.045 и 0.059, 2014 г. — 0.049 и 0.061, 2016 г. — 0.050 и 0.065. В 2012 и в 2015 гг. наибольшие показатели асимметрии выявлены на территории промышленной зоны (0.076 и 0.061 соответственно), а наименьшие — на территории рекреационной (0.048 и 0.050 соответственно).

Получены данные по сезонной изменчивости листьев вблизи нефтеперерабатывающих заводов и в парковой рекреационной зоне. Для этого отбор образцов осуществляли в течение всего вегетационного периода.

Наибольший интегральный показатель стабильности развития в промышленной зоне выявлен в августе 2012 г. (0.076). Высокие показатели установлены в 2013 г. в июне (0.064), июле (0.067) и октябре (0.065); в 2014 г. — в августе (0.064); в 2015 г. — в октябре (0.057); в 2016 г. — в июне и октябре (0.061 и 0.061 соответственно). Минимальный интегральный показатель стабильности развития в промышленной зоне установлен в сентябре 2015 г. (0.048), а максимальный — в рекреационной зоне в июле 2016 г. (0.063). Также высокие показатели выявлены в 2012 г. в августе (0.054), в 2013 г. — в октябре (0.053), в 2014 г. — в сентябре (0.058), в 2015 г. — в сентябре (0.056).

В условиях промышленного центра береза повислая произрастает успешно (деревья относятся к категории «здоровые»). Оценка показателя стабильности развития в течение вегетационного периода и на протяжении ряда лет позволяет констатировать высокую изменчивость морфологических признаков. Для деревьев березы повислой, произрастающих в техногенных условиях, характерно проявление высокой изменчивости признаков на различных уровнях структурно-функциональной организации. Морфологическая изменчивость листьев березы выступает составным звеном в формировании структурно-функционального адаптивного комплекса.

MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF LEAVES AND ADAPTIVE POLYMORPHISM OF *BETULA PENDULA* ROTH IN THE CONDITIONS OF TECHNOGENESIS

Tagirova O. V.

Bashkir state pedagogical university of M. Akmulla, Ufa, Russia

e-mail: *olecyi@mail.ru*

On the territory of the Ufa industrial center birch (*Betula pendula* Roth) grows successfully (trees fall into the category of “healthy”). The characteristic of the morphological variability of birch leaves during the growing season 2012–2016 is presented. It is shown that leaf variability is a component in the formation of a structural-functional adaptive complex. The predicted significance of approaches to assessing the sustainability and productivity of woody plants from the standpoint of studying the characteristics and patterns of adaptive polymorphism of woody plants is confirmed.

Key words: *birch, variability, asymmetry, adaptive polymorphism.*

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ЛИСТА КАК ПОКАЗАТЕЛИ ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ ПШЕНИЦЫ

Терлецкая Н. В.^{1,2}, Ережетова У.², Алтаева Н. А.¹, Зорбекова А. Н.¹

¹*Институт биологии и биотехнологии растений, г. Алматы, Казахстан*

²*Казахский национальный университет имени альФараби, г. Алматы, Казахстан*

e-mail: *teni02@mail.ru*

В качестве материала для исследований взяты семь видов и девять аллоплазматических линий пшеницы, полученных от межвидовых скрещиваний *T. aestivum* и *T. dicoccum* с последующим многолетним отбором (F_{11}) профессором Н.А. Хайленко. Растения выращивали в лабораторных условиях (засуху моделировали раствором сахарозы 17.6%) и в условиях полевого агроценоза. Консервацию растительного материала проводили по методике Strasburger-Flemming. Анатомические препараты готовили с помощью микротомы, имеющего блок замораживания ТОС-2. Микрофотографирование анатомических срезов проводили с помощью микроскопа с камерой МС 300 CAMV400/1.3М (Австрия).

Эффект индуцированной засухи на рост первого листа проростков пшеницы позволил выявить видовые отличия по ряду морфометрических параметров. Наибольшее утолщение как абаксиального, так и адаксиального эпидермиса в условиях осмотического стресса отмечено у видов *T. dicoccum*, *T. polonicum*, *T. aethiopicum*.

Рыхлое ячеисто-изолатерально-палисадное строение мезофилла соединяет признаки стойкости к неблагоприятным условиям среды и возможность насыщенного метаболизма. Особенно это было характерно для видов *T. aethiopicum* (толщина мезофилла составила 115.3% к контролю) и *T. aestivum* (117.4% к контролю). Индуцированная засуха вызвала утолщение центральной жилки практически у всех изучаемых видов пшеницы, кроме *T. aestivum*. Отмечено также, что у всех изучаемых видов, кроме *T. monococcum* и *T. aestivum*, при засухе увеличивался размер центрального проводящего пучка, что является показателем их высокой адаптационной способности. Следовательно, увеличение при стрессе размеров защитных и механических тканей, а также мезофилла могут служить критериями отбора стрессоустойчивых форм пшеницы. Тетраплоидные виды *T. dicoccum*, *T. polonicum* и *T. aethiopicum* имеют более высокую адаптационную способность по сравнению с гексаплоидными. Для дальнейших селекционно-генетических исследований выделены наиболее устойчивые к засухе аллоплазматические линии пшеницы.

Показано, что структурные преобразования листьев, наблюдаемые в поздние периоды онтогенеза растений, происходят в направлении усиления ксероморфизма. Если в контрольных условиях на формирование площади флагового листа могли оказывать влияние толщина адаксиального эпидермиса, толщина центральной жилки ($r = 0.7$), опосредованно влияла толщина мезофилла ($r = 0.4$), то почвенная засуха нивелировала значимость этих параметров и выводила на первый план влияние размеров центрального проводящего пучка ($r = 0.9$) и толщины абаксиального эпидермиса ($r = 0.6$). Снижение размеров главного проводящего пучка при засухе напрямую связано с уменьшением размеров ксилемы, которая непосредственно отвечает за способность растений поглощать воду и проводить питательные вещества. Нижний эпидермис листа, не покрытый кутикулой, имеет большее количество, устьиц, чем верхний, осуществляя основной газообмен и транспирацию. Таким образом, толщина абаксиального эпидермиса и размер центрального проводящего пучка коррелятивно связаны с ростовыми показателями площади флагового листа при засухе и не зависят от плоидности изучаемых видов. Наилучшей способностью к адаптации флагового листа обладали виды *T. dicoccum*, *T. macha* и *T. aestivum*.

MORPHOMETRIC PARAMETERS OF THE LEAF AS INDICATORS OF WHEAT TOLERANCE TO DROUGHT

Terletsкая N. V.^{1,2}, Erezhetova U.², Altaeva N. A.¹, Zorbekova A. N.¹

¹*Institute of Plant Biology and Biotechnology, Almaty, Kazakhstan*

²*Al-Farabi Kazakh National University, Almaty, Kazakhstan*

e-mail: teni02@mail.ru

In the study of different types of wheat under abiotic stress, it is shown the increase in the size of protective and mechanical tissues in the early stages of ontogenesis, as

well as mesophyll can serve as a criterion for the selection of drought-resistant forms. The thickness of the abaxial epidermis and the size of the central conducting beam in the absence of moisture are correlatively related to the area of the flag sheet and do not depend on the ploidy of the studied species. Tetraploid species *T. dicoccum* has the best ability to adapt to dry conditions.

Key words: *wheat, species, drought, leaf, anatomy.*

ПРИЗНАКИ НЕЙТРАЛЬНОСТИ ПРИ ФОРМИРОВАНИИ СПЕКТРОВ ФЛАВОНОИДОВ В ПРИРОДНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ

Усманов И. Ю., Щербаков А. В., Юмагулова Э. Р., Иванов В. Б.

Нижевартовский государственный университет, г. Нижевартовск, Россия

e-mail: iskander.usmanov@mail.ru

В соответствии с теорией нейтральности существует «генеральная совокупность», на базе которой могут формироваться различные комбинации «ответов», главным условием является их экологическое сходство, эквивалентность. В модели молекулярной теории нейтральность — это случайный выбор генов из имеющихся; в моделях формирования растительных сообществ нейтральность — это случайное внедрение того или иного вида в сообщество из общего списка флоры исследуемого региона. На уровне функций и метаболических путей растений в стохастических средах применимость теории нейтральности не рассматривалась.

Флавоноиды — обширная группа вторичных метаболитов растений, выполняющая многочисленные адаптивные функции. Методом ВЭЖХ хроматографии определяли спектры метаболитов, содержащих флавоноиды и вещества с близкими физико-химическими свойствами, из ценопопуляций *Chamaedaphne calyculata* и *Oxycoccus palustris* из олиготрофных болот Среднего Приобья и *Juniperus sabina* и *Glycyrrhiza korshinskyi* из степных ценопопуляций Южного Зауралья. В каждой ценопопуляции анализировали по 10–15 хроматограмм.

Хроматограммы оценивали по трем основным параметрам: 1) время выхода пика, что указывает на наличие того или иного вещества; 2) число пиков за время хроматографирования, что указывает на общее количество веществ в экстракте; 3) площадь пиков, что указывает на относительное содержание данного вещества в данном экстракте.

На первом этапе было определено число пиков в каждой хроматограмме. Для всех исследованных видов число пиков в каждой хроматограмме различалось: так, у *Oxycoccus palustris* было от 21 до 30 пиков, у *Chamaedaphne calyculata*

— от 21 до 41, у *Juniperus sabina* — от 21 до 45, у *Glycyrrhiza korshinskyi* — 14 до 39. Таким образом, по разнообразию фиксируемых веществ каждое растение практически индивидуально.

Сравнение хроматограмм по признакам совпадения времени выхода пиков проводили путем их взаимного наложения. Получилось, что на единой оси времени хроматографирования время выхода пиков сильно различалось. В итоге по этой характеристике число совпадающих по времени пиков очень невелико. С использованием коэффициента Коха было проведено сравнения серий хроматограмм. Для всех 4 видов значение коэффициента Коха были весьма низкими и варьировали от 0.03 до 0.18, что указывает на незначительное сходство хроматограмм. После этого определили общее количество пиков для всех растений данного вида. Для хроматограмм *Oxycoccus palustris* число пиков для всех исследованных растений составило 76, для *Chamaedaphne calyculata* — 108, для степных видов *Juniperus sabina* — 107, для *Glycyrrhiza korshinskyi* — 114.

Таким образом, для исследованных видов выявлены следующие качественные различия: 1.) общим свойством хроматограмм исследованных видов является высокая гетерогенность и низкий уровень сходства; 2.) сумма веществ в ценопопуляциях всегда больше, чем в любой зарегистрированной хроматограмме. Полученные факты указывают на высокую вероятность участия нейтралистских механизмов в формировании спектров флавоноидов исследованных ценопопуляций.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 18-44-860006).

SIGNS OF NEUTRALITY IN THE FORMATION OF FLAVONOID SPECTRA IN NATURAL COENOPOPOPULATIONS

Usmanov I. Yu., Scherbakov A. V., Yumagulova E. R., Ivanov V. B.

Nizhnevartovsk State University, Nizhnevartovsk, Russia

e-mail: iskander.usmanov@mail.ru

The HPLC spectra of metaboloms from the coenopopulations *Chamaedaphne calyculata* and *Oxycoccus palustris* of the oligotrophic bogs of the Middle Ob and *Juniperus Sabina* and *Glycyrrhiza korshinskyi* from the steppes of the Southern Trans-Urals were compared. *O. palustris* had from 21 to 30 peaks in chromatograms of, in *Ch. calyculata* — from 21 to 41 peaks. In *J. sabina*, from 21 to 45 peaks were found, in *G. korshinskyi*, from 14 to 39 peaks with distinguishing characteristic exit times. After summing up the peaks for *O. palustris* amounted to 76, for *Ch. calyculata* — 108, *J. Sabina* — 107, for *G. korshinskyi* — 114. The results point at a high probability of participation of neutralist mechanisms in formation of the flavonoid spectra of the coenopopulations studied.

Key words: *flavonoids, natural coenopopulations, neutral theory.*

**РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТА С *FRAGARIA VESCA* L.
(ROSACEAE) В КОНЦЕПЦИИ «ПОЛИЦЕНТРИЧЕСКАЯ
МОДЕЛЬ РАСТЕНИЯ»**

Федорова С. В.

Казанский (Поволжский) Федеральный университет, г. Казань, Россия

e-mail: S.V.Fedorova@inbox.ru

The field diary, made on the basis of a qualitatively staged experiment with a live plant in the natural environment, has no statute of limitations. The methodological apparatus of the researcher is being improved. In this regard, at different stages of the study, it is possible to discover unknown facts from the life of the plant and the laws of the development of the plant's population system. Field experience with the plant is almost impossible to repeat because of differences in climatic factors. Each field experiment is unique and the scientific result from it is also unique.

Let us turn to the data of the experiment with *Fragaria vesca* L. (Rosaceae), which were collected in 1996 at the Biological Station of Kazan University (65°50' N 48°48' E). The results of the experiment were presented in a series of publications (Fedorova, 2002, 2007, 2008). The experimental data will be revised in the new concept of «Polycentric Plant Model» in order to determine the feasibility of using this concept to conduct research in the field of plant population ecology using the example of *F. vesca*. Tasks: 1. Demonstrate a change in the statistical parameters of indicators characterizing the growth and development of a plant in plantings of different density during the vegetative season; 2. Assess the similarities and differences in the seasonal rhythm of the plant in plantings of different density; 3. Describe the plant's population responses to the change of the climatic factor (total average daily temperature, total daylight longitude, total amount of precipitation).

The concept of «Polycentric Plant Model» was formulated by me and presented in publications (Fedorova, 2016, 2018). The concept allows a new approach to the differentiation of the plant body into 4 elements, which are not organs, as in the generally accepted concept «Morphological model of the plant», but morph-functional centers. Each element of the model in the plant's body is assigned a specific function (or several). This is the formation of: 1) assimilation system or an absorption system for an organic solution; 2) systems, ensuring the development of shoots, and in plants capable of vegetative propagation, the development of a system for providing vegetative propagation products; 3) mineral solution suction systems; 4) system, ensuring the development of generative reproduction products. The following are the elements of the model with the indication of the main function (MF) and additional function (AF) in accordance with the presented numbering: Organic-nutrition center (MF 1, AF 2,

3); Mineral-nutrition center (MF 3, AF 1, 2); Shoot-formation center (MF 1, 2 AF 3); Generation center (MF 4, AF 1, 2, 3).

F. vesca plant from the category of life forms “Stolon-forming perennial herbaceous.” Stolon is part of a modified inflorescence. Stolon has a plagiotropic growth direction. In the morphological structure of the stolon, the zone of extension is replaced by the zone of inhibition. A knot with a scale-like leaf, one lateral kidney and accessory buds capable of forming roots is formed in the stretch zone. In the zone of inhibition, a node is formed with an assimilating leaf, lateral and adventitious buds, capable of forming both roots and shoots. Stolon ends its growth when the apical bud changes its growth direction from plagiotropic to orthotropic. This plant can form several shoots on the shoots of various types: rosette shoot; epigeogenous orthotropic rhizome; braking section on stolon. This plant is able to form several centers of mineral nutrition in the zone of formation of the root system of the accessory type on the shoots of various types: rosette shoot; epigeogenous orthotropic rhizome; stretching or braking on the stolon. This plant is able to form generation centers at the ends of the orthotropic branches of the shoot, originating from an apical or lateral bud formed on a rosette shoot or in the stagnation zone on the stolon. At different stages of ontogenesis, the plant organism chooses one of the development options: to strive to form several centers of shoot-forming and mineral nutrition and to form at least 1 generation center, or not to strive for it.

On May 30, 1996, *F. vesca* plants without stolon and generation center were selected from pure shrub-strawberry phytocenosis and transplanted to 12 fixed sites (1 x 1 sq.m each) to create a model population system. There were 3 variants of planting on the density of plants on the soil: 1, 5 and 9 sp./sq. m (4 replications). The soil is sod-podzolic medium loamy. In the process of observing the plants, every 2 weeks from June to October, indicators characterizing the polycentric system of the plant were taken into account: the number of: generation centers and mineral-nutrition. shoot-formation centers on stolon; as well as the number and length of stolons. Experimental data was statistically processed in Microsoft Excel using the «Analysis Package: Descriptive Statistics». Climate data is taken from observatory reports. To identify the dependencies of plant parameters from climatic parameters, graphs were constructed using the «Scatter diagram» with the selection of the most reliable approximation. The diagrams show the trend lines, the equation for the dependence of “y” on “x” and the coefficient of confidence R^2 .

Based on the analysis of these results, the following conclusions were made: 1) the climatic factor in the seasonal rhythm of the plant plays a key role; 2) plants, depending on the sum of temperatures, precipitation and hours of daylight, develop according to a polynomial law; 3) the density of planting is essential for the development of a polycentric system. This is confirmed by the fact that in the polynomial equations that describe the approximation line for planting options, different coefficients are required.

**EXPERIMENTAL RESULTS WITH *FRAGARIA VESCA* L. (ROSACEAE)
IN THE CONCEPT «POLYCENTRIC PLANT MODEL»**

Fedorova S. V.

Kazan (VolgaRegion) Federal University, Kazan, Russia

e-mail: *S.V.Fedorova@inbox.ru*

In the studies discussed the concept of «Polycentric Plant Model». The results of the experiment with *Fragaria vesca* L. (Rosaceae) are presented, which were collected in 1996 at the Biological Station of Kazan University. The climatic factor in the seasonal rhythm of the plant plays a key role. Plants, depending on the sum of temperatures, precipitation and hours of daylight, develop according to a polynomial law. The density of planting is essential for the development of a polycentric system.

Key words: *Polycentric Plant Model, Fragaria vesca, density of planting.*

**ВЛИЯНИЕ СЕЗОННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ НА КЛЕТКИ
ЛЕЙКОЦИТАРНОГО РЯДА У *LASIOPODOMYS BRANDTII*
В МОНГОЛИИ**

Энхмаа Е., Адия Я.

*Институт общей и экспериментальной биологии, Монгольская академия наук,
г. Улан-Батор, Монголия*

e-mail: *enkhmaae@mas.ac.mn*

Environmental changes, seasonal variables, temperature differentiation is leading to the change of physiological parameters and behavior on the mammals. These changes are affecting for the individual's activity, mortality as well as survivable of the population. Especially, Mongolia has four seasons and extreme climate. That's why wildlife species of Mongolian must adapt for the immediate change of climate.

To date, few studies are published on the relationship between seasonal variation and immunology of hibernation mammals. Some of them noted as during the period of hibernation, decreasing body weight, heart rate, metabolism rate and body temperature same as environmental temperature (Hellgren et al., 1993; Yasuma et al., 1997; Anderson et al., 2000). Hematology tests are might be most useful assay to predict these causes of complex physiological process. In wildlife physiological studies, the rationale for using blood rather than other body fluids and tissues is that sampling blood is minimal invasive technique without animal mortality, providing both ethical and scientific benefits.

The present work aimed to study the relationship between the seasonal change and white blood cells /WBC/ derivative in the wild population. In future, we would like to establish the blood reliable indicator of Brandt's vole (*Lasiopodomys brandtii*). As a result of that study, we will be imagining as important physiological parameters that able to indicate at least health status of individuals, as well as provide predicting information about the effect of human to climate change, wildlife, pollution of environment and ecotoxicology. Also, reliable indicator of blood is might provide determining optimal environment for each wildlife species and chance to developing of conservation management.

Brandt's vole is the dominant rodent species of typical steppe herbivore, distributed in the approximately 40 million hectares in Mongolia. The only truly diurnal species in the genus. At the same time, Brandt's voles are a critical part of the steppe ecosystem and may qualify as a «keystone species» — e.g., their occurrence may have a greater effect on ecosystem processes and general biodiversity than their numbers alone might suggest (Банников, 1954; Шагдарсүрэн, 1958; Гептнер, 1961; Даваа, 1967; Авирмэд, 1981; Stubbe et al., 1992; Kotliar et al., 1999; Smith, Foggin, 1999; Тракановский и др., 2000; Lai, Smith, 2003). Hematological studies of Brandt's vole have not yet been published.

All Brandt's vole were using the Sherman trap, blood samples taken from the great saphenous vein and hearth (Janet, Hoff, 2000) of 500 individuals (250 male, 250 female) were sampled during 4 season (Spring: early of May, summer: early of July, Fall: early of September, Winter: early of March) from Argalant soum (N47.93714, E106.21579), Tow province, Mongolia.

Hematological parameters (leucocyte, lymphocyte count, monocyte count, granulocyte count) were measured in 500 Brandt's voles using the hematology analyzer (BC-2800 Vet).

The result of hematological parameters was presented by relation to age, sex and season. For all variables calculated to means, standard deviation, standard error of the mean, F-statistic, p -values. Results of the 95% confidence interval test for differences in means were obtained using SPSS v16.0 and JMP v10 software. The p values $p \leq 0.05$ (*), $p \leq 0.01$ (**), $p \leq 0.001$ (***) were assumed respectively as statistically significant (*), highly significant (**) and the strongest significant (***) .

Among the hematological parameters (WBC, lymphocyte, monocyte, granulocyte) we did not observe the relation to the sex-related significant differences. Significant difference of cross analyzing by age*season for each variables p -value: lymphocyte ($p < 0.0275^*$), monocyte ($p < 0.0010^{***}$), granulocyte ($p < 0.0098^{**}$), WBC ($p < 0.0057^{**}$).

Depending on the season, the number of parameters is estimated to be around 2–3 times higher in the spring and summer period. The significant difference between season and all parameters are below $< 0.0001^{***}$. These results are confirming the immune of Brandt's vole heavily depends on seasonal and temperature changes. Also, we have checked the correlation of hematology variables. On that time, total white blood cell counts most depending by the lymphocyte count ($p < 0.9046$), especially period of spring $p < 0.9184$. It might be related to the environment antigen increasing in the organism on underfeed time of spring. For the reason is lymphocytosis happened to the chronic disease, infection of viruses and environmental stress.

INFLUENCE OF SEASONAL CHANGES ON THE DIFFERENT LEUCOCYTES OF *LASIOPODOMYS BRANDTII* IN MONGOLIA

Enkhmaa Enkhbat, Adiya Yansanjav

*Institute of general and experimental biology, Mongolian academy of sciences,
Ulaanbaatar, Mongolia*

e-mail: *enkhmaae@mas.ac.mn*

The present work aimed to study the relationship between the seasonal change and white blood cells (WBC) derivatives. Hematological parameters (leucocyte, lymphocyte, monocyte and granulocyte counts) were measured in Brandt's voles using the hematology analyzer. The number of cells is estimated to be around 2–3 times higher in the spring and summer period. These results are confirming the immune of Brandt's vole heavily depends on seasonal and temperature changes.

Key words: *Brandt's vole, white blood cells, immune system, seasonal changes.*

ИЗМЕНЕНИЕ ПАРАМЕТРОВ ЛИСТЬЕВ И СТРУКТУРЫ МЕЗОФИЛЛА СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ ВДОЛЬ ЗОНАЛЬНО-КЛИМАТИЧЕСКОЙ ТРАНСЕКТЫ ЮЖНОГО УРАЛА И КАЗАХСТАНА

Юдина П. К., Иванов Л. А., Мигалина С. В., Ронжина Д. А.,
Иванова Л. А.

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: *polina.yudina@botgard.uran.ru*

Изменения листовых параметров под действием условий среды отражают адаптацию фотосинтетической функции и направлены на поддержание необходимого уровня поглощения CO₂. При этом варьирование листовых параметров может быть как результатом пластической изменчивости видов при воздействии условий среды, так и результатом дивергентной эволюции видов растений (Reich et al., 2003). Биогеографические исследования связи параметров растений с факторами среды позволяют определить причины изменчивости показателей (Reich et al., 2003; Wright et al., 2005). Одним из возможных подходов к выявлению механизмов адаптации растений к климатическим факторам является исследование параметров растений вдоль природных градиентов. При этом большое значение имеет сравнение доминантных и наиболее распространенных видов сообществ, поскольку их свойства отражают успешную адапта-

цию к конкретным климатическим условиям и могут характеризовать сообщество в целом (Castro-Diez, 2012).

Изучены доминанты и наиболее распространенные виды в 6 степных сообществах в диапазоне от 56°36' до 47°32' с.ш., находящиеся в пределах Среднего Урала (подтайга), Южного Урала (лесостепь, северная степь) и Казахстана (настоящая степь, опустыненная степь, северная пустыня). Протяженность зональной трансекты составила около 900–1000 км. Исследования проводили с помощью метода мезоструктуры листа (Мокроносов, 1978).

Нами отмечено изменение преобладающих структурно-функциональных типов листьев у растений вдоль градиента аридности. Так, доля видов с изопалисадным строением мезофилла увеличивалась вдоль градиента аридности с 19% в северной точке до 67% в южной части трансекты. При этом доля видов с дорзовентральным мезофиллом снижалась с 63% в степных участках бореальной зоны до полного их отсутствия в пустыне и опустыненной степи. В пустыне значительно увеличивалось обилие C_4 -растений.

Анализ параметров целого листа показал, что средние значения и модальные классы для толщины листа не различались между растениями бореальной, лесостепной и степной зон и увеличивались в северной пустыне. Значения удельной плотности листа не различались между видами в лесостепной и степной зонах и увеличивались в районе северной пустыни. Объемная плотность листа — сухой вес единицы объема листа — не изменялась вдоль градиента аридности.

Выявлено, что размеры клеток характеризовались значительным варьированием значений. Наибольший уровень варьирования объема клетки отмечен на лесостепном участке градиента и в опустыненной степи, где коэффициенты вариации соответственно составили 75% и 94%. Степные участки в лесной зоне характеризовались более низким размахом значений размеров клеток. При этом не обнаружено различий между средними или модальными значениями размеров клеток вдоль градиента аридности. Число хлоропластов в клетке не различалось в выборках из разных точек градиента аридности: среднее значение параметра во всех районах составило 30 хлоропластов на клетку и у половины видов в каждом районе находилось в пределах 20–35 шт. Размер хлоропласта также был стабильным в разных участках градиента. Число клеток не изменялось вдоль градиента аридности. Наибольший размах значений параметра отмечен в настоящей степи, где число клеток изменялось от 490 тыс./см² у *Leymus ramosus* до 7221 тыс./см² у *Carex stenophylla*. Однако вдоль трансекты наблюдали некоторое смещение минимальных и максимальных значений параметра в сторону увеличения. Так, в южной точке градиента, в районе северной пустыни, не обнаружено видов с числом клеток ниже 1000 тыс./см². Наибольшие изменения в структуре фотосинтетического аппарата под влиянием климата были обнаружены в значениях интегральных параметров мезофилла — числе хлоропластов в единице площади, а также общей поверхности клеток и хлоропластов в расчете на единицу площади листа (ИМК, ИМХ): число хлоропластов в расчете на единицу площади листа увеличи-

лось с 21 млн/см² на степных участках бореальной зоны до 50 млн/см² в северной пустыне. ИМК и ИМХ имели максимальные значения в опустыненной степи и пустыне. Так, ИМХ возросло с 10 см²/см² на степных участках бореальной зоны до 22 см²/см² в северной пустыне.

Таким образом, адаптация степных растений к аридности климата является комплексной, связана со сменой преобладающих структурно-функциональных типов листьев, а на уровне фотосинтетических тканей заключается в увеличении интегральных параметров мезофилла. Полученные данные хорошо соотносятся с результатами исследований для степных растений Поволжья (Ivanova et al., 2018). Общее направление структурной адаптации листьев степных растений Урала и Казахстана к увеличению аридности климата связано не столько с изменением морфологии, размеров и толщины листа, сколько с перестройкой мезофилла, а именно с увеличением интегральных показателей мезофилла, что связано с необходимостью увеличения внутрилистовой поверхности для диффузии CO₂ при усилении аридности климата.

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН № АААА-А17-117072810011-1.

LEAF TRAITS AND MESOPHYLL PARAMETERS OF STEPPE PLANTS ALONG THE ARIDITY GRADIENT IN SOUTHERN URALS AND KAZAKHSTAN

Yudina P. K., Ivanov L. A., Migalina S. V., Ronzhina D. A., Ivanova L. A.

Institute: Botanic garden UB RAS, Ekaterinburg, Russia

e-mail: polina.yudina@botgard.uran.ru

The parameters of leaves and structure of mesophyll in the dominants and the most common species in the 6 steppe communities of the Middle Urals (sub-taiga), Southern Urals (forest-steppe, Northern steppe) and Kazakhstan (real steppe, desert steppe, Northern desert) were studied. Changes in the predominant structural and functional types of leaves in the plants along the aridity gradient, parameters of the whole leaf, as well as its cellular characteristics of photosynthetic tissues are described. It is shown that the adaptation of steppe plants to climate aridity is complex.

Key words: *aridity, leaf parameters, mesophyll, adaptation.*

Секция 4

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ГЕНЕТИКА
И ФИЛОГЕОГРАФИЯ**

Section 4

**ECOLOGICAL GENETICS
AND PHYLOGEOGRAPHY**

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ СТРУКТУРИРОВАНИЕ НАСЕЛЕНИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ СВИДЕТЕЛЬСТВУЕТ О ФОРМИРОВАНИИ «ПОПУЛЯЦИОННОЙ СИСТЕМЫ»

Артамонов А. В., Щипанов Н. А.

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия

e-mail: yukihrotainaka@gmail.com

Генетическое структурирование населения обыкновенной бурозубки *Sorex araneus*, изученное по митохондриальной ДНК (цитохром b, D-петля) и микросателлитным маркерам обнаруживает несоответствие кариотипическому структурированию вида и не свидетельствует об ограничении потока генов через гибридные зоны. Несоответствие определяется большой изменчивостью гаплотипов и большими генетическими дистанциями между локальными выборками (популяциями). Изменчивость мтДНК не выявляет филогеографической структуры. В любых выборках отмечается относительно небольшое количество схожих гаплотипов, в то время как подавляющее большинство (около 70%) является уникальным. Во всех случаях исследователи обнаруживают значимое иерархическое структурирование населения этого вида.

Мы сравнили распределение микросателлитных маркеров С117 (13 аллелей), С119 (17 аллелей), D29 (5 аллелей), D107 (15 аллелей) в 39 образцах *S. araneus* из трех разных местообитаний, удаленных друг от друга на 600, 800 и 1500 м. Анализ показал, что выборки на дистанциях 600 и 800 м достоверно различаются между собой (F_{st}), в то время как наиболее удаленные не различаются. Эти результаты позволяют предполагать, что миграция между локальными популяциями достаточно слаба, для того, чтобы в ней чувствовались процессы генетического дрейфа. Анализ D-петли ($n = 11$) показал, что одна из локальных выборок образует кластер и, предположительно, является «истоком». Таким образом, первые полученные данные позволяют говорить о метапопуляционном структурировании, т. е. дифференциации населения на локальные единицы с относительно независимой динамикой демографических процессов.

При определенном уровне ограничения миграции образуется «популяционная система» (Алтухов, 2003). В ней создается возможность сохранения и, соответственно, накопления редких (уникальных) аллелей, а частота аллеля в смежных популяциях меняется случайным образом и может не зависеть от расстояния. С учетом всех имеющихся данных: достоверное популяционное структурирование, высокое локальное разнообразие аллелей, наличие большого числа уникальных гаплотипов в выборке, отсутствие корреляции генетических дистанций с географическими (Andersson, 1994; Horn et al., 2012) и полученные нами результаты, можно предполагать, что у *S. araneus* формируется «популяционная система». Формирование популяционной системы позволит объяснить несоответствие оценок межра-

совых потоков генов, так как высокая доля уникальных гаплотипов в локальных популяциях маскирует межрасовые различия. Благодаря исходной генетической гетерогенности можно объяснить выживание сверхмалых изолированных популяций в локальных ледниковых рефугиумах, и, соответственно, фиксацию новых хромосомных вариантов в таких популяциях (Shchipanov, Pavlova 2017).

Работа выполнена в рамках государственного задания Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, а также при финансовой поддержке РФФИ (проект № 19-04-00985).

GENETIC STRUCTURING OF POPULATION OF THE COMMON SHREW AS A CASE OF «POPULATION SYSTEM»

Artamonov A. V., Shchipanov N. A.

Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, Russia

e-mail: yukihirotainaka@gmail.com

We compared distribution of the microsatellite markers C117 (13 alleles), c119 (17 alleles), D59 (5 alleles), D107 (15 alleles) in the samples of *S. araneus* from three different habitat. The results suggest differentiation of the population in the study area into three local sub-populations with relatively independent dynamics of the demographic processes. Taking into account all the existing information and the results of this study we suggest *S. araneus* is organized in a «system of populations». Such phenomenon allows explaining a discrepancy between the drift of genes and differentiation of chromosomal races.

Key words: *genetic heterogeneity, system of populations, microsatellite markers, meta-population structuring.*

АМИНОКИСЛОТНАЯ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ СУБЪЕДИНИЦЫ I ЦИТОХРОМОКСИДАЗНОГО КОМПЛЕКСА (COI) И МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

Артамонова В. С.¹, Махров А. А.¹, Рольский А. Ю.²

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия*

² *Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, г. Мурманск, Россия*

e-mail: valar99@mail.ru

Филогенетические построения, основанные на результатах молекулярных методов исследования, часто находятся в противоречии с классической система-

тикой и не всегда объяснимы с позиций традиционной теории эволюции. Однако есть основания считать, что эти противоречия могут быть преодолены, поскольку часто они возникают вследствие методологических дефектов обоих подходов. Так, некоторые морфологи используют для выделения видов слишком пластичные признаки, а молекулярные биологи для таксономических ревизий применяют эволюционно нейтральные генетические маркеры.

Цепочка причинно-следственных связей между последовательностью гена, особенностями его функции и фенотипом организма пока не прослежена полностью ни для одного локуса. Однако анализ последовательности митохондриального гена *COI*, кодирующего субъединицу I цитохромоксидазного комплекса (комплекс IV), представляется наиболее подходящим для решения проблем эволюции и систематики (так называемый «баркодинг»). Во-первых, эмпирически обосновано, что этот метод пригоден для генетической дифференциации видов, выработаны количественные критерии изменения последовательности, позволяющие отличить новый вид от внутривидовой группировки (Hebert et al., 2003). Во-вторых, мтДНК в норме не рекомбинирует, и мутации накапливаются в ней последовательно. И, наконец, в комплекс IV входят белки, кодируемые и митохондриальными, и ядерными генами, а значит, для нормального функционирования системы они должны соответствовать друг другу по своей структуре (Li et al., 2006). Нарушение функционирования должно происходить при изменении последовательности одного из белков, поэтому мы постарались оценить роль последовательности гена *COI* и кодируемого им белка в возникновении постзиготической репродуктивной изоляции.

Работу начали с изучения гидробионтов, которых относили к разным видам, но они имели полный или частично совпадающий набор гаплотипов *COI*. Оказалось, что по крайней мере в трех случаях мы имеем дело не с видами, а с внутривидовыми формами.

Так, гаплотипы *COI* были распределены случайным образом между группами жемчужниц рода *Margaritifera* (Буханова и др., 2011), которых на основании так называемого «компараторного метода» разделяли на три вида — *M. margaritifera*, *M. elongata* и *M. borealis* (Bogatov et al., 2003). Однако детальные морфологические исследования показали, что эти «виды» представляют собой группы особей разного размера, относящихся к *M. margaritifera* (Сергеева и др., 2008; Болотов и др., 2013; Bolotov et al., 2018).

Аналогичная ситуация наблюдалась в случае проходных (крупных) и жилых (мелких) миног рода *Lethenteron*, относимых к двум разным видам — *L. camtschaticum* и *L. reissneri*. Распределение гаплотипов *COI* в выборках, собранных в разных регионах Севера и Дальнего Востока России, показало, что в ходе расселения миног с востока на запад в каждой крупной водной системе жилая форма заново возникала от проходной (Артамонова и др., 2011; Artamonova et al., 2015). Критический анализ данных, накопившихся в литературе, показал, что между проходной и жилой формами нет хиатуса морфологических и экологических признаков,

отмечен совместный нерест этих форм и нет оснований считать их разными видами (Makhrov et al., 2013; Махров, Попов, 2015).

Третий вид, для которого изучение гена *COI* имело решающее значение, — арктический голец *Salvelinus alpinus*, широко распространенный на севере России. Некоторые исследователи считают жилую форму этой рыбы, обитающую в озерах Фенноскандии, отдельным видом — *S. lepechini*. Однако исследование распределения гаплотипов локуса *COI* в выборках из разных водоемов показало, что жилые и проходные формы гольца легко переходят одна в другую и независимо возникают в разных водных системах. Анализ литературы показал, что неизвестны и морфологические признаки, позволяющие рассматривать *S. alpinus* и *S. lepechini* как разные виды (Махров и др., 2019).

Более сложной оказалась ситуация с четырьмя видами морских окуней рода *Sebastes* Северной Атлантики. Хотя у всех этих видов доминирует один гаплотип *COI*, они хорошо различаются по последовательности некоторых ядерных локусов, а также по своим морфологическим и биологическим особенностям (Рольский, 2016). Однако идентичность последовательности гена *COI* приводит к тому, что в зонах перекрывания ареалов часто имеет место межвидовая гибридизация, причем гибриды порой плодовиты (Artamonova et al., 2013; неопубл. данные).

В то же время главную роль в принципиальной возможности межвидовой гибридизации играет, судя по всему, не последовательность гена, а аминокислотная последовательность кодируемого ею белка. Нами показано, что популяция ряпушки (*Coregonus albula*) оз. Плещеево (Переславского) возникла в результате интрогрессивной гибридизации двух филогенетических линий, отличающихся последовательностью гена *COI*, но не аминокислотной последовательностью субъединицы I цитохромоксидазы (Borovikova, Artamonova, 2018).

Наши данные показывают (Артамонова и др., 2018), что различия в аминокислотной последовательности цитохромоксидазы I, судя по всему, определяют уровень постзиготической репродуктивной изоляции, поскольку большинство родов подотряда лососевидных, не гибридизирующих между собой, отделены друг от друга как минимум двумя заменами в аминокислотной последовательности этого белка, а множество различий в нуклеотидной последовательности при сохранении аминокислотной гибридизации не препятствует, как это наблюдается в случае гольца (*S. alpinus*) и американской палии (*S. fontinalis*) (Gross et al., 2004). Когда же виды одного рода отделяет одна аминокислотная замена (напр., *Salmo salar* и *S. trutta*), гибридизация возможна, но гибриды второго поколения обычно не жизнеспособны (Makhrov, 2008). Эти данные позволяют предположить, что цитохромоксидаза I — один из важнейших белков, обеспечивающих постзиготическую репродуктивную изоляцию: несоответствие друг другу белков комплекса IV, кодируемых ядерным и митохондриальным геномами, приводит к гибели межродовых гибридов.

Работа выполнена при поддержке программы Президиума РАН № 41 «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России».

MITOCHONDRIAL CYTOCHROME C OXIDASE SUBUNIT 1 (COI) SEQUENCE AND INTERSPECIFIC HYBRIDIZATION

Artamonova V. S.¹, Makhrov A. A.¹, Rolskiy A. Yu.²

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, Russia*

²*Polar branch of the Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography,
Murmansk, Russia*

e-mail: valar99@mail.ru

The function of gene COI sequence and coded protein in post-zygotic reproductive isolation at interspecies hybridization was estimated. By the example of salmonids it is shown that the differences in amino acid sequence of cytochrome-c-oxidase I determine the rate of post-zygotic reproductive isolation, and the differences in nucleotide sequence COI at constant amino acid sequence do not block hybridization.

Key words: COI, amino acid sequence, interspecies hybridization, post-zygotic reproductive isolation.

ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ «ЖЕЛТЫХ» ТРЯСОГУЗОК НА ТЕРРИТОРИИ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ В УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Артемьева Е. А., Мищенко А. В., Калинина Д. А.

*Ульяновский государственный педагогический университет им. И.Н. Ульянова,
г. Ульяновск, Россия*

e-mail: hart5590@gmail.com

Фено- и генотипическое разнообразие популяций воробьинообразных видов птиц, в том числе, видов группы «желтых» трясогузок (Passeriformes, Motacillidae), мало изучены в условиях Среднего Поволжья. В природных популяциях воробьинообразных птиц существует механизм формирования локальных субпопуляций, которые имеют семейное генетическое родство от гнездовых пар-основателей. Подобный генетический механизм может быть первичным условием для избирательного спаривания, препятствующим свободному скрещиванию и поддерживающим изолирующие механизмы в популяциях (Зарудный, 1891; Береговой, 1970; Гричик, 1992; Артемьева, Муравьев, 2012; Pavlova, etc, 2003). Цель настоящей работы — выявление генетического разнообразия популяций видов группы «желтых» трясогузок на территории Ульяновской области (Среднее Поволжье).

Исследования совместного гнездового поселения желтой *Motacilla flava flava*, белоухой *Motacilla flava beema*, желтолобой *Motacilla lutea* и желтоголовой (номина-

тивный подвид *Motacilla citreola citreola* и малая желтоголовая трясогузка *Motacilla citreola werae*) трясогузок проводили в 2012–2018 гг. в окрестностях оз. Песчаное (Ульяновская обл., Среднее Поволжье). Для молекулярно-генетического анализа были исследованы кладки данных видов: яйца желтолобой трясогузки (3 экз.) (от 20.05.2013 г.); яйца желтолобой трясогузки — 3 экз. (25.05.2013 г.); яйца желтолобой трясогузки — 3 экз. (23.05.2015 г.); яйца желтой трясогузки — 4 экз. (7.06.2015 г.); яйца белоголовой трясогузки — 4 экз. (7.06.2015 г.); пробы крови птенцов желтоголовой трясогузки — 5 экз. (7.06.2015 г.). Материал гомогенизировали в литическом растворе в течение 10 мин., после чего к нему добавляли протеазу К и проводили инкубацию при температуре 56 °С в течение 6 часов. Далее из полученного супернатанта выделяли ДНК на силиконовых колонках. В качестве генетического маркера был выбран митохондриальный ген цитохром оксидазы I (COI). Амплификацию осуществляли с помощью праймеров BirdF1: TTCTCCAACCACAAAGACATTTGGCAG, с использованием термоциклера SpeedCycler 2 (Analytik Jena). Параметры полимеразной цепной реакции (ПЦР) были следующими: 5 мин. при 94 °С, 30 с. при 94 °С, 30 с. при 52 °С и 40 с. при 72 °С (всего 35 циклов). Финальная элонгация длилась 5 мин. при 72 °С. Далее проводился электрофорез в 1%-ном агарозном геле для определения качества проведённой ПЦР. Очищенные продукты амплификации секвенировали с использованием капиллярного генетического анализатора ABI PRISM 3500 (Life Technologies) (с предварительным проведением сиквенсовой реакции с флюоресцентно-мечеными дезоксирибонуклеотидами и последующей очисткой набора терминированных фрагментов). Последовательности были выравнены с помощью программы ClustalW2, а с помощью программы JalView построены филогенетические дендрограммы с указанием генетических дистанций.

Сравнительный молекулярно-генетический анализ кладок гнездовых пар желтых, гибридных (*lutea-flava*), желтолобых и желтоголовых трясогузок показывает, что внутри кладок особи (зародыши на поздних стадиях развития) имеют достаточно большой разброс генетических дистанций, что может свидетельствовать о гибридной природе значительной части выводков. К генетическим механизмам дивергенции популяций «желтых» трясогузок можно отнести межвидовую и внутривидовую гибридизации. Существование гибридизации между подвидами желтой трясогузки *M. flava* и желтолобой трясогузкой *M. lutea* является важнейшим лимитирующим фактором распространения и численности последней, приводит к появлению и дальнейшему накоплению в популяции гибридных особей с белесыми (седыми) головами (Артемьева, Муравьев, 2012; Редькин, 2001а; Редькин, 2001б; Сотников, 2006). Внутривидовая гибридизация подвидовых форм желтой трясогузки *M. flava* — номинативной *M. f. flava* и белоухой *M. f. beema*, а также желтоголовой трясогузки *M. c. citreola* и малой желтоголовой трясогузки *M. c. werae* — приводит к постоянно происходящим генотипическим расщеплениям, которые поддерживают внутривидовой полиморфизм популяций и обеспечивают основу для дальнейшей генетической дивергенции данных подвигов и видов. Особи гибрида *lutea-flava* (1306.67–1375.67) и малой желтоголовой трясогузки *M. c. werae* (0.68) характеризуются максимальными генетическими дистанциями, что соответствует видовому

рангу. Современный политипический комплекс *M. flava* (в узком смысле, серия видов и подвидов только *M. flava*), вероятно, сформировался в историческое время на основе веерной гибридизации между исходными формами *M. f. flava* и *M. lutea*.

Таким образом, факторы генетической дифференциации и дивергенции наряду с экологической и географической изоляцией играют ведущую роль в формировании пространственно-временной и генетической структуры рода *Motacilla*. В настоящее время происходит активный процесс генетической дивергенции и обособления подвидовых и видовых форм «желтых» трясогузок в условиях широкой симпатрии в рамках единого политипического комплекса на основе внутривидовой и межвидовой гибридизации на территории европейской части России.

Исследования поддержаны региональным отделением РФФИ (проект № 18-44-730002\18).

ECOLOGICAL AND GENETIC PROCESSES IN POPULATIONS OF “YELLOW” WAGTAILS IN THE TERRITORY OF THE MIDDLE VOLGA REGION IN THE ULYANOVSK REGION

Artemyeva E. A., Mishchenko A. V., Kalinina D. A.

Ulyanovsk State Pedagogical University named after I. N. Ulyanov, Ulyanovsk, Russia

e-mail: hart5590@gmail.com

Comparative molecular genetic analysis of the clutches of nest pairs of *Motacilla flava*, *M. citreola*, *M. lutea* and hybrid (*lutea*×*flava*) Wagtails shows that individuals (embryos at late stages of formation) within the clutches feature quite a large range of genetic distances which may indicate the hybrid nature of a significant part of broods.

Key words: *the Middle Volga region, Wagtails, hybrids, molecular genetic analysis, egg.*

МОРФО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Бархатов А. С., Юсупов С. Р.

*Белгородский государственный национальный исследовательский университет,
г. Белгород, Россия*

e-mail: barkhatov@bsu.edu.ru

Преднамеренное или случайное внесение в естественные сообщества генотоксичных ксенобиотиков может вызвать изменение и разрушение генетического материала в живых объектах, что отрицательно сказывается на их жизнеспособности

(Rydberg, 1978; Shugart, 2000). Известно, что для оценки состояния окружающей среды особое внимание уделяют изменениям гидросферы как наиболее мобильной части биосферы (Шиян, 2011). В указанном аспекте особое место занимают земноводные, которые выступают связующим элементом в трофических цепях водоемов и суши. Одним из таких видов является *Pelophylax (Rana) ridibundus* — лягушка озёрная, которая имеет обширный ареал, образует многочисленные популяции и считается удобным объектом для биоиндикации (Рыжков, 2007).

Отбор материала проводили в 6 точках г. Белгорода (Россия) и его окрестностях, которые отличались по градиенту антропогенного пресса. В качестве маркеров состояния популяций использовали комплекс признаков, включающих фенотипические, цитогенетические и генетические показатели. Для фенотипического анализа были использованы полиморфные варианты окраски тела. В четырех изученных выборках, взятых из наиболее загрязненных участков, доминировала форма «striata» (от 70 до 92%). Морфа «maculata» преобладала в двух группах, обитающих в относительно чистых водоемах. Полученные результаты подтверждают данные, согласно которым морфа «striata» доминирует в популяциях, обитающих на урбанизированных территориях (Вершинин, 2008).

Анализ генетической структуры популяций проводили с помощью метода электрофореза неспецифических эстераз в полиакриламидном геле. Согласно полученным данным, исследованные популяции озерной лягушки обладали высокими показателями генетической гетерогенности, что свидетельствует об их стабильном состоянии. Так, информационный индекс (аналог индекса Шеннона-Уивера) в среднем составил $I = 0.887$, а фактическая гетерозиготность оказалась равной $H_o = 0.566$. При этом коэффициент инбридинга был незначительным ($F = 0.036$).

Для оценки уровня цитогенетической стабильности использовали метод щелочного гель-электрофореза изолированных клеток — метод ДНК-комет (CometAssay) (Ostling, 1984). Результаты исследования показали, что в точке сбора, находящейся ниже по течению, значение индекса ДНК-комет, отражающего степень разрушения ДНК ($IDK = 0.141 \pm 0.021$), было выше, чем у истока реки (0.057 ± 0.011), что свидетельствует о присутствии в водоеме поллютантов, обладающих генотоксичными свойствами и вызывающих нарушение цитогенетической стабильности у животных.

MORPHO-GENETIC STRUCTURE OF URBAN MARSH FROG *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* POPULATIONS

Barkhatov A. S., Yusupov S. R.

Belgorod State National Research University, Belgorod, Russia

e-mail: barkhatov@bsu.edu.ru

The results of analysis of the morphogenetic structure of the Marsh Frog population

are presented. We assessed the level of the population viability in the urban landscape of the Belgorod region.

Key words: Marsh Frog, morphogenetic structure of population, urbanization.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ В ГИБРИДНЫХ КОМПЛЕКСАХ СОЛОДКИ (*GLYCYRRHIZA*) В УРАЛЬСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА

Беляев А. Ю.¹, Васфилова Е. С.², Быструшкин А. Г.²

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

²Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: belyaev@ipae.uran.ru

Характерным растением степной флоры Северной Евразии является солодка (*Glycyrrhiza*). В уральской части ареала (на Южном Урале и сопредельных территориях) солодка представлена тремя видами (Мусаев, 1976): солодка Коржинского (*Glycyrrhiza korshinskyi*), с. голая (*G. glabra*) и с. уральская (*G. uralensis*). Все они — особо ценные фармакопейные виды, но во многих субъектах Российской Федерации рассматриваемого региона отнесены к числу редких растений. С ними проводятся многолетние исследования по интродукции и акклиматизации в Ботаническом саду УрО РАН (Васфилова, Беляев, 2012). Данные виды солодки имеют одинаковый диплоидный набор хромосом ($2n = 16$) и сходны по репродуктивным особенностям. Им свойственна энтомофилия, периодическое нормальное вызревание семян и хорошая (иногда высокая) семенная продуктивность. Однако достаточно развитые особи семенного происхождения в природных популяциях появляются редко, т. е. смена семенных поколений в популяциях солодки происходит очень медленно. Это длиннокорневищно-стержнекорневые поликарпики, образующие в результате вегетативного размножения куртины-клоны различных размеров и формы (Беляев, Васфилова, 2010). Таким образом, генеты в популяциях обсуждаемых видов солодки (особенно в краевых частях ареала) представлены немногочисленными клонами.

По данным литературы и наших собственных исследований на Южном Урале и прилегающих территориях Предуралья и Зауралья прослеживаются зоны контакта и перекрытия ареалов этих видов солодки, встречаются смешанные и гибридные популяции, обладающие, по-видимому, общим генофондом (Синская, 1961). Естественная межвидовая гибридизация у солодки в уральской части ареала была выявлена нами с использованием аллозимного анализа (Беляев, Васфилова, 2008, 2015). Возможность такой гибридизации подтверждена цитозем-

бриологическими методами (Зимницкая, 2009). Гибридные формы в популяциях солодки, помимо своеобразных сочетаний морфологических признаков, характеризуются и различными вариантами сочетаний видоспецифичных аллелей аллозимных локусов. Наличие гибридных форм солодки отмечалось нами во многих популяциях исследуемого региона в различных степных сообществах (например, близ горы Аркаим, в окрестностях Троицкого заказника и прибрежной полосе соленого оз. Картабыз в Челябинской области). Наиболее сложные гибридные комплексы со значительной долей межвидовых гибридов при участии в гибридогенезе всех трех видов солодки сформировались в долинах крупных рек Приуралья — Урала и Тобола. По нашему мнению этому могли способствовать особые экологические условия речных долин с повышенной неоднородностью среды и наличием водных потоков как мощного фактора трансформации поймы и переноса генетического материала. Важно отметить, что солодка голая в Приуралье встречается почти исключительно в пойменных фитоценозах, а два других вида обладают более широкой экологической амплитудой произрастания. По нашим наблюдениям, именно в пойменных экотопах в смешанных популяциях солодки могут возникать условия для преодоления различных форм изоляции (например, пространственной, фенологической или связанной с недостатком нужных опылителей).

В Оренбургской области в пойменных растительных сообществах среднего течения р. Урал с примыкающими участками пойм малых рек (Черная, Донгуз) сформировались популяции солодки с преобладанием гибридных форм, которые были выявлены по комплексу морфологических признаков и аллозимным маркерам. При этом гибридные растения (клоны) солодки встречались в местообитаниях с самыми разнообразными сочетаниями экологических характеристик. В генотипах этих растений преобладали гетерозиготы, сочетающие специфичные аллели аллозимных локусов разных видов солодки. Это свидетельствует о достаточной легкости межвидовой гибридизации в данной группе видов солодки и демонстрирует высокую жизнеспособность гибридов.

Ввиду очень высокой продолжительности жизни (многие десятки лет) куртин-клонов солодки гибриды обеспечивают длительное сохранение высокого генетического разнообразия в популяциях, а также позволяют проследить достаточно давние генетические связи в комплексе близкородственных видов солодки в пространстве и времени. В частности, нами выявлен закономерный перенос к пойме Урала генетического материала солодки Коржинского и солодки уральской, произрастающих по берегам притоков.

В лесостепном Зауралье в пойме Тобола к западу от устья Убагана и по берегам соленого оз. Горькое на юге Курганской области выявлена наиболее далеко продвинувшаяся к северу зона распространения межвидовых гибридов солодки. В их генотипах присутствуют маркерные аллели аллозимных локусов трех обсуждаемых видов. Видимо, солодка голая проникла в этот район из Средней Азии по Тургайскому прогибу. Высокий уровень аллозимного полиморфизма

солодки при наличии межвидовых гибридов был установлен по выборке с оз. Горькое. Эти данные были дополнены исследованиями аллозимного полиморфизма семенного потомства растений солодки из поймы Тобола (поколение F_1), проходящего интродукционные испытания в Ботаническом саду УрО РАН. Установлено, что это межвидовые гибриды (*G. korshinskyi* × *G. glabra*), обладающие высоким адаптационным потенциалом. Несколько клонов из этой группы устойчиво сохраняются (воспроизводятся вегетативно) и периодически дают зрелые семена в экспозиции открытого грунта уже в течение 35 лет. Семенное потомство этих растений (поколение F_2 , уклонившееся в сторону *G. glabra*) устойчиво развивается на этом же участке в течение 25 лет и образовало крупную интродукционную популяцию.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Комплексной программы УрО РАН (проект № 18–4–4–43), а также в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН.

THE ORIGIN AND ECOLOGICAL SIGNIFICANCE OF THE GENETIC DIVERSITY IN HYBRID COMPLEXES OF LICORICE IN THE URAL PART OF THE AREA

Belyaev A. Yu.¹, Vasfilova E. S.², Bystrushkin A. G.²

¹*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

²*Institute: Botanic Garden UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

e-mail: belyaev@ipae.uran.ru

We discuss the emergence of interspecific Licorice hybrids in populations in the Southern Urals and adjacent territories in the overlapping areas of the ranges of *Glycyrrhiza korshinskyi*, *G. glabra*, and *G. uralensis*. We point out that in the floodplains at the middle reaches of the Rivers Ural and Tobol, there are hybrids between all the three species, and the genetic polymorphism in the populations is high. It is confirmed by allozyme analysis. The high viability of hybrids both in nature and in the conditions of cultivation in the Institute: Botanic Garden UB RAS is recorded.

Key words: *Glycyrrhiza*, interspecific hybridization, allozyme polymorphism, hybrid viability.

РАСПРОСТРАНЕННОСТЬ И ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЭНДОСИМБИОТИЧЕСКОЙ БАКТЕРИИ *WOLBACHIA* И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА ПРИСПОСОБЛЕННОСТЬ И ГОРМОНАЛЬНЫЙ СТАТУС НАСЕКОМОГО-ХОЗЯИНА

Грунтенко Н. Е., Адоньева Н. В., Андреевкова О. В., Бурдина Е. В,
Быков Р. А., Илинский Ю. Ю., Раушенбах И. Ю.

Институт цитологии и генетики СО РАН, г. Новосибирск, Россия

e-mail: nataly@bionet.nsc.ru

Одним из самых распространенных прокариотических симбионтов беспозвоночных является внутриклеточная α -протеобактерия *Wolbachia pipientis*, которая встречается у 40% наземных членистоногих (Zug, Hammerstein, 2012), передается по материнской линии и может манипулировать детерминацией пола и репродуктивной системой хозяина для того, чтобы способствовать ее распространению в популяции хозяина (Werren et al., 2008). С другой стороны, существует ряд свидетельств о способности *Wolbachia* повышать приспособленность вида-хозяина, в частности увеличивая его устойчивость к вирусным инфекциям (Weeks et al., 2007; Teixeira et al., 2008). Различия в фенотипических проявлениях инфицирования могут быть связаны с особенностями физиологии организма хозяина, включая процессы эндокринной регуляции роста, развития и приспособленности (Teixeira et al., 2008; Ikeya et al., 2009; Faria et al., 2016). Однако молекулярные и физиологические механизмы, лежащие в основе взаимодействий *Wolbachia*-хозяин, остаются во многом невыясненными.

Нами создана модель, состоящая из пяти линий *Drosophila melanogaster*, несущих один и тот же ядерный фон (линии дикого типа Bi90) и цитоплазму с различными генотипами *Wolbachia*. С использованием данной модели исследовано влияние генотипа симбионта на устойчивость насекомого-хозяина к тепловому стрессу, его плодовитость и метаболизм трех стресс-связанных гормонов: октопамина, дофамина и ювенильного.

Обнаружено, что генотип *Wolbachia* wMelCS повышает устойчивость самок *Drosophila* к тепловому стрессу, а генотипы группы Mel не влияют на неё. Показано, что негативное влияние патогенного штамма wMelPop на устойчивость к тепловому стрессу проявляется гораздо раньше, чем начинается вызываемая им массовая гибель мух. Продемонстрировано, что самки, инфицированные штаммами *Wolbachia* группы Mel, не отличаются от неинфицированных особей Bi90 по уровню плодовитости и метаболизму октопамина, дофамина и ювенильного гормона. В то же время у молодых самок Bi90, инфицированных патогенным штаммом wMelPop, плодовитость повышена, а у половозрелых снижена. У самок, инфицированных wMelCS, напротив, наблюдается снижение

плодовитости у молодых особей и ее повышение у половозрелых. Также впервые продемонстрировано, что влияние wMelCS и wMelPop *Wolbachia* на плодовитость самок дрозофилы обусловлено изменениями уровня ювенильного гормона, которые в свою очередь опосредуются дофамином.

Изучение распространенности *Wolbachia* и разнообразия генотипов в палеарктических популяциях *D. melanogaster* подтвердило данные, полученные другими исследователями (Riegler et al., 2005), о доминировании генотипа wMel и локальном распространении редких генотипов, в том числе wMelCS. В то же время низкий генетический полиморфизм генотипов группы CS в сочетании с данными о распространении *Wolbachia* в популяциях *D. melanogaster* во всем мире не поддерживают гипотезу Riegler о недавней глобальной замене генотипов *Wolbachia*. Причины преобладания *Wolbachia* генотипов группы wMel в популяциях *D. melanogaster* не могут быть объяснены влиянием бактерии на приспособленность инфицированных мух (так как наибольший выигрыш в приспособленности обеспечивают своим хозяевам *Wolbachia* редкого генотипа wMelCS) и требуют дальнейшего изучения.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института цитологии и генетики СО РАН, а также при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 16-04-00060).

PREVALENCE AND GENETIC DIVERSITY OF *WOLBACHIA* ENDOSYMBIONT AND ITS IMPACT ON THE FITNESS AND HORMONAL STATUS OF HOST INSECT

Gruntenko N. E., Adonyeva N. V., Andreenkova O. V., Burdina E. V.,
Bykov R. A., Ilinsky Y. Y., Rauschenbach I. Yu.

Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

e-mail: nataly@bionet.nsc.ru

The study of *Wolbachia* occurrence and its genotype diversity in palaeartic populations of *Drosophila melanogaster* has confirmed the evidences of genotype wMel domination and the rare genotypes local distribution. By mean of the experiment pattern composed of 5 lines *D. melanogaster* with the same nuclear background (wild type Bi90 lines) and different genotypes *Wolbachia* in cytoplasm, the influence of symbiont genotype was investigated on host insect heat stress resistance, on fertility, and on the metabolism of three stress-linked hormones: octopamine, dopamine, and juvenile. According to the obtained results, wMel domination in populations of *D. melanogaster* cannot be explained by this strain influence on fitness of the flies infected.

Key words: *genetic diversity, heat stress resistance, fertility, metabolism of hormones, fitness, procariotic symbiont, Wolbachia, Drosophila melanogaster.*

**МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ
ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКОГО МЕХАНИЗМА
ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ
В ЕСТЕСТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ (НА ПРИМЕРЕ ПЕСЦОВ,
ALOPEX LAGOPUS)**

Жданова О. Л.^{1,2}, Фрисман Е. Я.²

¹ *Институт автоматики и процессов управления ДВО РАН, г. Владивосток,
Россия*

² *Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
г. Биробиджан, Россия*

e-mail: axanka@iacp.dvo.ru

Эколого-генетическое направление моделирования, рассматривающее взаимосвязанные изменения численности и генетической структуры популяции, появилось в 60-е годы прошлого столетия, когда формировались представления о плотностно- и частотно-зависимых составляющих в действии естественного отбора. Работы в этой области позволили охарактеризовать действие эволюционных факторов, в первую очередь естественного отбора, на изменение генетической структуры, а соответственно и изменений характера динамики популяций, которые сталкиваются с естественным ограничением экологических ресурсов (т. е. находящихся под действием лимитирующих факторов окружающей среды). Эколого-генетический подход открывает большие перспективы для изучения эволюции естественных популяций, а также прогнозирования изменений, связанных с антропогенным воздействием.

В представленной работе рассматривается комплексный подход к моделированию динамики генетической структуры и численности естественной популяции для объяснения полиморфизма в популяциях песцов, демонстрирующих кардинально различающиеся репродуктивные стратегии, закрепленные на генетическом уровне.

Естественные популяции *A. lagopus*, населяющие прибрежные и континентальные территории, имеют различные по доступности пищевые ресурсы и радикально отличаются по своей репродуктивной стратегии. Прибрежные песцы, имея практически постоянную доступность пищевых ресурсов, дают приплод небольшого размера каждый год. Континентальные же питаются мелкими грызунами, главным образом полевками, численность которых характеризуется циклическими колебаниями. В голодные годы популяции континентальных песцов демонстрируют крайне низкий репродуктивный уровень; а в годы с обильной пищей (когда в популяциях жертвы наблюдается подъем численности) резко увеличивают свою плодовитость. Это позволяет

предположить, что прибрежные песцы однородны по размеру помета, а континентальные неоднородны и представлены особями с разной потенциальной плодовитостью.

Для выявления генетической основы репродуктивной стратегии этого вида Т. И. Аксенович с коллегами (Axenovich et al., 2007) провели комплексный сегрегационный анализ типа наследования размера приплода в расширенной генеалогии фермерских песцов. В результате было убедительно показано, что наследование данного признака можно описать в рамках модели с основным геном и контролем малого размера приплода по рецессивному типу. Предполагается, что система сбалансированного полиморфизма размера приплода в фермерской популяции могла быть установлена еще в естественных популяциях песцов в результате адаптации к резким колебаниям доступности пищевых ресурсов.

Набор динамических моделей с различными типами естественного отбора применен для описания возможного механизма закрепления наблюдаемого в настоящее время генетического разнообразия по размеру помета в прибрежных, континентальных и искусственных популяциях песцов. Наиболее интересные результаты удалось получить на основе модели популяции, включающей две стадии развития; при этом анализировали динамику генетической структуры популяции по генотипам, соответствующим различным репродуктивным способностям и выживаемостям детенышей на ранней стадии жизненного цикла, определяемым одним диаллельным геном. Эта модель позволяет получить мономорфизм по рассматриваемому признаку в популяциях прибрежных песцов, где пищевые ресурсы практически постоянны, и установить полиморфизм с циклическими колебаниями численности и частот аллелей рассматриваемого гена в континентальных популяциях, где происходят регулярные всплески численности грызунов — основного компонента пищи. В искусственных популяциях в результате селективного отбора, осуществляемого фермерами в целях увеличения репродуктивного успеха производителей, рассматриваемый ген оказывается плейотропным (т. е. определяющим выживаемость особей как на ранней, так и на поздней стадии жизненного цикла); применение соответствующей модели (с отбором по плейотропному гену) позволяет получить адекватную скорость вытеснения аллеля, обуславливающего производство пометов небольшого размера.

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института автоматики и процессов управления ДВО РАН, Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, а также при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 18–51–45004 ИНД_а) и Программы фундаментальных исследований РАН «Приоритетные научные исследования в интересах комплексного развития Дальневосточного отделения РАН» (проект № 18–5–013).

MATHEMATICAL MODELING OF THE ECOLOGICAL-GENETIC MECHANISM OF A REPRODUCTIVE STRATEGIES DIFFERENTIATION IN NATURAL POPULATIONS (ON THE EXAMPLE OF ARCTIC FOX, *ALOPEX LAGOPUS*)

Zhdanova O. L.^{1,2}, Frisman E. Ya.²

¹ *Institute for Automation and Control Processes FEB RAS, Vladivostok, Russia*

² *Institute of Complex Analysis of Regional Problem FEB RAS, Birobidzhan, Russia*

e-mail: axanka@iacp.dvo.ru

We present the results of the mathematical modeling of the ecological and genetic mechanism of the differentiation of population reproduction strategies in natural populations of Arctic Fox based on a comprehensive approach to the modeling of the dynamics of the genetic structure and the abundance of natural populations in order to explain the polymorphism in Arctic Fox populations with different reproductive strategies fixed at the genetic level. A set of dynamic models with different types of natural selection was applied to describe the mechanism of fixing the currently observed genetic diversity in the excrement size in coastal, continental and artificial Arctic Fox populations.

Key words: *Arctic Fox, population reproduction strategy, dynamic model.*

КРИПТИЧЕСКИЕ ВИДЫ КОМПЛЕКСА *DAPHNIA LONGISPINA* (CLADOCERA): СПОСОБЫ ИХ ИДЕНТИФИКАЦИИ, ФИЛОГЕНЕТИКИ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ В ВОДОЕМАХ АЗИАТСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Зуйкова Е. И.

Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск, Россия

e-mail: zuykova@ngs.ru

Криптические виды — широко распространенный феномен, наблюдаемый в различных группах растений и животных. Изучение скрытого видового разнообразия и выявление границ между криптическими видами представляет собой одну из важных задач в свете проблемы оценки сохранения современного биоразнообразия. Криптические виды встречаются и среди водных беспозвоночных, в том числе низших ракообразных. Например, значительная часть таксонов из группы *Daphnia longispina* s. lat. представлена криптическими видами. До настоящего времени между криптическими видами группы не выявлено надежных морфологических различий, что создает проблемы при их идентификации. В ряде случаев единственно

возможным методом выделения границ между криптическими видами группы *D. longispina* является молекулярно-генетическая диагностика исследуемых особей.

В результате анализа изменчивости митохондриальной ДНК в популяциях дафний из водоемов Сибири также были обнаружены криптические виды, относящиеся к группе *D. longispina* s. lat. В их число вошли новые для фауны России виды: *D. umbra* и *D. dentifera*, а также предположительно новый вид лонгиспино-подобной дафнии *D. cf. longispina*. Традиционный морфологический анализ особей этих видов не выявил значимых диагностических признаков между ними. В связи с этим были проведены дополнительные морфологические и генетические исследования, которые повысили бы надежность их идентификации. Использование такого подхода, как геометрическая морфометрия, для анализа изменчивости формы тела дафний позволило выявить достоверные различия между криптическими видами группы *D. longispina* s. lat., несмотря на их внешнее сходство.

Следующий подход, использованный для установления границ между криптическими видами группы *D. longispina*, заключался в анализе вторичной структуры второго внутреннего транскрибируемого спейсера ядерной ДНК (ITS2 яДНК). Несмотря на высокую вариабельность некоторых признаков ITS2 (в частности, длины), вторичная структура последовательностей остается консервативной за счет мотивов, формирующих гомологичные спирали. Корреляция между наличием компенсаторных замен (CBC) в консервативных участках ITS2 и способностью к межвидовой гибридизации (в рамках биологической концепции вида) считается надежным критерием для выявления криптических видов. Анализ компенсаторных замен во вторичной структуре ITS2 позволил с высокой степенью надежности дифференцировать криптические виды группы *D. longispina*, которые не отличаются (*D. cf. longispina*) или слабо отличаются (*D. umbra*) от номинативного вида *D. longispina* по морфологическим признакам. Предполагаемый новый вид *D. cf. longispina* не является близкородственным видом по отношению к другим видам группы *D. longispina*, поскольку монофилия между ними не подтверждается ни одним из анализов, и его можно отнести к так называемым видам-двойникам. Морфологическое сходство между *D. longispina* и *D. cf. longispina* объясняется гипотезой морфологической конвергенции между эволюционно далекими видами, которая появляется вследствие воздействия сходных режимов отбора.

Криптические виды группы *Daphnia longispina* s. lat. обнаружены в удаленных водоемах азиатской части России и могут представлять собой остатки реликтовой фауны, сохранившейся в рефугиумах в периоды Плейстоценовых оледенений.

Результаты исследования показали, что достоверные различия между криптическими видами группы *Daphnia longispina* s. lat. можно выявить только с помощью комплексного подхода, включающего различные методы анализа. В настоящее время создание и использование классических ключей по морфологическим признакам для их точной идентификации не представляется возможным.

Исследование выполнялось в рамках Программы фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2013–2020 гг., (проект № VI.51.1.9.АААА-А16–116121410119–4).

**CRYPTIC SPECIES OF THE *DAPHNIA LONGISPINA* COMPLEX
(CLADOCERA): IDENTIFICATION, PHYLOGENY AND DISTRIBUTION
IN WATER BODIES OF ASIAN PART OF RUSSIA**

Zuykova E. I.

Institute of Systematic and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk, Russia

e-mail: zuykova@ngs.ru

It was shown that application of the complex approach, including the genetic markers analysis (mtDNA, the second internal transcribed spacer (ITS2) of nDNA) and geometric morphometry, allows cryptic species identification of *Daphnia longispina* complex. By the results of investigation new species for fauna of Russia were revealed in water bodies of Siberia, and also a presumably new species of longispina-like daphnia *D.cf.longispina*, which is not closely-related to the other species of *D. longispina* group.

Key words: *sibling species, species identification, mtDNA, nDNA, Daphnia longispina, geometric morphometry.*

**ДАЛЬНИЙ ВОСТОК РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ КАК ЗОНА
ЭНДЕМИЗМА ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ (CRUSTACEA:
CLADOCERA): ПРИМЕР ГРУППЫ ВИДОВ *DAPHNIA CURVIROSTRIS***

Котов А. А.¹, Карабанов Д. П.^{1,2}, Беккер Е. И.¹

¹*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия*

²*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, п. Борок, Россия*

e-mail: alexey-a-kotov@yandex.ru

На основании анализа последовательностей генов ND2, COI и 12S показано, что комплекс видов *Daphnia curvirostris* представлен в Голарктике 12 митохондриальными филогруппами. На большей части Северной Палеарктики комплекс представлен единственной кладой — *D. curvirostris* s.str., при этом генетические дистанции между дальневосточными популяциями этого вида значительно превосходят таковые на всей остальной территории Северной Евразии. Если на большей части территории Евразии в плейстоцене группа подверглась массовому вымиранию, то на Дальнем Востоке РФ, в Корее, Японии и на Аляске сохранились многочисленные реликтовые ветви, принадлежащие как *D. curvirostris* s.lat., так и другим видам. Дифференциация видов на Дальнем Востоке прямо связана с геологической историей региона, а именно с распадом единого кольца суши вокруг Японского моря, объединявшей в прошлом (в олигоцене и затем в позднем плейстоцене) континентальную часть Дальнего Востока, Корею, Японию и Сахалин. Многочисленные таксоны най-

дены нами в зоне эндемизма, существование которой предсказано Коровчинским (2006) и непосредственно выявленной нашим коллективом морфологическими методами в ходе реализации предыдущего проекта РФФ.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 18–14–00325).

THE FAR EAST OF RUSSIAN FEDERATION AS AN ENDEMISM ZONE FOR CLADOCERA (CRUSTACEA: CLADOCERA): CASE OF THE DAPHNIA CURVIROSTRIS SPECIES GROUP

Kotov A. A.¹, Karabanov D. P.^{1,2}, Bekker E. I.¹

¹*Severtsov Institute of Ecology and evolution, Moscow, Russia*

²*Papanin Institute for the Biology of Inner Waters, Borok, Russia*

e-mail: alexey-a-kotov@yandex.ru

On the basis of sequence analysis of genes ND2, COI, and 12S it was shown that the species complex *Daphnia curvirostris* in Holarctic region was represented by 12 mitochondrial phylogroups. Revealed in the Far East essential genetic and morphological diversity of *Daphnia*, together with taking into account the geological history of the region, allows consideration of the territory as an endemism zone.

Key words: *Daphnia curvirostris* complex, gene ND2, gene COI, gene 12S, Northern Palaearctic region, endemism zone, geological history.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МАРКЕРОВ ХЛОРОПЛАСТНОЙ ДНК ДЛЯ ФИЛОГЕОГРАФИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ СОЛОДКИ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

Лалетина И. А.^{1,2}

¹*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия*

²*Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия*

e-mail: inna-laletina@yandex.ru

Род солодка (*Glycyrrhiza* L.) является проблемным в плане систематики и филогении, поэтому необходимы молекулярно-генетические и филогеографические исследования для создания новой системы рода. Мы изучали три вида солодки: Коржинского (*Glycyrrhiza korshinskyi* Grig.), голая (*G. glabra* L.) и уральская (*G. uralensis* Fisch.). Последние два вида трактуются нами, как и многими другими исследователями, в широком смысле, но известна их высокая неоднородность в

ареале. Это близкородственные и викарирующие виды. Остается дискуссионным вопрос о гибридной природе солодки Коржинского. В степной зоне Северной Евразии имеются области перекрывания ареалов этих трех видов, где выявлена их спонтанная гибридизация, но не ясны ее масштабы. Актуальные вопросы оценки биоразнообразия солодки определили и цель работы — выявление изменчивых фрагментов хлоропластной ДНК (хлДНК) и последующее их использование для изучения структуры и происхождения генетического разнообразия в комплексе трех видов солодки Северной Евразии.

С применением методов PCR-RFLP и секвенирования по Сэнгеру было проанализировано 212 образцов (генотипов) растений солодки, представленных выборками особей исследуемых видов из различных частей ареалов с преобладанием популяционных выборок из уральской части ареала, где виды контактируют и распространена солодка Коржинского. Полиморфизм обнаружен в следующих фрагментах хлДНК: *16S-trnA*, *trnH-psbA*, *trnS-trnG*, *atpH-atpI*. Они были использованы при проведении ПЦР для всех образцов. Затем на основе полученных сиквенсов были выделены 14 гаплотипов (Г). Данные обрабатывали в программах Arlequin v. 3.5.1.2, NETWORK ver. 4.6.1.2, MrBayers ver. 3.2.3 и NTSYS-pc.

В исследуемом материале наиболее часто встречаются Г5 и Г6, что обусловлено преобладанием образцов *G. korshinskyi* — основных носителей данных гаплотипов; Г6 и Г7 характерны только для *G. Korshinskyi*; у *G. glabra* также характерен Г5 и специфичны четыре гаплотипа (Г1–Г4); Г8 и Г9 характерны для *G. uralensis* и встречаются у *G. korshinskyi*, остальные специфичны для *G. uralensis*; Г7 и Г12 являются рекомбинантными.

Кластеризация выборок по дистанциям Неи показала их разделение на три кластера в соответствии с видовой принадлежностью (при некоторых исключениях). *G. korshinskyi* — это сложный гибридный комплекс с преобладанием Г5, свойственного *G. glabra*. В комплексе исследованных видов солодки прослеживается интрогрессивная гибридизация.

Работа выполнена в рамках Программы УрО РАН (проект № 18–4–4–43).

USING THE CHLOROPLAST DNA MARKERS FOR PHYLOGEOGRAPHIC STUDIES OF CLOSELY RELATED SPECIES OF LICORICE IN NORTHERN EURASIA

Laletina I. A.^{1,2}

¹Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia

²Ural Federal University, Russia

e-mail: inna-laletina@yandex.ru

We present the results of phylogeographic studies of the genus Licorice *Glycyrrhiza* L. which is problematic in terms of taxonomy and phylogeny. Molecular genetic and

phylogeographic studies will help to create a new phylogenetic system of the genus.

Key words: *chloroplast DNA phylogeography, licorice, Northern Eurasia.*

ПОЛИМОРФИЗМ МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ ЛОКУСОВ ХЛОРОПЛАСТНОЙ ДНК ЕЛИ СИБИРСКОЙ

Ларионова А. Я.¹, Семерикова С. А.², Семериков В. Л.², Экарт А. К.¹,
Кравченко А. Н.¹, Корчагина О. С.²

¹Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН — обособленное подразделение ФИЦ
КНЦ СО РАН, г. Красноярск, Россия

²Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: *alya-larion@yandex.ru*

Изучен полиморфизм трех микросателлитных локусов хлоропластной ДНК (срSSR): Pt63718, Pt26081 и Pt71936 (Vendraminetal., 1996) у ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) из Хакасии, Тувы, Алтая, Красноярского края, Бурятии, Монголии, Новосибирской, Иркутской и Магаданской областей. При анализе изменчивости этих локусов в 20 природных популяциях обнаружено 19 аллелей: по семь аллелей в локусах Pt63718, Pt26081 (варианты размеров 1–7 и 1, 3–8 соответственно) и пять аллелей в локусе Pt71936 (варианты размеров 1, 2, 3, 4, 5). Аллельное разнообразие локусов в изученных популяциях ели существенно различается. В каждом локусе общими и наиболее частыми для популяций являются лишь 1–2 аллеля. Остальные аллели встречаются не во всех популяциях, а некоторые из них относятся к категории редких и уникальных. Количество аллелей, выявленных в трех срSSR локусах, варьирует в популяциях от 8 до 15, составляя в среднем 11.3. Сочетание аллелей трех локусов у индивидуума рассматривали как гаплотип. Всего по трем локусам было прогенотипировано 595 деревьев ели и выявлено 44 гаплотипа. Два гаплотипа: 6/6/2 и 6/6/3 (номера аллелей в локусах Pt63718/Pt26081/Pt71936) — были представлены во всех популяциях исследованной части ареала ели и имели самые высокие среди выявленных гаплотипов средние частоты — 26.35% и 25.53%, соответственно. Максимальная частота гаплотипа 6/6/2 наблюдалась в популяции Хамар-Дабан из Бурятии (43.3%). Гаплотип 6/6/3 преобладал в популяции из Магаданской области (66.7%). Остальные гаплотипы встречались не во всех популяциях и с более низкими частотами. Большая часть этих гаплотипов относится к редким (10) и уникальным (19). В отдельных популяциях число гаплотипов варьировало от 6 до 17, составляя в среднем 10.45. Невысокое, ниже среднего значения, число гаплотипов наблюдалось в 11 изу-

ченных популяциях ели, в 9 популяциях этот показатель был выше среднего. Наименьшее число гаплотипов обнаружено в популяции ели из Магаданской области, наибольшее — в одной из популяций Бурятии (Выдрино). Показатель гаплотипического разнообразия варьировал в изученных популяциях ели от 0.550 до 0.936, составляя в среднем 0.828. Большинство популяций характеризуются достаточно высокими значениями гаплотипического разнообразия (свыше 0.743). Самый высокий уровень разнообразия наблюдается в популяции Ванавара из Эвенкии, самый низкий, как и ожидалось, в маргинальной популяции из Магаданской области. Популяция расположена на территории Магаданского государственного заповедника, в виде так называемого «елового острова» и представляет собой крайнее северо-восточное, небольшое по площади местоположение ели сибирской, оторванное на значительное расстояние от основного ареала вида. Низкие параметры $srSSR$ изменчивости в этой популяции, вероятнее всего, являются результатом сокращения численности и длительной изоляции популяции в прошлом («bottleneck»), что подтверждает высокая частота одного из шести обнаруженных в популяции гаплотипов (67%).

По результатам анализа молекулярной вариации AMOVA большая часть изменчивости, установленной у ели сибирской по трем $srSSR$ локусам, распределяется внутри популяций и лишь 2% между популяциями. Значение индекса фиксации G_{ST} , основанного на частотах гаплотипов, было довольно низким ($G_{ST} = 1.66\%$), однако высокосignificant ($p < 0.0001$). Индекс фиксации, учитывающий генетическое расстояние между гаплотипами, был еще ниже ($R_{ST} = 1.18\%$) и недостоверен ($p = 0.0733$). Небольшие значения индексов фиксации G_{ST} и R_{ST} указывают на слабую в целом дифференциацию популяций ели сибирской по изученным микросателлитным локусам хлоропластной ДНК. Расчет межпопуляционных парных G_{ST} показал, что наиболее дифференцированы друг от друга и от других включенных в исследование природных популяций ели популяции из Магаданской области (заповедник «Магаданский»), Эвенкии (п. Ванавара) и Хакасии (п. Майский). Чаще всего наблюдаемая дифференциация популяций вызвана сдвигом частот гаплотипов или же сдвигом состава аллелей. Остальные популяции вне зависимости от их географического положения в пределах исследованной части ареала вида обнаруживают значительное сходство по частотам гаплотипов.

Полученные данные свидетельствуют об отсутствии четко выраженной географической структуры изменчивости ели сибирской по $srSSR$ локусам и согласуются с результатами исследования этих же популяций с помощью других генетических маркеров, в частности аллозимов и ядерных микросателлитов (Кравченко и др., 2008, 2013, 2016; Политов и др., 2011; Ларионова и др., 2014; Экарт и др., 2016).

Исследование выполнено по базовому проекту № АААА-А17-117101820003-0 при частичной поддержке РФФИ (проект № 13-04-00777).

MICROSATELLITE LOCI POLYMORPHISM OF CHLOROPLAST DNA OF SIBERIAN SPRUCE

Larionova A. Ya.¹, Semerikova S. A.², Semerikov V. L.², Ekart A. K.¹,
Kravchenko A. N.¹, Korchagina O. S.²

¹*Sukachev Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk, Russia*

²*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Yekaterinburg, Russia*

e-mail: *alya-larion@yandex.ru*

The variability of three microsatellite loci of chloroplast DNA (Pt63718, Pt26081 and Pt71936) was studied in 20 natural populations of *Picea obovata* Ledeb. from Khakassia, Tuva, Altai, Krasnoyarsk region, Buryatia, Mongolia, Novosibirsk, Irkutsk and Magadan oblasts. It was found that the populations of Siberian spruce included in the study are characterized by a sufficiently high average haplotype diversity ($uh = 0.828$) and weak differentiation ($G_{ST} = 1.66\%$, $R_{ST} = 1.18\%$).

Key words: *Picea obovata*, variability, microsatellite loci, chloroplast DNA.

ХРОМОСОМА, СПЕЦИФИЧНАЯ ДЛЯ ЗАРОДЫШЕВОЙ ЛИНИИ, У ПЕВЧИХ ПТИЦ

Малиновская Л. П.^{1,2}, Задесенец К. С.², Торгашева А. А.^{1,2}

¹*Новосибирский государственный университет, г. Новосибирск, Россия*

²*Институт цитологии и генетики СО РАН, г. Новосибирск, Россия*

e-mail: *l.malinovskaia@g.nsu.ru*

Хромосома, специфичная для зародышевой линии (germ-line-restricted chromosome, далее GRC) — это дополнительная хромосома, которая элиминируется в сперматогенезе и отсутствует в соматических клетках. Среди птиц GRC была впервые описана у зебровой (*Taeniopygia guttata*) и японской (*Lonchura striata domestica*) амадин из подотряда певчие птицы.

Мы впервые показали, что GRC содержится в зародышевой линии у всех проанализированных 14 видов певчих птиц из девяти семейств. За пределами отряда Воробьинообразные видов с GRC не было обнаружено. Мейотическое поведение GRC было сходным с описанным ранее поведением GRC у амадин. В ооцитах эта хромосома преимущественно была представлена двумя копиями, которые всегда синаптировали и рекомбинировали на стадии пахитены мейоза I. В большинстве сперматоцитов GRC содержалась в одной копии и элиминировалась после первого мейотического деления.

Для проведения сравнительного анализа состава GRC были приготовлены микро диссекционные пробы GRC зебровой и японской амадин, чижа (*Carduelis spinus*) и бледной ласточки (*Riparia diluta*). Результаты перекрестной флуоресцентной *in situ* гибридизации выявили некоторую степень гомологии между разными GRC. Падение интенсивности гибридизационного сигнала было связано с увеличением времени дивергенции между видами. Мы обнаружили, что пробы GRC разных видов специфично метят разные участки хромосом основного набора.

Результаты нашей работы доказывают, что GRC широко распространена среди певчих птиц и, вероятно, возникла у их общего предка более 30 млн лет назад. Эволюционные изменения привели к утрате гомологии между GRC разных видов и накоплению в GRC разных видов последовательностей, гомологичных разным участкам основного генома.

В недавней работе Kinsellas с соавт. (2018) описано более сотни генов, локализованных на GRC зебровой амадины. Это подтверждает выдвинутое ранее предположение, что GRC является функционально значимым элементом кариотипа (Pigozziand, Solari, 1998). Среди высших позвоночных птицы обладают самым маленьким геномом. Уменьшение физического размера генома снижает затраты энергии на полет, что поддерживается естественным отбором (Wright et al., 2014). Мы предполагаем, что элиминация целой хромосомы у певчих птиц является адаптивным механизмом, направленным на снижение энергетических затрат клеточного метаболизма.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты № 17–29–08019, 18–04–00924).

GERM-LINE-RESTRICTED CHROMOSOME IN SONGBIRDS

Malinovskaya L. P.^{1,2}, Zadesenets K. S.², Torgasheva A. A.^{1,2}

¹*Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia*

²*Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia*

e-mail: l.malinovskaia@g.nsu.ru

The chromosome, specific for the germ line (germ-line-restricted chromosome, GRC), is the additional chromosome which eliminates in spermatogenesis and is missed in somatic cells. We have first time shown that GRC is contained in the germ line in all analyzed 14 song bird species of 9 families. The meiotic division conduct of GRC was studied, and the comparative analysis of GRC compound was drawn in different species (cross fluorescent *in situ* hybridization). Proposed assumption that the elimination of the whole chromosome in song birds is the adaptive mechanism aimed to reduce energy expenditures in cellular metabolism.

Key words: *chromosome, germ-line-restricted, song birds, meiosis, fluorescent in situ hybridization, adaptive mechanism.*

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ АЛТАЙСКОГО ЦОКОРА *MYOSPALAX MYOSPALAX*

Москвитина Н. С., Жигалин А. В., Тютеньков О. Ю., Бабанина Н. С.,
Коробицын И. Г., Симонов Е. П.

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

e-mail: *mns_k@mail.ru*

Алтайский цокор *Myospalax myospalax* — один из немногих представителей подземной фауны млекопитающих Сибири. Его распространение и экологию активно изучали в середине прошлого века (Шубин, Ермаков, 1967; Галкина, Надеев, 1980). После полувекowego перерыва исследования вновь возобновились с применением современных методов и подходов (Москвитина и др., 2015; 2016; Бабанина, 2015).

Наиболее интересные направления в изучении цокора — динамика ареала и генетическая структура населения. Распространение вида в Сибири известно еще со среднего плейстоцена (Галкина, 1975, 1977). Трансформация ландшафтов в голоцене привела к фрагментации ареала и изоляции северной группировки. Изоляция в свою очередь крайне значима с эволюционной точки зрения, особенно, если она происходит на периферии ареала (Ивантер, 1975).

Для оценки современного распространения и пространственной структуры населения алтайского цокора произведен сбор полевого материала на территории Алтайского края, Новосибирской и Томской областей, исследован коллекционный материал зоологических музеев ИСиЭЖ СО РАН и НИ ТГУ. Моделирование экологической ниши и ареала выполнено с использованием программного обеспечения MaxEnt. В ходе исследований проведены экспериментальные работы по использованию беспилотного летательного аппарата для оценки плотности поселения вида, а также изучения структуры ходов с использованием георадара (Клоков и др., 2015). Для выявления генетического разнообразия выполнен молекулярно-генетический анализ 63 образцов с территории Томской и Новосибирской областей, Алтайского края, Республики Алтай и Восточного Казахстана (хребет Тарбагатай). Участок последовательности D-петли митохондриальной ДНК (660 пн) амплифицировали с использованием праймеров F5 (TCCCCAAAGCATCAAGGAAG) и R5 (GGCATGGGCTGATTAGACATT) (Su et al., 2013).

Обследование северного фрагмента ареала показало, что его крайняя северо-восточная точка приходится на 57°14', 84°10', юго-западная — 53°15', 80°16'. Северная группировка представляется единой, а не состоит из двух очагов обитания (Галкина, Надев, 1980), и включает население цокора юга подтаежных лесов и лесостепных участков Томской области и Колыванского района Новосибирской

области (Москвитина и др., 2016). Южнее вид отмечается в предгорных и горных районах Алтая. Некоторый разрыв ареала приходится на Кулундинскую степь. Моделирование экологической ниши *M. myospalax* с учетом 19 биоклиматических факторов (Fick, Hijmans, 2017) и типов почв показало, что важнейшими факторами, определяющими распространение цокора, являются минимальная температура самого холодного месяца и тип почвы. Поэтому холодные зимы со слабо развитым снежным покровом в этом районе и малопригодные для обитания почвы в виде борových песков и солонцов обеспечивают фрагментацию ареала.

Ранее для *M. myospalax* был показан значительный внутри- и межпопуляционный полиморфизм по электрофоретическим и кариологическим признакам (Мартынова, Воронцов, 1975; Мартынова, 1976; Мартынова и др., 1977). По комплексу краниометрических характеристик отмечена внутривидовая дифференциация *M. myospalax* и высказано предположение о возможности придания ему родового статуса (Пузаченко и др., 2009). Современные молекулярно-генетические методы указывают на единство рода *Myospalax*, в котором можно выделить хорошо дифференцируемые группы видов: *M. myospalax*, *M. psilurus*, *M. armandii* с *M. aspalax*, *M. smithii* (Цвирка и др., 2011). Кластерный анализ кариологических признаков в выборках из популяций Алтая, Новосибирской и Томской областей позволил выделить две клады, предположительно соответствующие подвидам *M. m. myospalax* и *M. m. incertus* (Епифанцева и др., 2007).

Нами в ходе генетического анализа выявлено 33 гаплотипа *M. myospalax*, образующих три клады с уровнем бутстрэп-поддержки 99%: первая — северная (Томская и Новосибирская области), вторая — центральная (Алтайский край и Республика Алтай), третья — южная (Казахстан, хр. Тарбагатай).

Анализ структуры равнинной (Новосибирская, Томская области) и предгорной-горной (Алтайский край, Республика Алтай) группировок по сети гаплотипов указывает на значительную генетическую дифференциацию (разделение в 96 мутаций). Особь из Казахстана выделяется отдельным гаплотипом: от равнинных отличается на 24 мутации, а от предгорных-горных — на 89. Генетические дистанции между тремя выборками (р-дистанция) составили: между северной и центральной — 0.071; центральной и южной — 0.13; северной и южной — 0.039. Все три группы соответствуют ранее выделенным С. И. Огневым (1949) подвидам *M. m. myospalax*, *M. m. tarbagataicus* и *M. m. incertus*, но точные границы их распространения остаются неясными.

Гаплотипическое (H) и нуклеотидное разнообразие (π) общей выборки составили 0.96 и 0.07 соответственно. Данные показатели у равнинной и предгорной-горной группировок составляют 0.92 и 0.005; 0.93 и 0.017 соответственно. Большее разнообразие в предгорной-горной группировке обусловлено, на наш взгляд, сложностью рельефа, что способствует большей изолированности как группировки в целом, так и отдельных ее частей.

Работа выполнена при поддержке фонда Д. И. Менделеева НИ ТГУ в рамках программы конкурентоспособности «5–100».

THE DISTRIBUTION AND GENETIC DIVERSITY OF THE ALTAI ZOKOR *MYOSPALAX MYOSPALAX*

Moskvitina N. S., Zhigalin A. V., Tyutenkov O. Yu., Babanina N. S.,
Korobitsyn I. G., Simonov E. P.

National Research Tomsk State University, Tomsk, Russia

e-mail: *mns_k@mail.ru*

The estimation of temporary distribution and population spatial structure of Altai zokor is presented. Extreme north-east and south-west points of the northern fragment of species range were defined. *M. myospalax* ecological niche modeling with accounting of 19 bioclimatic factors and soil types has shown that the main factors, limiting the zokor distribution, are minimal temperature of the coldest month and the type of soil. By the results of genetic analysis (mtDNA D-loop fragment (660 bp)) of 63 specimens from the territories of Tomsk, Novosibirsk, Altai regions, and Republic Altai, 33 haplotypes in *M. myospalax* were found out, composing three clades with 99% confidence level of bootstrap-support. The three haplogroups correspond to subspecies earlier defined by S. I. Ognev (1949) — *M. m. myospalax*, *M. m. tarbagataicus*, and *M. m. incertus*, but their distribution bounds are still uncertain.

Key words: *Myospalax myospalax*, distribution, population spatial structure, ecological niche, genetic diversity, mtDNA D-loop.

ГОРНЫЕ ЛЕСА — ЗОНЫ ГИБРИДИЗАЦИИ ИЛИ ИНИЦИАЛЬНОГО ГЕНОМА?

Овчинникова Н. Ф.

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, г. Красноярск, Россия

e-mail: *nf@ksc.krasn.ru*

Вид у деревьев исторически определяется по морфологическим признакам, принятым за «видоспецифические». Относительно большая продолжительность роста и жизни лесных древесных растений, труднодоступность генеративных органов у деревьев первого класса роста затрудняют изучение их наследственных свойств. Имеющиеся сегодня сведения о некоторых таксонах древесных растений не дают полной уверенности в признании их отдельными видами (Коропачинский, Встовская, 2012). Однако при изучении внутривидовой изменчивости современными методами у лесообразующих деревьев исследователи опираются на существующую классификацию.

На основании опубликованных работ и оригинальных данных, полученных методом периодических сплошных учетов с 60-х годов XX в. закартированной древесной растительности на постоянных пробных площадях, заложенных в разных лесорастительных условиях Сибири (Овчинникова, Овчинников, 2016, 2017), есть основания рассматривать зоны «гибридизации» в горах не как зоны схождения «чистых» видов, а как рефугиумы, как территории с «инициальным» геномом, изменчивость и адаптивность которого проявляется в разнообразных условиях роста при отсутствии отбора фактором, формирующим/закрепляющим «видоспецифические» признаки. Виды необходимо рассматривать как систему, объединяющую варианты строения индивидов и типов их поведения. Необходимо дифференцировать варианты (как обратимые, так и необратимые) морфологической изменчивости (полиморфизм) и изменчивости поведения (полиреактивность) особей одного вида (Романовский, Щекалев, 2014).

Количество выделяемых видов у голосеменных много меньше, чем у других высших растений (Политов, 2007), что объясняется не только их древностью, но и принятыми за «видоспецифические» признаками. При этом исторически подразумевается наличие «чистых» видов. Отклонения от «нормы» отдельных деревьев/популяций исследователи объясняют «гибридным» происхождением (Коропачинский, Милютин, 2006 и др.).

Среди хвойных ель (*Picea*) — один из наиболее обширных родов в семействе сосновых (Pinaceae). На территории Евразии и в Северной Америке Е. Г. Бобровым (1971) выделены пять областей «интрогрессивной гибридизации» ели (по: Коропачинский, Милютин, 2006). Локализация зон наибольшего генетического разнообразия, их приуроченность к горным системам с большой «мозаичностью» условий (Вавилов, 1987 и др.), особенности анатомии, физиологии, размножения и пр. позволяют предположить существование предков современных елей до расхождения материков. Обширные ареалы объясняются анемохорией и гидрохорией семян.

Ель европейская/обыкновенная (*P. abies* L.) и сибирская (*P. obovata* L.) имеют большой и почти непрерывный ареал. Об их таксономическом положении и распространении имеются различные мнения. Главным диагностическим признаком является форма семенных чешуй. В потомствах особей от свободного опыления (полусибсы) форма чешуи в целом сохраняется как у материнских деревьев (Попов, 1997). При высокой генетической детерминации существует большая индивидуальная (внутрипопуляционная) и межпопуляционная (географическая) изменчивость признака. По преобладанию форм чешуй популяции принято относить к ели европейской, сибирской или финской на севере европейской части ареала (Правдин, 1975). П. П. Поповым (2005) определен высокий уровень связи между формой семенной чешуи и рядом климатических параметров, но вывод об адаптивности признака не сделан.

На наш взгляд, надо обратить внимание на фенологию, особенно на сроки высыпания семян. У ели сибирской шишки после созревания раскрываются

осенью, и семена ложатся «под снег», что исключает гибель семян зимой от длительного воздействия низких температур. У ели европейской вылет семян из шишки начинается с наступлением весенних оттепелей, и семена распространяются «по насту», что исключает их прорастание в условиях теплой, влажной осени и гибель всходов с наступлением заморозков. Учитывая короткий, но разный срок высыпания семян в различных частях ареала, можно заключить, что форма семенных чешуй определяет закон их раскрытия, обеспечивая вылет наибольшего количества зрелых семян при оптимальных для возобновления условиях.

Используя спутниковые, наземные и литературные данные, нами были получены эколого-климатические характеристики более 100 ключевых участков в отдельных частях ареала ели. Выявлены их изменения с юга-запада на северо-восток и связь формы семенной чешуи с низкими зимними температурами и их продолжительностью.

Генетическая неоднородность семян в одной шишке, связанная с перекрестным опылением, обуславливает приспособленность потомства к условиям роста и развития родительских особей в разной степени. Семена разного качества разносятся на разное расстояние и отличаются по срокам прорастания. Наследование формы семенной чешуи материнского дерева потомством вместе с возможностью вегетативного размножения при определенных условиях и теневыносливость подроста эволюционно обеспечивало ели сохранность и возобновление прежде всего в условиях, к которым адаптировано материнское дерево. Проявляется «инстинкт постоянства», наиболее выраженный у представителей животного мира. Наличие в популяциях деревьев с различной формой семенной чешуи может указывать на отсутствие фактора, лимитирующего распространение определенного фенотипа, а также свидетельствовать об еще одном механизме поддержания в популяции генетического разнообразия, на важность которого указывал С. С. Шварц (1980).

Изучение возникшего в процессе эволюции механизма раскрытия шишек требует комплексного подхода. Используя стационарные исследования и методы моделирования с учетом физико-механических законов и вводом климатической компоненты, можно установить параметры окружающей среды, вызвавшие появление той или иной формы семенной чешуи, оптимальные и пессимальные условия для возобновления, что имеет как теоретическое, так и практическое значение. Использование новых молекулярно-генетических методов в комплексных популяционных исследованиях стационарных объектов должно, если не ответить, то показать пути решения проблем в систематике долгоживущих древесных растений, эволюции и сохранении лесного покрова. Необходимо разработать и принять меры для сохранения научных объектов и продолжения долговременных стационарных исследований в России.

MOUNTAIN FORESTS: ZONES OF HYBRIDIZATION OR INITIAL GENOME?

Ovchinnikova N. F.

Sukachev Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

e-mail: *nf@ksc.krasn.ru*

We suggest new approaches to the problems of systematics and evolution when considering close conifer species as a system combining variants of the structure of individuals and their behavior types. Using satellite, ground, and literature data, we compiled the ecological and climatic characteristics of more than 100 key sites in some parts of the Spruce range. We identified changes observed from the southwest to the northeast and the relationship between the shape of seed scales and low winter temperatures and their duration, which determines different periods for seed dispersal.

Key words: *Picea, seed scales, introgressive hybridization, phenotype, refugiums, genetic diversity.*

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ИНТРОДУКЦИИ В ПОПУЛЯЦИЯХ СОБОЛЯ (*MARTES ZIBELLINA*) ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Ранюк М. Н., Модоров М. В., Монахов В. Г.

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

e-mail: *ranyuk@ipae.uran.ru*

Из-за высокой ценности меха к началу XX в. соболь был практически полностью истреблен почти на всей территории своего ареала. В ряду принятых мер по спасению ценного пушного вида проводились мероприятия по интродукции соболя из регионов, где вид еще сохранился, в районы, где вид полностью исчез или его численность была угрожающе низкой. В результате интродукции сформировались акклиматизированные популяции соболя, обладающие морфологическими признаками, отличающими их от соседних автохтонных популяций (Монахов, 1995, 1999, 2015, 2018; Ранюк, Монахов, 2011).

Цель данного исследования — сравнение генетической изменчивости акклиматизированных популяций соболя Западной Сибири, автохтонных популяций соболя Западной Сибири и Прибайкалья, в которых отлавливали животных для интродукции. Всего в анализ были включены 14 выборки соболя, из них 6 — из автохтонных западно-сибирских популяций, 4 — из прибайкальских популяций,

из которых брали животных для интродукции, и 4 — из акклиматизированных популяций Западной Сибири, сформировавшихся в результате интродукции прибайкальских животных.

Для 381 животного были получены данные по аллельному составу 11 микросателлитных локусов яДНК. Размер выборок составил от 10 до 57 особей. Уровень генетического разнообразия выборок оказался сходным, число эффективных аллелей на локус (N_e) колеблется в пределах от 3.53 до 4.77, в среднем составляя 4.08.

Генетическую дифференциацию исследуемых выборок соболя оценивали при помощи параметра F_{st} , значение которого для всех парных сравнений 14 выборок колебалось от 0.006 до 0.068 и в среднем составило 0.032. Западно-сибирские автохтоны с правого берега р. Обь (выборки соболей с территории бассейнов рек Таз и Пур) значимо ($p < 0.05$) дифференцируются от выборок соболей с ее левого берега (бассейны рек Юган и Демьянка, Тарский район Омской области и Кыштовский район Новосибирской области). Таким образом, несмотря на то, что правобережные и левобережные автохтонные популяции соболя Приобья характеризуются значительным сходством в проявлении морфологических признаков (Монахов, 1995), найденные генетические различия свидетельствуют о барьерной роли р. Обь для соболя.

Высокая генетическая дифференциация отмечена для прибайкальских выборок соболя. Все 4 выборки (бассейн р. Витим, хребты Баргузинский, Улан-Бургасы, Хамар-Дабан) статистически значимо ($p < 0.05$) различаются между собой — среднее значение F_{st} между выборками составляет 0.047. Сходное среднее значение F_{st} (0.043) получено при сравнении прибайкальских выборок с автохтонами Западной Сибири. Выявленное высокое генетическое разнообразие среди популяций соболя Прибайкалья следует в дальнейшем учитывать при анализе влияния интродукции прибайкальских животных в другие части ареала вида.

Из четырех исследуемых акклиматизированных выборок соболя Западной Сибири (бассейны рек Вах, Киевский Ёган, Чая) три не демонстрируют значимых генетических различий между собой (среднее значение F_{st} 0.016, $p > 0.05$). Только выборка соболей из окрестностей пос. Октябрьский (Томская область) значимо дифференцируется от остальных акклиматизантов, однако при этом демонстрирует генетическое сходство с автохтонными выборками Западной Сибири (Октябрьский–Демьянка — 0.019, Октябрьский–Омск — 0.018). Возможно, несмотря на документированные выпуски прибайкальских соболей (Павлов и др., 1973), популяция в этом районе (бассейны рек Васюган и Парабель) в настоящее время испытывает значительное влияние соседних автохтонных популяций соболя, обитающих на территории бассейнов рек Юган и Демьянка. Среднее значение F_{st} при парных сравнениях акклиматизантов и автохтонов Западной Сибири составило 0.022, акклиматизантов с прибайкальскими выборками соболя — 0.033.

Дополнительно был проведен анализ генетической структуры всех исследуемых выборок с использованием Байесовского алгоритма кластеризации, при-

меняющего марковские цепи (Pritchard et al., 2000). Максимальное значение логарифма апостериорной вероятности было получено для трех групп ($K = 3$). В первый кластер попали автохтонные выборки левого берега р. Обь и выборка акклиматизантов из окрестностей п. Октябрьский (Томская область), второй кластер включает в себя три из четырех выборок прибайкальских соболей, третий кластер был сформирован из прибайкальской выборки соболя (бассейн р. Витим), двух автохтонных выборок с правого берега р. Обь и трех акклиматизированных выборок соболя.

Акклиматизированные популяции соболя Приобья по морфологическим признакам имеют выраженные отличия от автохтонных животных, обитающих в том же регионе: у них более темная окраска меха и меньшие размеры тела (Монахов, 1999, 1995, 2015; Ранюк, Монахов, 2011). Полученные данные о генетической изменчивости в акклиматизированных популяциях соболя свидетельствуют о скрещивании между автохтонными и акклиматизированными популяциями, обитающими на правом берегу р. Обь. Тем не менее, при совместном анализе генетических и морфологических маркеров можно сделать вывод о том, что в процессе акклиматизации новые популяции соболя сформировали свой собственный облик, который позволяет дифференцировать их как от соседних автохтонных популяций, так и от прибайкальских животных.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 17-04-00759).

GENETIC CONSEQUENCES OF TRANSLOCATIONS IN POPULATIONS OF SABLE (*MARTES ZIBELLINA*) IN WESTERN SIBERIA

Ranyuk M. N., Modorov M. V., Monakhov V. G.

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

e-mail: ranyuk@ipae.uran.ru

The comparison of genetic variation was drawn in acclimatized and autochthonous populations of sable. 14 samples of sable were included in analysis: 6 samples — autochthonous population of Western Siberia, 4 samples — cis-Baikal populations, 4 samples — acclimatized populations of Western Siberia, formed as the result of cis-Baikal individuals introduction. Obtained results of genetic analysis (381 individuals, 11 micro satellite loci in nuclear DNA), subject to the morphological markers data, suggest that in the acclimatization process the populations of sable have formed their own habit, which allows to differentiate them both from neighboring autochthonous populations and from cis-Baikal animals.

Key words: *Martes zibellina*, introduction, genetic variation, micro satellite loci, nuclear DNA.

МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ *TRIFOLIUM PRATENSE* И *APORRECTODEA CALIGINOSA* ПРИ ТЕХНОГЕННОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ ПОЧВ

Рыбак А. В.¹, Белых Е. С.¹, Майстренко Т. А.¹, Велегжанинов И. О.^{1,2},
Пылина Я. И.¹, Шадрин Д. М.¹, Чадин И. Ф.¹

¹Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, г. Сыктывкар, Россия

²Вятский государственный университет, г. Киров, Россия

e-mail: daryd22@gmail.com

Данные о микроэволюционных изменениях в природных популяциях растений и животных, существующих в условиях антропогенного загрязнения, важны для прогнозирования долговременных эффектов в окружающей среде при воздействии человека. В исследованиях популяций растений с территории с наибольшим уровнем загрязнения тяжелыми естественными радионуклидами (ТЕРН) и тяжелыми металлами (ТМ) в почве в окрестностях пос. Водный (Республика Коми) регулярно регистрируются мутагенные эффекты (Евсеева и др., 2012; Белых, Майстренко, 2015; Rybak et al., 2018). Изменение скорости репарации ДНК наблюдали при анализе повреждений ДНК в целомицитах дождевых червей *A. caliginosa*, собранных на этой территории (Канева и др., 2015). Таким образом, полученные нами ранее данные позволили предположить возможность изменения генетической структуры популяций малоподвижных почвенных беспозвоночных и растений населяющих эту территорию.

Загрязнение экспериментальных участков обусловлено деятельностью предприятия по производству радия из пластовых вод и привозных отходов урановой промышленности. К моменту отбора проб на исследованных площадках, различающихся спектром основных загрязняющих веществ, в том числе дозообразующих радионуклидов, уровнем техногенного воздействия и положением в ландшафте, сформировались разнотравно-злаковые луговые сообщества на дерново-луговых либо дерново-подзолистых почвах. Участки, выбранные в качестве контрольных, расположены за пределами зоны влияния радиохимических заводов и заняты сходными природно-территориальными комплексами.

Для популяционно-генетического анализа популяций клевера лугового *T. pratense* использовали показатели изменчивости микросателлитных локусов. Подробно проанализированы пять наиболее полиморфных SSR-локусов. Из-за отсутствия достаточного числа изученных SSR локусов у *A. caliginosa* использовали метод AFLP (полиморфизм длин амплифицированных фрагментов). Структуру исследованных популяций изучали с помощью дискриминантного анализа главных компонент в пакете *adegenet* для R (Jombart, 2008) и программы STRUCTURE v 2.3.4 (Pritchard et al., 2000). Принимая во внимание репродуктивные особенности клевера лугового, генетиче-

скую структуру популяции оценивали с помощью моделей, учитывающих возможность обмена генетической информацией (admixture) с и без использования информации о месте отбора проб. В случае популяции *A. caliginosa* применяли модели, не учитывающие возможность обмена генетической информацией (no admixture), поскольку дистанция между участками значительно превышала расстояния, преодолеваемые дождевыми червями за год. Генетическое сходство выборок обоих видов оценивали при помощи показателей дистанции Неи и индекса Шеннона.

Число аллелей в исследованных локусах *T. pratense* составило от 8 до 11; при этом число аллелей на locus в разных группах варьировало от 5.7 до 9.0. Достоверных отличий эффективного числа аллелей и значений индекса разнообразия Шеннона между растениями с разных участков не обнаружено. Максимальное число (5) редких аллелей зарегистрировано для растений с наиболее загрязненного участка. На остальных участках обнаружено не более двух редких аллелей. Интенсивность генетического обмена между исследованными группами растений составила около 9 мигрантов на поколение. Результаты оценки генетического полиморфизма SSR-локусов свидетельствовали о сходстве генетической структуры исследованных выборок клевера и отсутствии зависимости от уровня техногенного загрязнения почвы.

Анализ генетического полиморфизма дождевых червей с разных участков показал отсутствие корреляции генетической дистанции между изученными выборками, рассчитанной по методу Неи (1972), с географическим местоположением участков и содержанием основных поллютантов в почве и сходством значений индекса Шеннона. Анализ главных компонент, проведенный с учетом мест отбора образцов, свидетельствовал о слабом генетическом отличии животных с наиболее загрязненного участка, однако в целом черви со всех исследованных площадок оказались генетически близки. В то же время факторный анализ образцов животных, проведенный без учета места сбора, позволил выделить три генетических кластера. Последнее свидетельствует о вероятном наличии трех, ранее не описанных, криптических видов в рамках одного морфологически однородного комплекса *A. caliginosa* и вызывает необходимость пересмотра подходов к использованию *A. caliginosa* в качестве объекта для экотоксикологических исследований.

Таким образом, причиной отсутствия генетической дифференциации *T. pratense* и *A. caliginosa* с участков, различающихся уровнем техногенного воздействия, могло быть гетерогенное пространственное распределение токсикантов, а также сложный состав загрязнения, обусловленного присутствием ТЕРН, ТМ и Ас в почве. Наличие на исследуемой территории множества локальных участков с различными экологическими условиями, требующими разнонаправленной адаптации живых организмов, исключает направленный отбор и генетические изменения в структуре популяций.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ Коми НЦ УрО РАН № АААА-А18-11801190102-7 на базе ЦКП Молекулярная биология ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН.

MICROEVOLUTIONAL CHANGES IN NATURAL *TRIFOLIUM PRATENSE* AND *APORRECTODEA CALIGINOSA* POPULATIONS UNDER TECHNOGENIC SOIL POLLUTION

**Rybak A. V.¹, Belykh E. S.¹, Maystrenko T. A.¹, Velegzhaninov I. O.^{1,2},
Pylyna Y. I.¹, Shadrin D. M.¹, Chadin I. F.¹**

¹*Institute of Biology of Komi Scientific Centre of UB RAS, Syktyvkar, Russia*

²*Vyatka State University, Kirov, Russia*

e-mail: *daryd22@gmail.com*

We performed population and genetic analysis of Red Clover *T. pratense* and Earthworm *A. caliginosa* under anthropogenic pollution. We discuss the reasons for the absence of genetic differentiation in both species from sites with different degrees of anthropogenic impact and the possibility of using these species as objects for ecotoxicological studies.

Key words: *population and genetic structure, ecotoxicology, technogenic impact, microsatellite loci, AFLP.*

**ДИНАМИКА АРЕАЛОВ БОРЕАЛЬНЫХ ХВОЙНЫХ ПОД
ДЕЙСТВИЕМ ЛЕДНИКОВЫХ КЛИМАТИЧЕСКИХ ЦИКЛОВ
— ИССЛЕДОВАНИЕ НА ОСНОВЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ И ПАЛЕО-
ДАННЫХ**

Семериков В. Л.

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

e-mail: *semerikov@ipae.uran.ru*

Изучение динамики бореальной растительности Северной Евразии под воздействием ледниковых циклов плейстоцена длительное время привлекает внимание исследователей. Накопившиеся за последние десятилетия геологические и палеонтологические данные позволяют достаточно детально охарактеризовать динамику растительности в позднем плейстоцене и голоцене, однако с увеличением геологического возраста количество имеющихся палеонтологических данных уменьшается, увеличивая неопределенность оценок динамики климата и биоты прошлого. В то же время генетическая изменчивость современных популяций видов растений и животных содержит следы прошлых демографических событий и может быть источником информации о прошлом рассматриваемого вида, дополняющей палеонтологические сведения.

Мы представляем результаты изучения истории двух сибирских хвойных — лиственницы сибирской и пихты сибирской в позднем плейстоцене на основе палеоклиматических, палеоботанических и генетических данных. Для этого был использован метод моделирования экологических ниш, основанный на количественном анализе соответствия современного ареала и географического распределения современных климатических параметров с последующим проецированием этого соответствия на климатическую модель прошлого (LGM, последний ледниковый максимум — 21 тыс. л.н.) и реконструкции ареала на тот период. Мы также исследовали имеющиеся в виде базы данных палео-пыльцевые сведения и находки макрофоссилов для характеристики динамики ареалов за последние 21 тыс. лет. Кроме того, на всем ареале была исследована пространственная структура изменчивости митохондриальной ДНК данных видов.

Метод экологических ниш выявил незначительное сокращение ареала лиственницы сибирской во время LGM по сравнению с современной эпохой, что согласуется с присутствием лиственницы сибирской в высоких широтах в это время, исходя из палеонтологических данных. В то же время для пихты сибирской этот метод выявил небольшую вероятность присутствия во время LGM и только в южной части современного ареала. Палеонтологические данные демонстрируют резкое увеличение популяций пихты сибирской только с начала голоцена, и вскоре она распространилась до южного Ямала. В результате исследования митохондриальной ДНК у изученных видов на юге Сибири выявлено несколько групп популяций, приуроченных к основным горным системам: Алтаю, Кузнецкому Алатау, Западным и Восточным Саянам и Прибайкалью. На Урале обнаружены две группы популяций пихты и одна — лиственницы. И наконец, на Западно-Сибирской равнине и в Средней Сибири у обоих видов наблюдалась одна большая однородная группа, что указывает на недавнее заселение северной части ареала после одного из ледниковых максимумов и с участием одного рефугиума. Причем сходство состава гаплотипов митохондриальной ДНК (митотипов) севера ареала и определенных регионов юга Сибири указывает на расположение такого рефугиума в северных предгорьях Кузнецкого Алатау и Саян у лиственницы сибирской, в Прибайкалье и в Восточных Саянах — у пихты.

Сопоставление данных по митохондриальной ДНК с палеоданными и реконструкцией ареалов позволяет заключить, что распространение лиственницы сибирской из южных рефугиумов на север Сибири началось задолго до LGM, в то время, как для пихты сибирской возраст этого события остается неизвестным. Состав митотипов и их географическое распределение в уральских популяциях лиственницы сибирской и пихты сибирской указывают на то, что эти виды проникли на Урал задолго до последнего ледникового максимума, причем пихта проникла на Урал несколько раз и из разных регионов юга Сибири.

Таким образом, филогеографические исследования хвойных Северной Евразии на основе анализа изменчивости митохондриальной ДНК дополняют палеонтологические и палеоклиматические данные. Они значительно продвинули

представления об истории сибирских хвойных — пихты и лиственницы и могут являться основой для изучения популяционно-генетических процессов, связанных с адаптацией видов к разнообразию физико-географических условий в ходе их расселения по ареалу.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН и поддержана РФФИ (проект № 19-04-00795).

DYNAMICS OF THE BOREAL CONIFER RANGES UNDER THE GLACIAL CLIMATIC CYCLES — A RESEARCH BASED ON GENETIC AND PALEODATA

Semerikov V. L.

Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia
e-mail: semerikov@ipae.uran.ru

We present the results of the study of the history of Siberian Larch and Siberian Fir in the late Pleistocene on the basis of paleoclimatic, paleobotanical, and genetic data. Unlike Siberian Fir, Siberian Larch reduced its range during the Last Glacial Maximum insignificantly. The variability of the mitochondrial DNA in both species indicates the recolonization of the current range from several southern glacial refugia. Unlike the south of Siberia and of the Urals, the north of Siberia is genetically homogeneous. It proves colonization from a single source, which, however, was different for the two species.

Key words: *Larix sibirica*, *Abies sibirica*, *refugia*, *recolonization*.

ИСТОРИЯ РАССЕЛЕНИЯ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА КAVKAЗЕ И В КРЫМУ ПО ДАННЫМ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ ДНК

Семериков Н. В.

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия
e-mail: semerikov2014@mail.ru

Исследования генетической структуры многих европейских древесных видов выявили широтный генетический паттерн, соответствующий модели послеледниковой реколонизации из южных, средиземноморских рефугиумов. Однако южные анклавы таежных видов, по-видимому, не всегда являются источником послеледниковой колонизации бореальной зоны ареала, представляя собой ре-

зерваты генетического разнообразия, пополняемые миграциями с севера. К сожалению, данный аспект взаимоотношений северных и южных маргинальных популяций бореальных видов в значительной мере не исследован. В частности, популяции восточного Причерноморья (ВП) являются южным анклавом сосны обыкновенной и его роль в эволюционной истории вида недостаточно освещена.

Цель работы — изучить происхождение популяций сосны обыкновенной в ВП — в Крыму, на Кавказе и в Малой Азии, а также проверить гипотезы о возможных миграциях между этим регионом и Северной Евразией.

С помощью 7 маркеров митохондриальной ДНК (мтДНК) и 4 микросателлитных локусов хлоропластной ДНК (хпДНК) были проанализированы 24 выборки сосны обыкновенной, включающих от 4 до 34 деревьев из Кавказа, Крыма, северо-восточной Турции и западной Болгарии. Данные были объединены с ранее полученными из Восточной Европы, Русской равнины и Западной Сибири. Географическое распределение гаплотипов было проанализировано с помощью набора популяционно-генетических и филогенетических тестов. Для проверки гипотезы о возможной миграции сосны обыкновенной на Кавказ из Восточной Европы с помощью метода реконструкции экологических ниш был смоделирован ареал сосны обыкновенной в Причерноморье во время последнего ледникового максимума (ПЛМ).

Как мтДНК, так и хпДНК выявили значительную дифференциацию между ВП и основным ареалом сосны обыкновенной. Из десяти митохондриальных гаплотипов ДНК (митотипов) три эндемичны для ВП, где они зафиксированы в неперекрывающихся областях. Все популяции ВП мономорфны по составу митотипов. Один из них распространен на Западном Кавказе и является генетически промежуточным между митотипами основного ареала и двумя другими кавказскими митотипами, что указывает на его рекомбинантное происхождение вследствие миграции на Кавказ с Русской равнины. При этом предковый митотип распространен в Малой Азии, на Малом Кавказе и в Крыму. Всего около 30% индивидуумов в ВП имеют хлоропластные гаплотипы (хлоротипы), эндемичные для данного региона (в популяциях от 5 до 93%). В остальной части ареала доля индивидуумов с хлоротипами, отсутствующими в ВП, составляет 27%.

Популяции сосны обыкновенной в ВП сильно обособлены от основного ареала. Однако моделирование ареала сосны говорит о слиянии ареалов сосны на западном Кавказе и Русской равнине в ПЛМ. По данным анализа мтДНК есть свидетельство недавних миграций с Русской равнины на Северный Кавказ, но не в обратную сторону. Нет также признаков миграции между Балканами и Малой Азией, что вызвано их длительной изоляцией и, возможно, недостатком выборок из данного региона. Следовательно, как и у других видов хвойных на Русской равнине и в Сибири, южные анклавы не внесли существенного вклада в реколонизацию северных широт после ПЛМ. Это резко контрастирует с преобладающей картиной в Западной Европе, где у многих видов рефугиумы южных или средних широт внесли основной вклад в реколонизацию северных популяций после ПЛМ.

Работа поддержана программой президиума УрО РАН (проект № 18–4–4–43).

HISTORY OF THE SCOTS PINE DISPERSION IN THE CAUCASUS AND CRIMEA ACCORDING TO THE DATA ON THE CYTOPLASMIC DNA VARIABILITY

Semerikov N. V.

Institute: Botanic garden UB RAS, Ekaterinburg, Russia

e-mail: semerikov2014@mail.ru

Seemingly, southern enclaves of taiga species are not always the source for the post-glacial colonization of the boreal zone of the species range. The Scots Pine does not demonstrate the genetic pattern of distribution from the Eastern Black Sea area.

Key words: *Scots Pine, cytoplasmic DNA, phylogeography.*

МУЛЬТИГЕНОМНАЯ ИСТОРИЯ РОДА *ABIES*

Семерикова С. А., Семериков В. Л.

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

e-mail: s.a.semerikova@ipae.iran.ru

Три генома, имеющиеся в растительной клетке, благодаря разному типу наследования содержат разную филогенетическую информацию, отражающую различные стороны эволюционной истории таксономических групп. Обширное филогенетическое исследование рода *Abies* было проведено с использованием нуклеотидных последовательностей митохондриальной, хлоропластной и ядерной ДНК, имеющих соответственно материнское, отцовское и двуродительское наследование у видов семейства Pinaceae.

Филогенетическая реконструкция, проведенная на основе 10 ядерных генов, позволила получить на момент исследования филогенетическое дерево рода с наибольшим разрешением (Semerikova et al., 2018). Наиболее базальные из выявленных клад сформированы исключительно американскими видами пихт, что доказывает американское происхождение современных *Abies*. Ядро рода составляет монофилетическая клада, включающая несколько групп евроазиатских видов и бореальную группу американских пихт из секции *Balsamea*, образующих общую ветвь с евроазиатскими пихтами из той же секции. Дерево, полученное на основе анализа хлоропластной ДНК, в значительной степени соответствовало дереву ядерной ДНК, хотя и отличалось от него в некоторых деталях. Реконструкция предковых ареалов, основанная на ядерном и хлоропластном деревьях и калиброванная палеонтологическими данными, указывала на неоднократные межконтин-

нентальные миграции. Определен возраст диверсификации групп современных видов *Abies*, оценки которого на основе данных двух геномов (ядерного и хлоропластного) в значительной степени совпали.

В то же время филогенетическое дерево митохондриальной ДНК резко противоречило ядерной и хлоропластной филогениям. Оно состояло из двух кластеров, один из которых включал митохондриальные гаплотипы (митотипы) исключительно евроазиатских видов, а второй — в основном американских (Semerikova et al., 2018). Этот конфликт геномов, а также особенности географического распределения митотипов позволили обосновать гипотезу неоднократных волн миграций пихт из Америки в Евразию. При этом каждая из последующих волн в значительной степени вытесняла виды — продукты предыдущих миграций, замещая их ядерный и хлоропластный геномы, но захватывая их митогеном в процессе интрогрессивной гибридизации. Последнее происходило благодаря низкой подвижности митохондриальной ДНК, наследуемой по материнской линии и распространяемой только с семенами.

Таким образом, комплексное исследование филогении хвойных видов с помощью трех геномов позволяет не только выявить последовательность событий миграций, но и отделить события, связанные с простым расселением, от событий, связанных с замещением одних видов и групп видов другими в ходе гибридных контактов. В будущих исследованиях мы планируем расширить количество используемых в анализе митохондриальных фрагментов, что позволит получить дерево с более высоким разрешением и проверить гипотезу об американских миграциях и о гибридном захвате митохондриальной ДНК.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, а также при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 19-04-00795).

MULTIGENOMIC HISTORY OF THE GENUS *ABIES*

Semerikova S. A., Semerikov V. L.

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

e-mail: s.a.semerikova@ipae.iran.ru

The phylogenetic research of genus *Abies* was drawn with use of nucleotide sequences of mitochondrial, chloroplast, and nuclear DNA which have maternal, paternal, and parental inheritance correspondingly in the species of family Pinaceae. It is shown that the complex analysis of coniferous phylogeny with use of the three genomes allows not only to reveal the sequence of migration events, but to set off the events related to simple dispersal from the events related to substitution of species and groups of species with others in the course of hybridization.

Key words: *genus Abies, mitochondrial DNA, chloroplast DNA, nuclear DNA, phylogeny, range reconstruction, intercontinental migration, introgressive hybridization.*

ФИЛОГЕОГРАФИЯ ЕВРОПЕЙСКИХ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ВИДОВ ДЕРЕВЬЕВ В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА

Семерикова С. А.¹, Филиппов Е. Г.², Семериков Н. В.², Исаков И. Ю.³

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

²Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

³Воронежский государственный лесотехнический университет им. Г.Ф. Морозова,
г. Воронеж, Россия

e-mail: s.a.semerikova@ipae.uran.ru

Исследования филогеографии европейских неморальных видов деревьев и кустарников, проведенные в начале 2000-х годов с помощью рестриктных маркеров хлоропластной ДНК, выявили характерную для большинства из них географическую структуру изменчивости, определяемую послеледниковым расселением видов на север и восток из отдельных средиземноморских рефугиумов (например, Petit et al., 2002, 2003). Однако восточная окраина ареалов этих видов — Русская равнина, Урал, Сибирь, Крым и Кавказ — остались малоизученными, хотя разнообразие условий и отсутствие значительных ледниковых покровов в последний ледниковый максимум делали вероятным выживание широколиственных пород в некоторых, особенно в горных, районах. Здесь мы представляем предварительные результаты исследования филогеографии широколиственных видов в данном регионе в целях выявления ледниковых рефугиумов, путей послеледниковых миграций и гибридных контактов. Для этого в восточной части ареалов было собрано несколько десятков популяционных выборок дуба черешчатого (*Quercus robur*), липы мелколистной (*Tilia cordata*) и ольхи черной (*Alnus glutinosa*).

Для поиска изменчивых маркеров, пригодных для филогеографического исследования, были использованы рестриктный анализ и секвенирование, а также микросателлитные локусы (cpSSR) хлоропластной ДНК (хпДНК). За основу были взяты результаты предыдущих исследований данных видов, проведенные в европейской части их ареалов с использованием рестриктового анализа ПЦР — амплифицированных фрагментов хпДНК (PCR-RFLP) (Petit et al., 2002, 2003; Fineschi et al., 2003). Кроме универсальных праймеров, нами были разработаны новые видоспецифичные праймеры для амплификации и секвенирования фрагментов хпДНК для дуба, липы и ольхи черной. При типировании образцов у дуба применяли сочетание двух методик (PCR-RFLP и cpSSR). У липы мелколистной, дуба черешчатого и ольхи черной на основе метода PCR-RFLP и данных cpSSR было выявлено 6, 10 и 6 гаплотипов соответственно, которые были верифицированы при секвенировании. Впервые получены последовательности нескольких фрагментов хпДНК в восточной части ареала для *T. cordata* (CDt, HKt, DT, K₁K₂), *Q. robur* (ASq, CDq, TFq), *A. glutinosa* (Ag9, Ag55, rps16-trnK, ndhF-rpl23, psbJ-petA) и определено взаимоотношение

гаплотипов. Также для дуба, липы и ольхи черной было проведено предварительное исследование географической структуры изменчивости хпДНК, и на основе разработанных маркеров впервые выявлена филогеографическая структура на востоке ареала, позволяющая сделать предположения об истории данных видов.

Географическое распределение гаплотипов дуба и липы показывает тренд снижения разнообразия в восточном направлении, ожидаемый исходя из модели расселения широколиственных видов из европейских рефугиумов. Однако гаплотип липы мелколистной, зафиксированный в Южной Сибири и наиболее частый на Русской равнине, отсутствует в Западной и Центральной Европе, что свидетельствует о его длительном сохранении на востоке ареала. Значительная дивергенция обнаруженных нами гаплотипов *T. cordata* отражает их древнее происхождение и древнюю историю липы в исследуемом регионе Евразии.

Для *Q. robur* в восточной части ареала выявлено несколько дивергентных линий хпДНК, имеющих географическое распространение, отражающее историю заселения дубом данных районов. На Урале выявляется параллельная дифференциация дуба и липы между южными (бассейн рек Урала и Белой) и более северными (бассейн р. Уфы и Средний Урал) районами, что может быть объяснено разными историями заселения этих областей широколиственной растительностью.

Для трех широколиственных видов показана значительное отличие Крымско-Кавказского региона (Причерноморье) от основного ареала и дифференциация внутри Крымско-Кавказского региона для ольхи черной. В основной части ареала изменчивость хпДНК для ольхи была выявлена только с помощью микросателлитных маркеров, которая, однако, не имела какой-либо четкой, исторически интерпретируемой географической структуры, что, вероятно, обусловлено недавним заселением восточной части ареала из одного европейского рефугиума.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 18–04–01061а).

PHYLOGEOGRAPHY OF EUROPEAN BROAD-LEAF TREE SPECIES IN THE EASTERN PART OF THE RANGE

Semerikova S. A.¹, Filippov E. G.², Semerikov N. V.², Isakov I. Y.³

¹*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

²*Institute: Botanic Garden UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

³*Voronezh State University of Forestry and Technologies, Voronezh, Russia*

e-mail: s.a.semerikova@ipae.uran.ru

Preliminary results of research on phylogeography of broad-leaved species (*Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Alnus glutinosa*) in the territory of Russian Plain, Urals, Siberia, Crimea, and Caucasus are presented for the purpose to disclose glacial refugia, postglacial migration ways, and hybridization contacts. Restrict analysis and sequenation are applied, as also the micro satellite loci (cpSSR) of chloroplast DNA. For the model species the phylogeography

structure is first time revealed in the east of their ranges. Geographical distribution of oak and linden haplotypes indicates their dispersal from European refugia. Considerable divergence of *T. cordata* haplotypes reflects their ancient origin and ancient history of linden in the studied region of Eurasia. For the three broad-leaved species significant difference of Crimea-Caucasus region (Cis-Black Sea) from the main natural inhabits is displayed.

Key words: *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Alnus glutinosa*, phylogeography, postglacial history, inhabit colonization, cpSSR, chloroplast DNA, PCR-RFLP.

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ *MICROTUS ARVALIS* (ФОРМА *OBSCURUS*) И *MICROTUS ROSSIAEMERIDIONALIS* НА ТЕРРИТОРИИ УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Сибиряков П. А.¹, Стариков В. П.², Петухов В. А.², Русаков В. А.²,
Наконечный Н. В.², Дупал Т. А.³, Полявина О. В.^{1,4}, Ялковская Л. Э.¹,
Маркова Е. А.¹

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

²Сургутский государственный университет, г. Сургут, Россия

³Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск, Россия

⁴Нижнетагильский государственный социально-педагогический институт,
г. Нижний Тагил, Россия

e-mail: sibiryakov@ipae.uran.ru

На основании собственных и литературных данных уточнено распространение видов-двойников группы «arvalis» (*Microtus arvalis* Pallas, 1778 форма *obscurus* и *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1924) на территории Уральского региона и Западной Сибири.

Проведена видовая идентификация более чем 350 особей полевок группы «arvalis» из 73 локалитетов. Для определения видовой принадлежности была использована методика (Nekrutenko et al., 1999), базирующаяся на выявлении видоспецифичных фрагментов ядерной ДНК с помощью метода ПЦР. Помимо собственных данных, в обзор включены описанные в литературе находки *M. arvalis* s.str формы *obscurus* и *M. rossiaemeridionalis* на территории региона исследований.

Показано, что на Урале и в Западной Сибири наиболее распространенным видом является *M. arvalis* s.str формы *obscurus*, встречающаяся как в естественных, так и в антропогенно нарушенных местообитаниях. В пределах региона исследования *M. rossiaemeridionalis* отмечена в меньшем числе локалитетов, чем *M. arvalis* s.str формы *obscurus*, при этом в большинстве своем точки находок

M. rossiaemeridionalis приурочены к местообитаниям с высокой антропогенной нагрузкой. Анализ распространения *M. arvalis* s.str и *M. rossiaemeridionalis* на территории крупных городов (Сургут, Нижний Тагил, Екатеринбург, Курган) подтверждает, что восточноевропейская полевка успешнее осваивает городские ландшафты, чем обыкновенная полевка. Она встречена на территории всех четырех городов, при этом в центральных районах Сургута, Екатеринбурга и Кургана отловленные особи определены как *M. rossiaemeridionalis*.

В ходе выполнения работы также описано несколько новых локалитетов в Пермской, Челябинской, Курганской, Омской и Новосибирской областях, находящихся за пределами основной области распространения *M. rossiaemeridionalis*, в которых впервые отмечены находки данного вида.

Особенности распространения, характер генетического разнообразия (Сибиряков и др., 2018) и наличие генетически датированных находок голоценового возраста (Markova et al., 2012) позволяют считать обыкновенную полевку формы *obscurus* аборигенным видом в фауне региона исследований. Вопрос о времени появления в регионе восточноевропейской полевки остается открытым.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 19–04–00966).

MOLECULAR-GENETIC DATA OF THE DISTRIBUTION OF SIBLING-SPECIES *MICROTUS ARVALIS* (OBSCURUS FORM) AND *MICROTUS ROSSIAEMERIDIONALIS* IN THE URAL REGION AND WEST SIBERIA

Sibiryakov P. A.¹, Starikov V. P.², Petukhov V. A.², Rusakov V. A.², Nakonechny N. V.², Dupal T. A.³, Polyavina O. V.^{1,4}, Yalkovskaya L. E.¹, Markova E. A.¹

¹*Institute of Plant and Animal Ecology, UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

²*Surgut State University, Surgut, Russia*

³*Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS, Novosibirsk, Russia*

⁴*Nizhny Tagil State Social Pedagogical Academy, Nizhny Tagil, Russia*

e-mail: sibiryakov@ipae.uran.ru

On the basis of own (species identification by species-specific fragments of nDNA in more than 350 individuals out of 73 localities) and literature data the distribution is refined of the sibling species of group «arvalis» (*Microtus arvalis* Pallas, 1778 of form *obscurus* and *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1924) in the territory of Urals region and Western Siberia. It was shown that *M. arvalis* s. str. of form *obscurus* is the most widespread and occurs both in natural and in anthropogenic habitats. The findings of *M. rossiaemeridionalis* are confined to the habitats with strong anthropogenic load.

Key words: sibling species, *Microtus arvalis obscurus*, *Microtus rossiaemeridionalis*, species identification, nDNA, natural habitats, anthropogenic habitats, urban landscapes.

**МЕТАПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА АРЕАЛА
ОБЫКНОВЕННОГО ФИЛИНА (*BUBO BUBO* LINNAEUS, 1758)
В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ ПО ДАННЫМ АНАЛИЗА
МИКРОСАТЕЛЛИТНОЙ ДНК**

**Симаков М. Д.¹, Лапшин А. С.², Андрейчев А. В.², Кузнецов В. А.²,
Алпеев М. А.², Титов С. В.¹**

¹Пензенский государственный университет, г. Пенза, Россия

²Национальный исследовательский Мордовский государственный университет
им. Н. П. Огарёва, г. Саранск, Россия

e-mail: Maksimakov@bk.ru

Филин (*Bubo bubo* L., 1758) является редкой хищной птицей Мордовии (Лапшин, 2005; Лапшин и др., 2005). Этот вид ведет оседлый образ жизни, придерживаясь своей постоянно используемой территории. Места обитания меняет редко и только в случаях недостатка пищи. В экологическом отношении этот вид считается модельным для исследований популяционной и пространственно-генетической структуры ареала крупных оседлых птиц. В условиях ландшафтной фрагментации, которая ярко выражена на территории Среднего Поволжья, структурированность ареала филина значительно возрастает. Целью работы было изучение метапопуляционной структуры области обитания *B. bubo* на территории Республики Мордовия.

Материалом для работы послужили сборы проб биологического материала филина на территории Мордовии ($n = 42$) из 13 географических точек 7 районов республики: Чамзинский, Дубенский, Большеберезниковский, Ковылкинский, Атяшевский, Ардатовский, Кочкуровский (Андрейчев и др., 2014, 2016). Пробы для выделения ДНК были представлены как линными перьями, собранными на гнездовых участках и помещенными в пробирки с 96%-ным этанолом, так и «свежими» перьями птенцов с каплей крови, помещенной на фильтровальную бумагу. ДНК выделяли стандартным фенольным методом (Sambrook et al., 1989). Для проведения ПЦР были использованы 9 микросателлитных систем, амплифицирующих фрагменты микросателлитной ДНК, содержащей тетра-нуклеотидные повторы, — Bbu27, Bbu102, Bbu116, Bbu170, Bbu194, Bbu166, Bbu182, Oe053d и So15A6e (Kleven et al., 2013; Leon-Ortega, Gonzalez-Wangüemert, 2015). Анализ аллельного разнообразия проводили электрофоретическим методом при обязательном секвенировании маркерных образцов. Всего было получено 378 фрагментов и 192 нуклеотидных последовательности микросателлитной ДНК. Анализ полученных генетических данных осуществляли стандартными статистическими процедурами и при использовании программы Arlequin 3.5.2. По географическому положению и ландшафтным особенностям мест сбора было выделено 9 популяций, груп-

пирующихся в 3 метапопуляции — Атяшево-Ардатовскую (северо-восточную), Большеберезниковскую (восточную) и Кочкуровскую (юго-восточную).

По микросателлитным локусам Bbu27 (повтор TATC), Bbu166 (TATC), Bbu170 (AGAT), Bbu182 (TCTA) и Bbu194 (ATCT) для всех изученных популяций выявлено 6, 9, 7, 8 и 7 аллелей соответственно. При этом отмечается преобладание «средних» по массе аллелей в популяциях (44–100%). По локусам Bbu102 (TAGA), Oe053d (CTAT) и So15A6e (GATA) выявлено 6, 5 и 8 аллелей, а в популяциях вместе со «средними» преобладают и «легкие» аллели (33–89%). По локусу Bbu116 (TATC) зафиксировано 8 аллелей, из которых в популяциях преобладают их крайние варианты — «легкие» и «тяжелые» аллели (78–100%). По этим локусам для каждой из изученных популяций были получены следующие индексы внутривидовой изменчивости: среднее число аллелей на локус (N_a) варьирует от 2.111 до 4.556 (3.321 ± 0.299 , $n = 9$), ожидаемая гетерозиготность (H_{exp}) изменяется от 0.605 до 0.781 (0.691 ± 0.040 , $n = 9$), наблюдаемая гетерозиготность (H_{obs}) значительно ниже ожидаемой и варьирует от 0.407 до 0.687 (0.580 ± 0.090 , $n = 9$), средний индекс аллельных «потерь» Гарза-Вильямса на локус (G-W) изменяется от 0.807 до 0.643 (0.713 ± 0.070 , $n = 9$), ожидаемая гомозиготность по локусу (θ_H) варьирует от 2.223 до 1.500 (1.813 ± 0.090 , $n = 9$), среднее генное разнообразие по локусу (GD) изменяется от 0.500 ± 0.371 до 0.758 ± 0.432 (0.649 ± 0.401 , $n = 9$) и среднее значение индекса фиксации гамет (F_{ST}) — 0.160. Таким образом, проведенный анализ микросателлитных локусов выявил высокий уровень внутривидовой полиморфизма. Из 9 проанализированных популяций только в 2 восточных (Енгальчево, Чеберчино) отмечается несоответствие значений ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности однако, несмотря на это, высокие значения индекса аллельных «потерь» ($G-W = 0.78-0.80$) свидетельствует об их стабильном состоянии и изоляции. Последнее справедливо и для остальных изученных популяций.

Анализ генетической структуры выделенных метапопуляций филина по индексу фиксации гамет выявил высокий уровень генетической разнородности локальных популяций. При этом индекс фиксации гамет внутри локальных популяций ($F_{IS} = 0.252$) и индекс фиксации гамет между локальными популяциями внутри метапопуляций ($F_{SC} = 0.113$) оказались в 1.5–2 раза ниже, чем индексы фиксации гаплотипов между локальными популяциями из различных метапопуляций ($F_{IT} = 0.326$). Сравнение средних значений индекса «дельта-мю квадрат», характеризующего генетические дистанции между популяциями филина внутри метапопуляций, по предложенной выше метапопуляционной модели показало, что они ниже значений этого же показателя по всем изученным популяциям филина (1.89): Атяшево-Ардатовская метапопуляция — 1.63, Большеберезниковская — 1.68, Кочкуровская — 1.49. Данные анализа генетической структуры метапопуляций подтверждают возможность их выделения на территории Республики Мордовия по представленной выше модели.

Работа выполнена при поддержке Министерства образования и науки РФ в рамках государственного задания ФГБОУ ВО «Пензенский государственный университет» в сфере научной деятельности на 2017–2019 годы (проект 6.7197.2017/БЧ).

**METAPOPULATION STRUCTURE OF THE EAGLE OWL RANGE
(*BUBO BUBO* LINNAEUS, 1758) IN THE MIDDLE VOLGA REGION
ACCORDING TO MICROSATELLITE DNA ANALYSIS**

**Simakov M. D.¹, Lapshin A. S.², Andreychev A. V.², Kuznetsov V. A.²,
Alpeev M. A.², Titov S. V.¹**

¹*Penza State University, Penza, Russia*

²*National Research Mordovia State University, Saransk, Russia*

e-mail: Maksimakov@bk.ru

The metapopulation structure of *Bubo bubo* in the territory of Republic Mordovia was studied. The results of microsatellite DNA (9 microsatellite systems) analysis of 42 specimens out of 13 geographical areas have confirmed the possibility of separation into three metapopulations in the Republic territory.

Key words: *Bubo bubo*, metapopulation, microsatellite DNA, genetic structure, Republic Mordovia.

**ЗАКОН ИЛИ ПРАВИЛА ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ?
I. ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ И ЗАКОН ВАВИЛОВА**

Суслов В. В., Пономаренко М. П., Рассказов Д. А.

Институт цитологии и генетики СО РАН, г. Новосибирск, Россия

e-mail: valya@bionet.nsc.ru

Определим ряд как группу объектов с общим однозначно интерпретируемым характерным признаком (ХП), опирающимся на отношение предшествования/следования, чем связаны объекты-члены ряда. Симметрия этого отношения дает взаимообоснование членов, асимметрия — край ряда. Крайний член или объединение членов обосновывает последующий член и/или объединение членов ряда, давая вектор изменения ХП. Гомологичность — сходство признаков по принципу организации — не требует и не исключает их тождества (гомология) и/или общей функции (аналогия). У закона нет исключений, «исключения» из него — указания отменяющих (Поппер, 2004) или уточняющих границ применимости, последние выводимы из оснований закона, как главная и вторичные периодичности таблицы Менделеева — из уравнения Шрёдингера, шире — принципа Мопертюи (ПМ) (Кораблева, Корольков, 2005). Тогда закон гомологических рядов (ЗГР) — эмпирическое правило. Лишь ГР онто- и филогенеза (Геккеля; **a**) в виде «песочных часов» эмбриогенеза с пиком летальных мутаций в филотипической стадии и ГР Ламар-

ка-Шмальгаузена (**b**), где отбор, суживая норму реакции (НР), генокопирует модификации — законы. К **a** ЗГР сводит синтетическая теория эволюции (СТЭ). Эпигенетическая теория (ЭТЭ), исходя из **b**, видит в ЗГР итог (**b1**) эволюции в любом ограниченном пространстве возможностей (ОПВ) — от популяционно-ценотического до биополимерного (Лежачичюс, 1986; Suslov et al., 2010), с любым типом ограничений (обратная связь (Шишкин, 1988), лимитирующее звено (Демиденко и др., 2004), несочетаемые признаки (Заварзин, 1974), ограничения конструкции (Гулд, Левонтин, 2014), предшествования¹ и др. случаи края ряда. Ненулевая вероятность полного перебора ОПВ дает дивергентно-конвергентный цикл, чей разрыв (реальный от мнимого ЭТЭ не отличит, дезавуируя закон) дает ряд.

Н. И. Вавилов (1920) сперва объяснял гомологичность ограниченным пулом комбинирующих генов, затем добавил ОПВ пути от гена к признаку (комбинаторное, симметричное, морфофизиологическое (Vavilov, 1922)) и общность происхождения (Вавилов, 1931, 1935, 1936), но не как общий вектор отбора², а как сходство экологической обстановки в ареалах рождения видов. Подчиненные ЗГР — общие по фенотипу, но не обязательно генам, признаки формируются у видов-систем (ВС) в центрах происхождения (ЦП), где субпопуляции ВС в контрастных по пессимальным факторам (ПФ) среды стациях, разделенных рельефом, время от времени обмениваются генами. Разнообразие ПФ собирает доминантные³ — витальные, а не скрытые по Четверикову и СТЭ (Левонтин, 1978) — аллели, а редкий повторный

¹ Раз эмбриональная закладка конечного размера, лишь первые сериальные органы формируемы без ограничений: хотя гены одни, изменчивость серии растет во времени. От того же динамика изменчивости для отдельных клеток/ценогенезов зеркальна: велика исходно (клетка живет свободно), низка к концу данной стадии эмбриогенеза, когда из клеток сложатся организаторы (Черданцев, 2003; Cherdantsev, 2014). Близкий закон в минералогии и геологии (Вернадский, 1906; Григорьев, 1956; Рундквист и др., 1971), в синэкологии (Разумовский, 1981) и филоценогенезе (Красилов, 1986).

² Это он считал дополнительным. Изучив конвергенцию на происхождении культур из сорняков (общий отбор человеком) и мимикрии, Вавилов (1922, 1924, 1935) отметил: общий отбор действует на сходное разнообразие, т. е. гомологичность предшествует конвергенции. Факты без сходного разнообразия (живое сходно с неживым, мимикрия Пуяна (Козо-Поланский, 1934) и др.) Вавилов (1935) убрал из ЗГР. Что до **a**, его он ценил так низко, что не указал в ЗГР, хотя в других случаях (Вавилов, 1932, 1936) цитировал. Позже Мейен (1977, 1978) ревизовал вопрос сходного разнообразия, связав сходство и масштаб: насекомые и хордовые далеки, но социальность дает ясные ГР. Верная **a** СТЭ игнорировала тему: лишь сходство генов объяснит ЗГР (Филиппченко, 1929; Захаров, 1987). В геномную эру **a** завело ее в “проблему гомологии” (Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Wang et al., 2011; Parker et al., 2013; Zou, Zhang, 2015; Brunet et al., 2015): признак можно сделать гомо- или аналогичным, меняя набор генов (SNP у моногенных, диалекты кода у монотриплетных – далее некуда! – признаков) и/или масштабы фило- (последний общий предок (Moore, Willmer, 1997)) или онтогенеза. Параллелии колец гомологичны ногам насекомых на уровне парасегментов, позже – нет (Petric, 2008). Сравнить разномасштабное нельзя, а масштаб СТЭ привязан к гену.

³ Полудоминантные нейтральные, низковитальные, или условно летальные мутации *de novo* в эксперименте Беляева (Трут, 2007) и дающие ГР у домостикантов некорректно соотносить с ЗГР.

обмен тестирует их на разном генофонде⁴. Позже С. С. Шварц (1980) покажет: такой обмен генами в подразделенной не только в пространстве (и не только рельефом), но и во времени популяции ускорит ее эволюцию, углубляя адаптации (α) на фоне морфофизиологического единства (β) и разнообразия генофонда (γ). $\alpha+\beta+\gamma$ требуют избытка доминантных аллелей⁵. Отсылка С. С. Шварца (1980) к СТЭ ошибочна, т. к. выщепление рецессивов при прочих равных условиях зависит от строгости изоляции, а признаки с эпистазом, влияющие на НР друг друга, не дают ГР — радикал не формируется. Нарушение этого условия вело к распаду ГР (Синская, 1948), выполнение прямо (Васильева, 2002) или неосознанно (Раутиан, 1987) — дает ясные ГР. Слабый эпистаз — ХП признаков, подчиненных ЗГР⁶; парадокс, но зная (Вавилов, 1987) роль корреляций в эволюции (ими часто задается **b1** (Лежачий, 1986)) и успехи школы Моргана, Вавилов (1935) не ввел их в ЗГР. Итак, ЗГР как закон по Вавилову (1931, 1935) должен связать изменчивость и экологию: ПФ, ВС и характер признака — итог отбора его функций. Нейтраляющая роль ОПВ нечувствительна к характеру, слабо (автономизация) или иначувствительна к ПФ.

LAW OR RULES OF HOMOLOGOUS SERIES? I. EVOLUTION THEORIES AND THE VAVILOV'S LAW

Suslov V. V., Ponomarenko M. P., Rasskazov D. A.

Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

e-mail: valya@bionet.nsc.ru

We discuss the applicability of the terms «the law» and «the rule» to phenomenology of homologous series basing on the empirical observations and in the light of evolutionary

⁴ Позже Н. И. Вавилов (1940) выделял в каждом ЦП области разнообразия доминантных аллелей при общем фенотипе, области разнообразия фенотипов, на периферии ЦП изоляты с избытком рецессивов и вторичные ЦП, где доминантность возникла de novo отбором новым ПФ. Позже эксперимент Камшилова (1974) дал такое возникновение. Сейчас выделяют моно-, олиго- и внецентровые таксоны (Гончаров, 2007), случаи взаимодействия центров (Вислобокова, 2012), но всегда есть некий биотоп зарождения.

⁵ $\alpha+\beta$ дают захождение признаков (Вавилов, 1929, 1960): вопреки быстрой дивергенции филумов заходящие признаки сохраняют общность как фенотипа, так и его варьирования, а конвергенция лишь фенотип.

⁶ Другие ХП: ГР Вавилова (1922, 1935, 1967) комбинативны и неекторизованы. Признаки сложной симметрии или морфологии (выше вероятность ОПВ из-за корреляций) разбиты на простые субпризнаки, ГР по каждому свой. В **b1** же ГР векторизованы и/или иерархичны и/или коррелятивны (Соре, 1904, Мейен, 1974, 1977, Заварзин, 1974). ХП признаков – полная автономия, ограниченная лишь несочетаемостью (Заварзин, 1974, Мейен, 2014) либо иерархия или эмерджентность (Соре, 1904, Соболев, 1923, Suslov et al., 2010, Мейен, 2014), когда для функции нужны все признаки и каждый незаменим, что (Кораблева, Корольков, 2005) роднит их с неживым.

theories (and the interpretation of those by some scientists) from the XIXth century to the Modern Evolutionary Synthesis and Epigenetic Theory of Evolution.

Key words: *homologous series, Modern Evolutionary Synthesis, Epigenetic Theory of Evolution.*

ЗАКОН ИЛИ ПРАВИЛА ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ? II. РЯДЫ КОПА И ВАВИЛОВА

Суслов В. В., Пономаренко М. П., Рассказов Д. А.

Институт цитологии и генетики СО РАН, г. Новосибирск, Россия

e-mail: valya@bionet.nsc.ru

Нет ли в законе гомологических рядов (ЗГР) разных законов: ГР Копа (Cope, 1904, Вавилов, 1920, 1922) и собственно ГР Вавилова (1931, 1935)? Мы изучали влияние на фенотип мутаций в коре и флангах ТАТА-боксов и в композиционных элементах (КЭ) из ТАТА-боксов, перекрытых флангами с другими регуляторными сайтами. Показано: *негомологичные мутации ТАТА-боксов взаимокompенсируются при функциональном перекрытии (ФПе) флангов и кора. То же для ФПе сайтов КЭ. При прочих равных условиях, завися от размаха изменчивости (у нас мутации, число сайтов, четкость кора) и ФПе, но не от механизмов того и другого (что позволяет обобщать на любые признаки из нескольких субпризнаков и их изменчивость), эта эволюция пойдет даже в неизменной, но пессимальной среде, формируя свой тренд самоадаптации⁷: замена гомологии признака гомологичностью⁸, потом координированное расхождение ГР⁹ — пучок близких филумов с общим признаком дивер-*

⁷ Самоадаптацию отличает от коадаптации (Родин, 1991) симметрия: хищник и жертва не меняются ролью.

⁸ Меторизис (М.) (Шимкевич, 1940) – гомология органа в целом при отсутствии гомологичных частей, морфоэквивалент геномной “проблемы гомологии”, если орган формируется на границе эмбриональных закладок. Но Шимкевич (1940) отказался от реальности ГР (которые сам строил (Schimkewitsch, 1906)) в пользу а. Позже М. выявлен при крайнем уменьшении органа\организма с сохранением функции. Геномика нашла (Suslov et al., 2010): в генных сетях М. част, но трактует его как адаптивную\случайную смену функций Дорна, редко давая доказательства – главную и побочную функции предка.

⁹ Ранее его наблюдал, но не объяснил Соболев (1923). Просмотрев ГР разных авторов, мы нашли, что расхождение тем чаще, чем выше ФПе и тем реже, чем выше эмерджентность. Последнее верно для живого и неживого (Кораблева, Корольков, 2005). Единственное расхождение, осыпающийся верхушкой колос у ржи, ячменя, пшениц и эгилопсов, Вавилов (1935, 1967) вынес в примечание, не строя ГР!

гирует по нему на пучки, в каждом из которых филумы разного родства¹⁰ (пучок в один филум выглядит бифуркацией синтетической теории эволюции (СТЭ) — «исключение» из ЗГР¹¹). Расхождение *замедлится со снижением* (ГР и слабый эпистаз!) *и прекратится с запретом ФПе*: элиминацией одного из признаков (для Вавилова это безостая рожь), их эмерджентным союзом или автономизацией. Итак, Вавилов свел под ЗГР **b1** и экологический¹² закон (**c**), где по характеру признаков можно судить о вероятности ГР, а теперь о их судьбе в филогенезе и типе исключений¹³. Комбинативность, бывшая примером незавершенности **c** (Соболев 1923; Мейен, 1978, 2014), стала условием **c**. Коррелятивность держит **b1** через эмерджентность (система членистых Павлова (2000) — пример синкретизма питания-фильтрации, дыхания и движения, последнее через экзоскелет держит корреляции у видов, освоивших иное питание и дыхание) или законы-«рамки», часто общие у живого и неживого (ПМ в синэкологии, рефрене ветвления Мейена (1978)). **b1** и **c** могут существовать: так у аммонитов формирование камер строго последовательно, ограничивая и ФПе, и эмерджентность признаков (Соболев, 1923), систему Павлова не изменит расхождение — независимая дивергенция торакального и максиллярного фильтров от гнатобазного трилобитов.

Дилемма Холдейна (ДХ) ограничивает темп эволюции численностью¹⁴. Тогда субпопуляции видов-систем (ВС) должны слиться или эндемизироваться, отступая от пессимальных границ стаций и минимизируя миграции. Отбор на

¹⁰ Любой пучок – $\alpha+\beta!$

¹¹ Тогда много признаков с ФПе друг друга должны дать полифуркацию. В палеонтологии полифуркации связаны с короткими ГР архаичного разнообразия, когда виды с неглубокой специализацией признаков дают малодифференцированные на ниши экосистемы (Рожнов, 2006). В СТЭ – с мгновенной дивергенцией, чьи примеры найти трудно: «взрывы» островов и озер дает дифференцированные экосистемы из видов, узко специализированных по 1–2 признакам (Шварц, 1980). В ЭТЭ – с дестабилизацией НР. Но дестабилизация по Беляеву у животных (но не растений (Вавилов, 1931; Синская, 1948)) пока не дала ГР к диким видам (Трут, 2007), а изучаемый 70 лет (Rostand, 1959; Вершинин, 2017) спектр аномалий амфибий, дестабилизированных уже с плиоцена (Ratnikov, 2018), дает признаки, полезные специализации *в воде, после, но никак не в ходе выхода на сушу*. Аномалии из-за колебаний ПФ вероятнее в менее инерциальной среде – суше, на ней же вредят. В воду амфибии легко уходят: вопреки ЭТЭ (Шишкин, 1988) не только сужение, но и рост НР запирает таксон в биотопе предка.

¹² Ср. ФПе, закон Рюбеля и его зависимость от экологической обстановки. Так, при сходстве анатомии лишь козы, исходно скальные копытные, ставшие эврибионтами, восполняют недостаток трав, залезая на деревья. Другие скальники на деревьях не замечены. У стенобионтов (антилопы, жирафы, ранее верблюды, носороги) отбор длинной шеи (Кэрролл, 1993).

¹³ Возможны еще ГР-программы (параллелизм из-за транспозонов (Berg, 1972; Гвоздев, Кайданов, 1986)) и ГР Каммерера (1919), следствие регуляции сейчас *или в прошлом* данных подсистем системой высокого ранга, в живом лишь подкрепленные отбором или нейтральные.

¹⁴ Суммарная убыль особей не должна приближаться к приросту популяции, зависящему от ее численности и изменчивости. Иначе даже адаптированная популяция рискует гибнуть случайно (Ратнер и др., 1985). ДХ безразличны причины убыли и ненаправленной изменчивости.

экономии, изоляцию из-за большой платы за тест на разном генофонде (снижение адаптивности гибридов мигрант-абориген) (Frisman, Zhdanova, 2012): любое генетическое или фактическое (гибель станции, рост пессимальности пути мигранта) выпадение субпопуляции из сети обмена ВС, увеличивая обходные пути миграции, дает вырождение ВС в архипелаг «островов», из которых остаются крупные, *в, а не из которых становится выгодно мигрировать*. У многочисленных, многоплодных, постоянно размножающихся видов (Синская, 1948, Шварц, 1980) этот тренд может быть слаб, но «островизация» ареалов иных даже подвижных видов — общий тренд таких разных случаев, как крупные млекопитающие (Колосов, 1975), рыбы в нестабильных водоемах (биотоп зарождения тетрапод) (Шмальгаузен, 1964, Дгебуадзе, 2017) и птицы в городе (Фридман и др., 2016). Добавив огромную скрытую изменчивость, выявленную геномикой, требующую перебора и супрессии, *получаем необходимость, но недостаточность СТЭ и ЭТЭ для выживания таких видов и ароморфозов*¹⁵ (Suslov, 2013).

LAW OR RULES OF HOMOLOGOUS SERIES?

II. COPE'S AND VAVILOV'S SERIES

Suslov V. V., Ponomarenko M. P., Rasskazov D. A.

Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

e-mail: valya@bionet.nsc.ru

We studied the phenotypic effect of mutations in core and flank parts of TATA-box and in the compositional elements (CE) of TATA-box overlapping the neighboring regulatory genes. We show that non-homologous mutations in TATA-box compensate each other in case of functional overlapping (FO) of flanks and core. Same has been observed for the FO sites of compositional elements. All other things being equal, depending on range of variability and FO, but not on mechanisms of both of them (which allows generalization on any traits from several sub-traits and their variance) this evolution would be observed even in constant, but pessimal environment, constructing its' trend of self-adaptation.

Key words: *non-homologous mutations, homologous series, TATA-box.*

¹⁵ Ароморфоз требует промежуточной незанятой среды, чье освоение повышает численность (Северцов, 2008). Обмеление устьев рек начинается высыхание озера Орог-Нур (Дгебуадзе, 2017). Многолетний цикл высыхания/заполнения отслежен полностью, случаев ползания рыб в устья через такую среду – отмени – не выявлено. *Рыба отступает с водой в омуты, с которыми гибнет вся*, букеты видов дифференцируются в каждом цикле de novo (еще один случай ГР) из популяции основателей-мигрантов, сплавающих по рекам, когда те достигнут котловины озера. Изменчивости и численности на взрывную эволюцию в филогенетически знакомом биотопе хватает, а даже на *временный* выход в новизну – нет, хотя по ПФ биотопы исходно близки: заселение идет при глубине воды в котловине порядка десятка сантиметров.

ЗАКОН ИЛИ ПРАВИЛА ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ? III. АДАПТАЦИЯ И САМОАДАПТАЦИЯ

Брагин А. О., Суслов В. В., Орлов Ю. Л.

Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия

e-mail: ibragim@bionet.nsc.ru

Функциональное перекрытие (ФПе) в белках обычно считают адаптацией к стабильной среде (Афонников, Колчанов, 2008), в генах и морфофизиологических признаках — к смене сред (Оно, 1973; Гиляров, 1970; Симпсон, 1948) или как выход из тупика эволюции (Воронцов, 1967), но с точки зрения отбора и функции дупликация генов/признаков и их ФПе как источники изменчивости сравнимы. Многие современные рыбы с эвадaptациями к дыханию воздухом тяготеют к «стратегии кита», чередуя питание в O₂-бедном гидробиотопе и отдых в O₂-богатом. От засухи они заранее идут на стрежень (как жабродышащие), или впадают в анабиоз: берег не осваивают. Зато *Periophthalmus* с инадаптивным кожным дыханием и рыбы-апноисты покидают воду систематически (Suslov, 2013). Нет оснований считать, что в девоне было иначе: несмотря на редкость находок (признак малой популяции; МП), ранние тетраподы оставили дорожки следов (признак частых инвазий), чего не скажешь о следах ползания кистеперых, несмотря на обилие их находок в тех же биотопах (Лебедев, 2013). С другой стороны, столкнувшись с засухой, МП озерных лягушек не только освоила биотоп суши, но и конкурентно оттеснила аборигенов — более адаптированных жаб. Начав с элиминации поведения «сушебоязни», отбор за ≤5 поколений дал ряд параллельных жабам адаптаций (Иноземцев, 2002). У жаб же комплекс адаптаций к суше не возник один раз, а формировался как гомологический ряд (ГР) при миграции таксонов по планете, занявшей ≈10 млн лет (Van Voschaer et al., 2010). Наконец, смена адаптации к гипоксии с морфофизиологической на биохимическую путем отбора (Шварц, 1980) выглядит сомнительно в МП за 12 поколений (Раушенбах, 1985) по дилемме Холдейна (ДХ) и теореме Фишера (Фишер, 2011): скорость адаптивной эволюции пропорциональна изменчивости. У морфофизиологических признаков она ниже биохимических — последние должны быть первыми¹⁶. *Итак, МП нужна эволюция быстрая к разным пессимальным факторам (ПФ), с миграцией.*

Как неспецифический синдром (Селье, 1972) стресс дает перекрестную резистентность ко многим ПФ за счет ФПе своих генных сетей, но их

¹⁶ Если эволюция независима. Если один признак экранирует второй (Шварц, 1980), второй копит вредные мутации (Родин и др., 2005). Вывод из-под экрана равносильен смене ПФ, т.е. миграции.

интерференция дает дистресс¹⁷ (с). Угашая экспрессию многих генов организма, стресс ограничивает пространство возможностей (ОПВ) отбора своими генами (**b1**), обходя ДХ, а его временность требует миграции хотя бы для отдыха. Тогда МП проще адаптироваться не к ПФ, а к стрессу (самоадаптация): изменив ФПе отбором (*парфорсная эволюция 1* — пролонгация фазы перекрестной резистентности, купирование дистресса (Suslov, 2013)), или отобрав признаки, не меняющие ФПе, со стрессом слабо связанные, но облегчающие и/или сокращающие его в целом (*возвратная урбанизация 2* (Фридман и др., 2016)). **1** дает адаптацию к незнакомым/нерецептируемым ПФ: у грызунов в стациях с высоким Ni, Co, Cr, большие надпочечники (Михеева и др., 2006) и объясняет ГР физиологической и филогенетической адаптаций (что получил Раушенбах). **2** нужна рецепция. Так, у изученных видов птиц-урбофилов стресс, вызванный непредсказуемо нестабильной средой города (хотя пищи и укрытий в среднем в избытке), напрягает поддерживающие подразделенную структуру ВС социальные отношения (независимо от конкретных форм: среди урбофилов есть стайные, одиночные, моно и полигамные виды) и через них (нерезиденты без территории, сигналы, следы) перераспределяется на большее число особей, часть которых со стрессором не сталкивалась. Потоки миграций реорганизуются, облегчая стресс. В итоге в популяциях урбофилов исчезают экономные плотностнозависимые механизмы видов-систем (ВС), падает доля сигналов-стимулов (motivational signals) и растет — сигналов-символов (referential signals), указывающих партнерам на изменение ситуации, а не побуждающих их что-либо делать (Фридман и др., 2016).

LAW OR RULES OF HOMOLOGOUS SERIES? III. ADAPTATION AND AUTOADAPTATION

Bragin A. O., Suslov V. V., Orlov Y. L.

Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

e-mail: ibragim@bionet.nsc.ru

We considered adaptation and self-adaptation in the evolution of small populations under the effect of pessimal factors and stress.

Key words: *functional overlapping, small populations, stress, distress, evolution, migration.*

¹⁷ Слишком кратковременный в простых системах типа КЭ.

ЗАКОН ИЛИ ПРАВИЛА ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ? IV. УРБАНИЗАЦИЯ И ДОМЕСТИКАЦИЯ

Брагин А. О., Суслов В. В., Орлов Ю. Л.

Институт цитологии и генетики СО РАН, г. Новосибирск, Россия

e-mail: ibragim@bionet.nsc.ru

Доместикация (Д.) — отбор особей на стрессоустойчивость к жизни с человеком: он поддерживает популяцию, но встреча с ним — стрессор. Д. лис, норок, крыс по Д. К. Беляеву включала клеточное разведение и индивидуальный отбор на агрессию или дружелюбие к человеку (Трут, 2007), что далеко от видов-систем (ВС) и схемы одомашнивания Н. И. Вавилова (1924): хозяйственная деятельность человека создает бросовые станции, непригодные для культур и виолентов нативных экосистем, но активно заселяемых сорняками-эксплерентами из них. Человек от сбора урожая сорняков переходит к их возделыванию как дополнение к культурам либо они с бросовых станций засоряют поля. Последнее слабо применимо к животным (породы — межвидовые гибриды: голуби, кошки), но первое подкупает: первобытное племя не потянет опыта Д. К. Беляева (из десятков тысяч щенков около 10% на племя (Трут, 2007)), а успех Д. коррелируют не с обилием пригодных видов (Даймонд, 2008), а с характером хозяйства. Чемпионы Д. египтяне зарегулировали пойму, создавая много бросовых или свободных станций. В огородах аутсайдеров Д. индейцев (Вавилов, 1936, 1939) таких нет.

Урбанизация (У.) — отбор на стрессоустойчивость, но самостоятельной жизнью в общей с человеком среде. Виды-урбофилы дают парадоксальные гомологические ряды (ГР) без разнообразия. Так, у птиц ГР, кроме указанного в ч. III, включают быструю эволюцию генов *SERT*, *DRD4*, *ADCYAP1*, сходную (Mueller et al., 2013, 2014; Fidler et al., 2007; Riyahi et al., 2015) в городах разных материков. Эти ГР возникают на фоне разных изменений уровня кортикостерона (Partecke et al., 2006; Schoech et al., 2007; Fokidis et al., 2009; Atwell et al., 2012), без них (Bókony et al., 2012; Heiss, Schoech, 2012), при полном отсутствии признаков дестабилизации НР и вообще морфофизиологической эволюции¹⁸.

В RNA-seq мозга дружелюбных и агрессивных крыс Д. К. Беляева мы искали гены с дифференциальной экспрессией. У *SERT*, *DRD4*, *ADCYAP1* ее нет. Гены с дифэкспрессией связаны в основном с общей/длительной активностью/метаболизмом мозга¹⁹. *DRD4*, *ADCYAP1* — гены приоритизации внимания (Gorlick et al., 2015): ранжировка в кратковременной памяти раздражителей по важности, игнорирование неважных облегчает стресс (2), *SERT* — ген серотонинового наркоза (Kudryavtseva et

¹⁸ В отличие от живущих с человеком, но избегающих его видов-синантропов, где есть то и другое (Фридман, Еремкин, 2008).

¹⁹ У агрессивных и дружелюбных лисиц Беляева то же, а также гены онтогенеза мозга и синаптической передачи (Wang et al., 2018).

al., 2017), снижающего тревожность, чтобы ее ни вызвало (1). И так, Д. и У. — разные пути эволюции: Д. повышает стрессоустойчивость глобальной перестройкой мозга и коррелятивно — онтогенеза, У. — локально, облегчая стресс и купируя дистресс. ГР без разнообразия при У. объяснимы отбором урбофилов на пересечение границ стаций при сохранении структуры ВС за счет не географических (Вавилов, 1931, 1935, 1940) или плотностнозависимых (Шварц, 1980), а поведенческих стресс-лимитирующих механизмов. Устойчивых субизолятов нет, как и накопления изменчивости в них. Одомашнивание по Вавилову соответствует У. и может служить для массового естественного отбора видов-кандидатов на последующую Д. по Беляеву.

LAW OR RULES OF HOMOLOGOUS SERIES? IV. URBANIZATION AND DOMESTICATION

Bragin A. O., Suslov V. V., Orlov Y. L.

Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia

e-mail: ibragim@bionet.nsc.ru

We discuss the concepts of «domestication» and «urbanization» in the light of homologous series' concept and evolution of genes SERT, DRD4, ADCYAP1. We show that domestication and urbanization have different paths of evolution. Domestication increases the stress resistance by global rearrangement of brain and correlatively the rearrangement of ontogenesis. Urbanization acts locally, decreasing stress and neutralizing distress. Domestication by Vavilov fits urbanization and could serve for mass natural selection of candidate species for domestication by D. K. Belyaev.

Key words: *domestication, urbanization, evolution, homologous series, differential gene expression.*

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И МОРФОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОБОЛЯ (*MARTES ZIBELLINA*) СРЕДНЕГО ПРИАМУРЬЯ

Фрисман Л. В.¹, Капитонова Л. В.¹, Брыкова А. Л.^{1,2}

¹ *Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
г. Биробиджан, Россия*

² *Приамурский государственный университет им. Шолом-Алейхема,
г. Биробиджан, Россия*

e-mail: l.frisman@mail.ru

Одним из современных чувствительных методов генетического популяционного исследования является анализ полиморфизма кодоминантно наследуемых

и адаптивно нейтральных микросателлитных локусов. Этот метод активно и успешно применяется для анализа внутривидовой изменчивости соболя (Каштанов и др., 2015; Монахов и др., 2018). Перспективность использования нёбных складок, незаслуженно забытого признака для анализа внутривидовой изменчивости и дифференциации, была ранее продемонстрирована на примере ряда таксонов млекопитающих (Eisentraut, 1976; Калабухов, 1982).

Нами проведен анализ встречаемости аллельных вариантов микросателлитов и рассмотрено разнообразие картин нёбных складок в суммарных географических выборках соболя Среднего Приамурья с хребтов Эзоп, Буреинский, Малый Хинган и Сихотэ-Алинь.

Для анализа генетических характеристик изучены 242 образца, собранные в зимние сезоны 2011–2018 гг. В работе рассматриваются 3 локуса (Ma-2, Ma-3 и Mer-041). Метод выделения ДНК и состав амплификационной смеси указан в нашей ранней работе (Шишацкая, Фрисман, 2014), материал для которой собран в 2012–2013 гг. Режимы амплификации и последовательности примененных праймеров взяты из работы А. С. Каштанова с соавт. (2010). Праймеры синтезированы и флюоресцентно мечены на фирме BioBeagle (Санкт-Петербург). Длины амплификационных фрагментов определены методом фрагментного анализа денатурированных ампликонов на генетическом анализаторе АВ 3500 с использованием размерного стандарта Liz 600 и расшифровкой в программе GeneMapper v 4.1.

Общей чертой генетической изменчивости соболя Среднего Приамурья является высокое сходство аллельного состава его географических субпопуляций. Большая часть аллелей, обнаруженных по 3 локусам (18 из 24), встречаются во всех субпопуляциях. Остальные 6 в качестве редких аллелей маркируют одну или несколько субпопуляций в отдельные годы. Проверка соответствия распределению при равновесии Харди-Вайнберга достоверно выявила отклонение наблюдаемых частот генотипов от ожидаемых только для двух из 15 проводимых сравнений: Ma-2 в субпопуляции Малого Хингана и Ma-3 в одной из субпопуляций Буреинского хребта. Значения коэффициента подразделенности F_{st} не превышают 0.024, что отражает слабую дифференциацию субпопуляций рассматриваемой территории. Полученные генетические данные позволяют предполагать, что соболь Среднего Приамурья представляют собой единую популяцию, со слабым уровнем дифференциации территориальных субпопуляций за счет редких аллелей. Данный вывод подтверждается анализом временной изменчивости Ma-3 в субпопуляциях Малого Хингана и Сихотэ-Алинь в последовательные зимние сезоны с 2011 по 2018 г.

Исследование интермолярных нёбных складок проведено на материале 148 экз. из сборов 2014–2016 гг. Количество и структуру нёбных складок определяли по фотографиям с помощью фотоаппаратов Canon Power Shot A 650 IS и Canon Power Shot G 11.

Анализ признаков: количество интермолярных нёбных складок и количество неразделенных среди них, асимметричная изменчивость структуры складок между премолярами, изменчивость числа и структуры складок, локализованных между молярами, предполагает, что общей чертой географической морфотипической изменчивости соболя Среднего Приамурья является преобладание встречаемости, как правило, одного и того же либо нескольких общих симметричных фенотипов по субпопуляциям всей рассматриваемой территории (Фрисман, Капитонова, 2018). При этом практически во всех рассматриваемых субпопуляциях обнаружены наборы уникальных ассимметричных морфотипов. Высокая представленность ассимметричных морфотипов позволяет предположить, что интродукция соболя из отдаленных районов могла стать дополнительным фактором среды, влияющим на стабильность развития нёбных складок в онтогенезе особей ныне существующих субпопуляций.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, а также при частичной финансовой поддержке Программы «Приоритетные научные исследования в интересах комплексного развития Дальневосточного отделения РАН» (проект № 18–5–013).

GENETIC AND MORPHOTYPIC VARIABILITY OF THE SABLE (*MARTES ZIBELLINA*) IN MIDDLE AMUR TERRITORY

Frisman L.V.¹, Kapitonova L.V¹, Brykova A. L.^{1,2}

¹*Institute for Complex Analyses of Regional Problems FEB RAS, Birobidzhan, Russia*

²*Sholom-Aleichem Priamursky State University, Birobidzhan, Russia*

e-mail: l.frisman@mail.ru

We studied the allele frequencies for microsatellites and the diversity of variants of palatine folds in summed geographical samples of sable from Middle Amur River basin from the ridges of Esop, Bureinsky, Maly Khingan and Sikhote Alin. The genetic data suggest that the sables from Middle Amur River basin could be considered as single population with low level of differentiation of territorial sub-populations due to rare alleles.

Key words: *genetic variability, morphotypes, polymorphism, Martes zibellina.*

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СОРТО-КЛОНОВ *MALUS SIEVERSII* ДЖУНГАРСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ

Шадманова Л. Ш.¹, Ситпаева Г. Т.², Фризен Н.^{3,4}

¹Казахский национальный университет им. аль-Фараби, г. Алматы, Казахстан

²Институт ботаники и фитоинтродукции, г. Алматы, Казахстан

³Ботанический сад Университета г. Оснабрюк, Германия

⁴Первый Московский государственный медицинский университет
им. И. М. Сеченова, г. Москва, Россия

e-mail: laura_shadmanova@mail.ru

Malus sieversii, признан основным родоначальником культурной яблони и обладающий ценным генофондом (Zhou and Li, 2000; Forsline et al., 2003), в последние десятилетия находится под угрозой исчезновения в Казахстане. Целью нашего исследования является сравнительный генетический анализ формового разнообразия сортов-клонов *M. sieversii* джунгарской популяции, произрастающих в живой коллекции в Главном ботаническом саду (ГБС) г. Алматы, отобранные А. Джангалиевым в ущельях Мушабай и Пихтовая Джунгарского Алатау с применением молекулярных маркеров. Кроме того, были собраны листья с 31 дерева разного возраста, отобранные по морфологическим признакам в ходе экспедиционных выездов в природные селекционно-генетические резерваты яблони Сиверса на территории исследуемых ущелий. С помощью GPS навигатора отмечены координаты местоположения каждого дерева для последующих исследований. Собранный материал был высушен в силикагеле.

Генетическое разнообразие 13 сортов-клонов яблони Сиверса джунгарской популяции и 31 образца из трех популяций Джунгарского Алатау было оценено с использованием 8 полиморфных межмикросателлитных маркеров, филогенетическую связь сорто-клонов с природной популяцией оценивали с помощью рибосомальной и хлоропластной ДНК. Молекулярно-генетическое исследование и секвенирование фрагментов ДНК сортов-клонов *Malus sieversii* джунгарской популяции из коллекции ГБС и отобранных из природных популяции образцов было проведено впервые. В ходе работы с использованием ISSR-PCR маркеров выявлена высокая внутривидовая изменчивость сорто-клонов и образцов *M. sieversii* Джунгарской популяции. В результате использования 8 ISSR-PCR маркеров на 44 образцах было идентифицировано 124 полиморфных ISSR фрагментов в 134 проанализированных ампликонах. В зависимости от праймера выявлено от 10 до 25 амплифицированных участков ДНК (бэндов), размеры фрагментов варьировали от 500 до 3500 б.п. Праймер MAO идентифицировал максимальное количество фрагментов, а минимальное количество отмечено с использованием праймера UBC809, как и наименьшее число полиморфных локусов (60%). Наибольшее число полиморфных локусов у анализируемых образцов выявлено с праймерами

UBC828, HB12, GR215. В среднем уровень полиморфизма ISSR локусов, выявленный с помощью 8 праймеров, составил 87.6%. ISSR-маркирование сортов-клонов выявило 115 бэндов, из которых 91 были полиморфными ($P = 0.791$). Анализ спектра ISSR природной популяции яблони Сиверса показало 131 амплифицированных участков ДНК, из которых 121 были полиморфными ($P = 0.923$).

Построенное филогенетическое ITS дерево со всеми полученными нами сиквенсами с включением всех родственных ITS сиквенсов яблонь, опубликованных в Генбанке, показало, что все сиквенсы яблони Сиверса образуют монофилетичную кладу. В эту же кладу попали ITS сиквенсы от других видов яблони — *Malus domestica* (6 образцов), *M. orientalis* — AF186498, *M. asiatica* — AF186494), что подтверждает гибридогенное происхождение культурной яблони от яблони Сиверса. Также возможно близкородственное отношение *M. orientalis* и *M. asiatica* с *M. sieversii*, подтверждающее результаты Никифировой и др. (2013), согласно которым в филогенетическом дереве, построенном на базе полногеномных сиквенсов хпДНК рода *Malus*, эти виды также являются членами одной клады с яблоней Сиверса. Сходство нуклеотидных последовательностей внутри вида, полученных при секвенировании фрагментов рибосомальной и хпДНК изученных образцов, свидетельствует о том, что между популяциями вида идет активный генетический обмен. Изученные образцы отличаются широким диапазоном варибельности как *in situ*, так и *ex situ* условиях, что объясняется их биолого-экологическими особенностями.

MOLECULAR AND GENETIC ANALYSIS OF THE CLONE CULTIVARS OF THE DZHUNGAR *MALUS SIEVERSII* POPULATION

Shadmanova L.¹, Sitpayeva G.², Friesen N.^{3,4}

¹*Al-Farabi Kazakh National University, Almaty, Kazakhstan*

²*Institute of Botany and phytointroduction, Almaty, Kazakhstan*

³*Botanical Garden of the University of Osnabruck, Osnabruck, Germany*

⁴*I.M. Sechenov First Moscow State Medical University, Moscow, Russia*

e-mail: laura_shadmanova@mail.ru

We implemented comparative genetic analysis of the form diversity of the clone cultivars of *Malus sieversii* which is the ancestor species of the cultural Apple and is endangered in Kazakhstan. A high level of polymorphism by 8 ISSR-markers was detected both in the material from the collections of the Almaty State Botanical Garden and in the material from the natural selection and genetic reserves from the Dzungar Alatau. Analysis of the variability of the chDNA and ITS markers indicates the kinship of *Malus sieversii* with *M. domestica*, *M. orientalis*, and *M. asiatica* which supports the hypothesis of the hybridogenic origin of the cultural Apple.

Key words: *Malus sieversii*, ISSR, chloroplast DNA, ITS, genetic polymorphism.

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ПРОДУКТИВНОСТЬ АРИДНОГО ПАСТБИЩНОГО ВИДА *KOCHIA PROSTRATA*, ПРОИЗРАСТАЮЩЕГО НА РАЗНЫХ ТИПАХ ПОЧВ

Шуйская Е. В.¹, Лебедева М. П.², Колесников А. В.³

¹Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева РАН, г. Москва, Россия

²Почвенный институт им. В. В. Докучаева, г. Москва, Россия

³Институт лесоведения РАН, Московская область, Россия

e-mail: evshuya@mail.ru

В условиях аридных естественных пастбищ Северо-Западного Прикаспия *Kochia prostrata* произрастает на различных типах почв: темногумусовых солончаковых, солонцеватых и солонцах (глубоких и мелких), каштановых солонцеватых и каштановых (Полевой определитель почв России, 2008), отличающихся в том числе по степени засоления (средняя сумма солей в пределах верхних 50 см составляет 1.02 ± 0.08 , 0.65 ± 0.08 , 0.34 ± 0.11 и $0.08 \pm 0.03\%$ соответственно). Популяционно-генетический анализ 14 популяций *K. prostrata* показал, что наибольший уровень генетического разнообразия наблюдается в популяциях, произрастающих на солонцах и каштановых солонцеватых почвах (со средним содержанием суммы солей): ожидаемая гетерозиготность (H_e) — $14.3 \pm 3.6\%$, наблюдаемая гетерозиготность (H_o) — $9 \pm 2.3\%$.

В популяциях на темногумусовых солончаковых и каштановых почвах уровень генетического разнообразия оказался в 1.5 — 1.8 раза меньше ($H_e = 8 \pm 2.1\%$, $H_o = 5.2 \pm 1.3\%$). В то же время наибольшей биомассой характеризовались кусты *K. prostrata*, произрастающие на солонцах (38.7 ± 7.7 г), а наименьшей — на каштановых солонцеватых и каштановых почвах (6.3–8.3 г). Таким образом, наблюдается нелинейная зависимость накопления биомассы и уровня генетического разнообразия *K. prostrata* от содержания суммы солей в почвах разных морфологических типов. Наиболее благоприятными для произрастания *K. prostrata* на территории Северо-Западного Прикаспия являются мелкие солонцы со средним содержанием солей $0.65 \pm 0.08\%$. На каштановых солонцеватых почвах поддерживается достаточно высокий уровень генетического разнообразия, однако накопление биомассы значительно меньше, возможно, из-за недостаточного количества солей в почве, так как для всех галофитов необходим определенный уровень засоления почвы для оптимального роста (Flowers, Colmer, 2008). В то же время на темногумусовых солончаках с высоким уровнем засоления и на каштановых почвах с очень низким содержанием солей наблюдается подавление как накопления биомассы, так и уровня генетического разнообразия *K. prostrata*. Таким образом, содержание 0.5–0.8% солей в почве необходимо для оптимального роста и генетического разнообразия *K. prostrata* в условиях Северо-Западного Прикаспия.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 18–016–00129а).

GENETICAL DIVERSITY AND PRODUCTIVITY OF THE ARID PASTURE LAND SPECIES *KOCHIA PROSTRATA* GROWING ON DIFFERENT TYPES OF SOIL

Shuyskaya E. V.¹, Lebedeva M. P.², Kolesnikov A. V.³

¹*K. A. Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS, Moscow, Russia*

²*V. V. Dokuchaev Soil Science Institute RAS, Moscow, Russia*

³*Institute of Forest Science RAS, Moscow region, Russia*

e-mail: evshuya@mail.ru

We performed population and genetic analysis of 14 *Kochia prostrata* populations from the northwestern Caspian Sea area. In the populations growing on dark-humus saline and chestnut soils, the level of genetic diversity is 1.5–1.8 times lower than in those growing on saline and chestnut alkali soils. At the same time, the biomass of bushes on alkalis is higher than on chestnut saline soils and chestnut soils. Thus, there is a nonlinear dependence of biomass accumulation and the level of genetic diversity on the content of the sum of salts in soils of different morphological types.

Key words: *Kochia prostrata*, genetic diversity, biomass, soil types.

К ВОПРОСУ О ВНУТРИВИДОВОЙ СИСТЕМАТИКЕ БЕРЕГОВОЙ (*RIPARIA RIPARIA*) И БЛЕДНОЙ (*R. DILUTA*) ЛАСТОЧЕК

Щербакова М. М.¹, Коробицын И. Г.¹, Горошко О. А.^{2,3},
Тютеньков О. Ю.^{1,4}, Головнёва А. А.¹, Ковалевский А. В.⁵,
Кохонов Е. В.¹

¹*Национальный исследовательский Томский государственный университет,
г. Томск, Россия*

²*Государственный природный биосферный заповедник «Даурский»,
п. Нижний Цасучей, Россия*

³*Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, г. Чита, Россия*

⁴*Северский природный парк, г. Северск, Россия*

⁵*Кемеровский государственный университет, г. Кемерово, Россия*

e-mail: Mary_scherbakova@yahoo.com

Подвидовая систематика береговой *Riparia riparia*, а также бледной *R. diluta* ласточек неоднократно пересматривалась (Гаврилов, Савченко, 1991; Горошко, 1993). Число подвидов у каждого из видов в разных работах существенно разли-

чается. Подробно подвиды и изменения в систематике ласточек рода *Riparia* описаны в ряде публикаций (Гаврилов, Савченко, 1991; Горошко, 1993; Loskot, 2001; Rasmussen, Anderton, 2005; Schweizer, Aye, 2007; Евтихова, Редькин, 2012; Schweizer et al., 2018; и др.).

Наибольшее количество подвидов (11) *R. riparia* упоминается в работе Евтиховой и Редькина (2012): *R. r. riparia*, *R. r. shelleyi*, *R. r. eilata*, *R. r. sibirica*, *R. r. innominata*, *R. r. macrorhyncha*, *R. r. kolymensis*, *R. r. goroshkoi*, *R. r. taczanowskii*, *R. r. ijimae* и *R. r. maximiliani*. Для *R. diluta* Schweizer и Aye (2007) приводят 6 подвидов: *R. d. diluta*, *R. d. gavrilovi*, *R. d. transbaykalica*, *R. d. indica*, *R. d. fohkienensis*, *R. d. tibetana*.

Генетические дифференциация и разнообразие этих видов до недавнего времени были освещены лишь в единственной работе — Павловой с соавт. (2008). Однако, несмотря на широкий географический охват образцов обоих видов, включенных в анализ, в работе отсутствовали пробы ласточек из южных районов Западной Сибири, где они обитают симпатрично, а также бледной ласточки — из юго-восточного Забайкалья. Вместе с тем внимание авторов привлекли 2 особи *R. diluta* с северо-востока Монголии, имевшие высокий уровень генетических отличий от всех остальных бледных ласточек. Это послужило поводом для проверки генетических особенностей ласточек, гнездящихся в Забайкальском крае на границе с Монголией, представляющих подвид *R. d. transbaykalica*, описанный О. А. Горошко.

Цель настоящей работы — выявление генетических особенностей ласточек из Западной Сибири и юго-восточного Забайкалья и их места в филогенетической структуре, сопоставление результатов генетического анализа с известными данными по внутривидовой систематике, базирующейся на данных морфологии.

Всего в 2018 г. на территории Даурского заповедника отловлено 10 особей *R. diluta*, у которых прижизненно взяты образцы крови. Фрагмент гена ND2 мтДНК (922–1041 пн) получили, руководствуясь методикой, описанной в работе Pavlova et al. (2008). В анализ также вошли полученные нами последовательности двух видов ласточек ($n = 142$) из разных, в том числе смешанных колоний Западной Сибири, а также более 100 последовательностей гена ND2 ласточек обоих видов, размещенных в базе GenBank из разных частей ареала (Европа, Восточная Сибирь, Дальний Восток, Казахстан, Монголия). Для ряда особей, демонстрирующих промежуточные между видами признаки, нами проведено сопоставление их мтДНК с ядерным геном MUSK согласно методике Pavlova et al. (2008), которое не подтвердило наличие гибридов.

Информационный «вакуум», сложившийся вокруг генетической структуры данных видов, привлек внимание также группы иностранных исследователей. В новой публикации (Schweizer et al., 2018) рассматриваются новые образцы, в том числе из Западной Сибири, а также из других частей ареала (Ближний Восток, Китай, Северная Индия и т.д.), где наблюдались пробелы в географии проб.

Наши результаты подтвердили очень низкий уровень генетических различий для береговой ласточки по мтДНК, не поддерживающий выделение подвидов по морфологическим критериям, что было показано и другими авторами (Pavlova et al., 2008; Schweizer et al., 2018). Так, гаплотипы, встреченные у *R. riparia* Западной Сибири, являются общими с таковыми у ласточек Европы, Восточной Сибири, Забайкалья и Дальнего Востока, т. е. для 6 описанных на этих территориях подвидов, а с учетом зарубежных работ гаплотипы близки практически у всех описанных форм. Несмотря на это, Schweizer et al. (2018) предлагают выделять подвиды, которые признавались практически всеми исследователями: *R. r. riparia*, *R. r. ijimae*, а также *R. r. shelleyi*, который, по их мнению, генетически идентичен *R. r. eilata*. По нашим данным у *R. diluta*, на территории России выявлены две хорошо обособленные группы гаплотипов с генетической дистанцией — 2.7%: первая объединяет ласточек из юго-восточного Забайкалья и сопредельной территории Монголии и соответствует подвиду *R. d. Transbaykalica*; вторая объединяет всех остальных бледных ласточек из Западной Сибири, Иркутской области, Тывы и Бурятии, соответствующих описанным подвидам *R. diluta diluta* и *R. diluta gavrilovi*. У бледной ласточки в отличие от береговой на основе анализа мтДНК с высокой достоверностью выделяются 4 подвида: *R. d. diluta*, *R. d. indica*, *R. d. fohkienensis*, *R. d. tibetana* (Schweizer et al., 2018). Авторы в последней работе, проанализировав по гену ND2 мтДНК большее количество образцов *R. diluta* из разных частей ареала, включая уже упомянутые две пробы из Монголии и одну новую пробу из района оз. Торей (Забайкальский край, Россия), пришли к интересному результату — три ласточки из Даурии объединились в общий кластер с ласточками подвида *R. d. tibetana* с территории Центрального и Юго-Западного Китая и Непала в районе Цинхай-Тибетского нагорья, откуда происходит этот подвид. Интересно, что между находками бледной ласточки в Даурии и Китае имеется протяженный разрыв ареала, составляющий более 1000 км (Schweizer et al., 2018). Генетическую близость ласточек этих территорий, по мнению авторов, можно объяснить с нескольких позиций. Ареал *R. d. tibetana*, возможно, более широкий, чем считалось ранее, либо это следствие неполной сортировки линий подвидов *R.d. diluta* / *R.d. tibetana*, а также может говорить о существовании зоны вторичных контактов между ними с последовавшей вследствие этого интрогрессией. Наше объяснение генетического сходства ласточек этих отдаленных территорий в целом также сводится к вероятной интрогрессии либо неполному расхождению линий, но только между подвидами *R. d. tibetana* / *R. d. transbaykalica*. В пользу последнего говорят четкие морфологические отличия *R. d. transbaykalica* от *R.d. diluta* и *R.d. tibetana* (Горошко, 1993), а также разрывы ареала между *R.d. transbaykalica* и номинативным подвидом на территории Бурятии протяженностью примерно в 300 км. Южные границы распространения *R.d. transbaykalica* пока точно не выяснены, но, вероятно, ареал данного подвида здесь также изолирован от других рас.

Работа поддержана РФФИ (проект № 18–34–00349).

ON THE QUESTION OF SUBSPECIES CLASSIFICATION OF SAND
(*RIPARIA RIPARIA*) AND PALE SAND (*R. DILUTA*) MARTINS

Scherbakova M. M.¹, Korobitsyn I. G.¹, Goroshko O. A.^{2,3},
Tyutenkov O. Y.^{1,4}, Golovneva A. A.¹, Kovalevskiy A. V.⁵, Kohonov E. V.¹

¹National Research Tomsk State University, Tomsk, Russia

²State Nature Biosphere Reserve «Daursky», Nizhny Tsasuchey, Russia

³Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology SB RAS, Chita, Russia

⁴Seversk Nature Park, Seversk, Russia

⁵Kemerovo State University, Kemerovo, Russia

e-mail: Mary_scherbakova@yahoo.com

The purpose of the work was to reveal genetic peculiarities of martins out of Western Siberia and south-east Transbaikalia, to define the positions of the martins in phylogenetic structure, and to compare the genetic analysis results with known data on intra-species systematics based on morphological data. Genetic analysis was drawn on mtDNA gene ND2 fragment (922–1041 np). The obtained results have confirmed very low degree of genetic differences for the sand martin that does not support subspecies separation by morphologic criteria. In *R. diluta* in the territory of Russia two well isolated groups of haplotypes were found: the first one — martins out of south-east Transbaikalia and adjacent territory of Mongolia — corresponds to subspecies *R.d.transbaykalica*; the second one — pale sand martins out of Western Siberia, Irkutsk region, Tuva and Buryatia — corresponds to the described subspecies *R.diluta diluta* and *R.diluta gavrilovi*.

Key words: *Riparia riparia*, *Riparia diluta*, intra-specific variation, phylogenetic structure, mtDNA gene ND2, Western Siberia, Transbaikalia.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ХЛОРОПЛАСТНОЙ ДНК УРАЛЬСКИХ ВИДОВ
РОДА *ALYSSUM* L. СЕКЦИИ *ODONTARRHENA* (BRASSICACEAE)

Юнусова Д. Р.

Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: dianaiunusova@mail.ru

Alyssum — род из семейства Brassicaceae, состоящий из 116 видов (BrassiBase). Уральские виды рода, входящие в секцию *Odontarrhena*, имеют дизъюнктивный ареал и характеризуются большой морфологической близостью. Запутанность таксономии европейских видов данной секции привлекает внимание исследователей (Španiel et al., 2015), которые продемонстрировали несоответствие современных

таксономических концепций и существующих филогенетических реконструкций, основанных в основном на морфологических параметрах видов. В связи с этим возникает потребность в проведении комплексного анализа морфологических, экологических, а также молекулярно-генетических исследований рода *Alyssum*.

Нами была предпринята попытка выяснения филогенетических отношений между уральскими видами *A. obovatum* (C.A.Mey.) Turcz., *A. tortuosum* Willd. и *A. litvinovii* Knjaz. на территории Южного и Среднего Урала на основе анализа хлоропластной ДНК. Всего было собрано 143 образца из 15 точек Южного и Среднего Урала, включающих 6 популяций *A. obovatum*, 7 популяций *A. tortuosum*, 1 популяцию *A. litvinovii* и 1 популяцию *A. lenense* (внешняя группа).

Всего исследовали на изменчивость 9 фрагментов хлоропластной ДНК (хпДНК), для чего было испытано 5 рестриктаз: *HaeIII*, *HinfI*, *Kzo9I*, *TaqI*, *Tru9I*. В целом полученные фрагменты отличаются высоким уровнем внутривидовой (*A. tortuosum* и *A. obovatum*) и внутривидовой изменчивости (среднее число мутаций на 100 пн — 1.67), что обычно нехарактерно для хпДНК (Palmer, Stein, 1986). Два наиболее изменчивых фрагмента (*trnStrnG* и *ApsbAAtrnH*) были использованы для последующего анализа нуклеотидных последовательностей. Всего в филогенетический анализ вошло 20 образцов ДНК 4 видов *Alyssum*.

Были построены филогенетические деревья на основании метода максимальной парсимонии (MP) и баесовского анализа (BI) в программах MrBayes v.3.1.2 и RAUP*4.0810. Обнаруженные 15 гаплотипов хпДНК формируют 7 близкородственных групп. Общая картина распределения гаплотипов выглядит хаотичной — различные популяции и виды содержат несколько общих гаплотипов, т. е. ни один из исследуемых видов не формирует монофилетической группы. Например, общий гаплотип имеют виды *A. tortuosum* и *A. litvinovii* из Новокиевки. Вероятно, явление, свидетелями которого мы являемся, — постепенная фиксация предкового полиморфизма (Maddison, 1997; Gurushidze et al., 2010), а исследуемая группа видов эволюционно молода, еще не имеет репродуктивной изоляции и связана существенным генетическим потоком.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (проект № 16–04–01346).

VARIABILITY OF THE CHLOROPLAST DNA OF THE URAL SPECIES OF THE GENUS *ALYSSUM* L. OF THE ODONTARRHENA (BRASSICACEAE) SECTION

Yunusova D. R.

Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia

e-mail: dianaiyunusova@mail.ru

We discuss the results of assessment of the phylogenetic relations between the Ural species of the genus *Alyssum* L.: *A. obovatum* (C. A. Mey.) Turcz., *A. tortuosum* Willd.,

and *A. litvinovii* Knjaz. in the Southern and Middle Urals based on the chloroplast DNA analysis.

Key words: phylogenetic relations, *Alyssum L.*, Southern Urals, Middle Urals, chloroplast DNA.

ВСТРЕЧАЕМОСТЬ И РАЗНООБРАЗИЕ ЭНДОСИМБИОНТА *WOLBACHIA* В ПОПУЛЯЦИЯХ *APORIA CRATAEGI* (LEPIDOPTERA: PIERIDAE)

Юрлова Г. В.¹, Быков Р. А.¹, Деменкова М. А.^{1,2}, Бурнашева А. П.³,
Дубатолов В. В.⁴, Данилова М. В.⁵, Илинский Ю. Ю.^{1,2}

¹Институт цитологии и генетики СО РАН, г. Новосибирск, Россия

²Новосибирский государственный университет, г. Новосибирск, Россия

³Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск, Россия

⁴Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск, Россия

⁵Балтийский федеральный университет им. Иммануила Канта, г. Калининград,
Россия

e-mail: yurlova@bionet.nsc.ru

В течение последних десятилетий растет интерес к внутриклеточным бактериям насекомых из-за их широкой распространенности в природе и значимости для экологии, эволюции и репродуктивной биологии хозяев. У насекомых широко распространены симбиотические бактерии рода *Wolbachia*. Они передаются вертикально в ряду поколений хозяина и сонаследуются с его мтДНК.

В отряде Lepidoptera около 60% видового разнообразия инфицировано *Wolbachia*. Отдельные представители чешуекрылых играют значительную роль в сфере сельского хозяйства и экономики. Гусеницы широко распространенного на территории РФ вида *Aporia crataegi* (Lepidoptera: Pieridae) являются серьезными вредителями плодовых деревьев. Для имаго этого вида характерно чередование всплеск численности и депрессии популяций. В Новосибирской области в течение нескольких десятилетий наблюдалась стабильно высокая численность популяции *A. crataegi* и присутствие в ней инфицированных *Wolbachia* особей. В 2007 г. произошла депрессия популяции, а численность вновь восстановилась только к 2016 г. При этом произошла утрата симбионта. Мы попытались определить частоту встречаемости и генетическое разнообразие *Wolbachia* и мтДНК в популяциях *A. crataegi* разных годов сбора из различных регионов РФ, особое внимание уделяя популяции Новосибирской области.

Исследованы полевые и музейные образцы бабочек, собранные на территории республик Алтай, Якутия и Бурятия, Алтайского края, Новосибирской, Кемеровской и Калининградской областей в период с 2001 по 2018 г. Для описания изолятов *Wolbachia* использовали пять консервативных белок-кодирующих генов, для определения филогенетического родства мтДНК *A. crataegi* — участок гена *co1*.

Данные о встречаемости *Wolbachia* в популяциях *A. crataegi*, генетическая характеристика выявленных изолятов бактерии, а также данные по полиморфизму мтДНК и сопряженности митохондриальной наследственности и *Wolbachia* представлены в докладе.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты № 18–316–00099 и 19–04–00983).

OCCURRENCE AND DIVERSITY OF THE ENDOSYMBIONT *WOLBACHIA* IN *APORIA CRATAEGI* (LEPIDOPTERA: PIERIDAE) POPULATIONS

Yurlova G. V.¹, Bykov R. A.¹, Demenkova M. A.^{1,2}, Burnacheva A. P.³,
Dubatolov V. V.⁴, Danilova M. V.⁵, Ilinsky Y. Y.^{1,2}

¹*Institute of Citology and Genetics UB RAS, Novosibirsk, Russia*

²*Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia*

³*Institute of Biological Problems of Cryolithozone UB RAS, Yakutsk, Russia*

⁴*Institute of Systematics and Ecology of Animals UB RAS, Novosibirsk, Russia*

⁵*Immanuel Kant Baltic Federal University, Kaliningrad, Russia*

e-mail: yurlova@bionet.nsc.ru

The results of the study of the frequency of occurrence and the genetic diversity of symbiotic bacteria of the genus *Wolbachia* in Thorn Butterfly *A. crataegi* (Lepidoptera: Pieridae) populations in collections from different regions of Russia in different years are presented. We found out that after the depression of the species population in the Novosibirsk region the symbiont had been lost. Data on the occurrence of *Wolbachia* in *A. crataegi* populations, the genetic characteristics of the bacterium isolates, the mtDNA polymorphism and the conjugation of the mitochondrial heredity of *Wolbachia* are discussed.

Key words: symbiotic bacteria, *Wolbachia*, *A. crataegi*, mtDNA polymorphism.

ЗАВИСИМОСТЬ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЛЕСНОГО ФИТОЦЕНОЗА ОТ ВЫСОТЫ В ГОРНОЙ ЭКОСИСТЕМЕ

Якимов В. Н.¹, Герасимова А. С.¹, Чжан Ю.²

¹*Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского,
г. Нижний Новгород, Россия*

²*Государственная лаборатория городской и региональной экологии,
Научно-исследовательский центр экологических наук, Китайская академия наук,
г. Пекин, Китай*

e-mail: damselfly@yandex.ru

Одной из ключевых задач экологии сообществ является выявление механизмов, которые определяют формирование структуры биоценозов. В последние годы для решения этой задачи все активнее применяются методы, которые задействуют филогенетические данные.

При изучении механизмов формирования структуры сообщества основное внимание уделяется влиянию абиотических и биотических факторов. При этом противопоставляются два типа механизмов, между которыми есть полный спектр переходов. На одной стороне континуума находится ограничивающее действие окружающей среды, когда абиотические факторы определяют требования к видам, которые способны войти в состав данного сообщества, и отсеивают несоответствующие этим требованиям виды. Это приводит к тому, что степень родства видов в сообществе выше по сравнению со случайным набором видов. Этот эффект носит название филогенетической кластеризации. На другой стороне континуума находятся сообщества, структура которых определяется биотическими факторами, в первую очередь конкурентным исключением сходных видов. В этом случае близкородственные виды будут исключать друг друга, а степень родства видов в сообществе будет меньше. Этот эффект носит название филогенетического рассредоточения (Webb, 2000; Swenson, 2014; Якимов и др., 2016).

В горных экосистемах ключевым влиянием обладает комплексный градиент, определяемый высотой над уровнем моря. В настоящей работе мы проанализировали зависимость показателей филогенетической структуры от высоты в горном сообществе. Материалом для работы послужили данные обследования лесного фитоценоза в горном массиве Донглишань (Северо-Восточный Китай), которые представляют собой 96 геоботанических описаний, выполненных на площадках размером 10 × 10 м, которые заложены на западных склонах на высоте от 1110 до 1734 м (Zhang et al., 2006). Описания выполнены отдельно для древесного, кустарникового и травянистого ярусов. В качестве источника филогенетических данных

мы использовали датированное филогенетическое древо (Zanne et al., 2014). Для каждой площадки рассчитывали среднее расстояние между видами (MPD, mean pairwise distance) и квадратичную энтропию PaoQ, являющуюся взвешенной версией MPD. Для выявления эффектов филогенетической кластеризации и рассредоточения метрики сопоставляли с распределением в нескольких нуль-моделях (Swenson, 2014), итоговым показателем служит индекс общего родства (net relatedness index, NRI). Для выявления связи с высотой был проведен корреляционный анализ на основе коэффициента Спирмена.

Положительная взаимосвязь между NRI и высотой над уровнем моря выявлена для всех трех ярусов, причем этот результат не зависит от формы метрики (качественная MPD или количественная Q) и от нуль-модели. Для площадок, расположенных на малой высоте, NRI имеют отрицательные значения, что свидетельствует о филогенетическом рассредоточении. При росте высоты значения NRI увеличиваются и становятся положительными на максимальных высотах, что свидетельствует о филогенетической кластеризации.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что с увеличением высоты над уровнем моря возрастает филогенетическая кластеризация. Это можно объяснить тем, что с ростом высоты условия среды становятся более жёсткими. Соответственно при формировании структуры сообщества уменьшается роль биотических взаимодействий и растёт роль ограничивающего действия среды.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 19-04-01084).

ALTITUDE-DEPENDENCE OF PHYLOGENETIC STRUCTURE OF THE OAK FOREST IN THE MOUNTAIN ECOSYSTEM

Yakimov V. N.¹, Gerasimova A. S.¹, Zhang Y.²

¹Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, Nizhny Novgorod, Russia

²State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing, China

e-mail: damselfly@yandex.ru

We analyzed the dependence of indexes of phylogenetic structure on the altitude in forest phytocenosis in the mountains of North-Eastern China. An increase in altitude above the sea level the phylogenetic clustering also increases. The effect of biotic interactions decreases, while the limiting effect of the environment grows.

Key words: *phylogenetic structure, forest phytocenosis, mountain ecosystems.*

**МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПАШЕННОЙ
ПОЛЕВКИ (*MICROTUS AGRISTIS* L., 1761, ARVICOLINAE,
RODENTIA) ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ**

**Ялковская Л. Э.¹, Сибиряков П. А.¹, Маркова Е. А.¹, Хорачек И.²,
Бородин А. В.¹**

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

²Карлов университет, г. Прага, Чехия

e-mail: lida@ipae.uran.ru

Всесторонний анализ закономерностей формирования внутривидовой структуры, процессов и факторов, обуславливающих возникновение дифференциации между популяциями, является прямым продолжением работ академика С. С. Шварца по исследованию механизмов микроэволюции и видообразования — центральным проблемам биологии, и сегодня не теряющим своей актуальности. В этой связи несомненный интерес представляют исследования генетической изменчивости широко распространенных видов с использованием митохондриальных маркеров, позволяющие оценить уровень генетических различий между отдельными линиями и популяциями, выявить их филогенетические и филогеографические связи. При объединении данных молекулярно-генетического анализа и палеонтологической летописи также могут быть проведены реконструкции эволюционной истории вида и палеографических условий в периоды становления его современного ареала.

В настоящей работе представлены результаты анализа генетической изменчивости пашенной полевки (*Microtus agrestis*) центральной части Северной Евразии на основании данных о последовательностях гена цитохрома b (cyt b). Ареал вида занимает территорию всей Европы и Северо-Западной Азии — от Атлантического побережья до оз. Байкал, а история его формирования, согласно палеонтологическим данным, прослеживается, по крайней мере со среднего плейстоцена. Генетические исследования *M. agrestis* с использованием cyt b, охватывающие практически всю область распространения вида, позволили выдвинуть ряд гипотез относительно внутривидовой дифференциации и обуславливающих ее эволюционно-экологических факторов (Jaarola, Searle, 2002, 2004; Herman, Searle, 2011; Pauperio et al., 2012; Herman et al., 2014; Searle et al., 2017). Однако основное внимание исследователей сосредоточено на европейской части ареала, в то время как центральная и восточная представлены единичными выборками, а по многим регионам данные практически отсутствуют. Территории Урала и Западной Сибири не являются исключением, хотя, как отмечают цитируемые нами авторы, они могли играть важную роль в эволюционной истории вида.

Нами впервые получены данные о последовательностях cyt b 23 особей пашенной полевки из 10 локалитетов на территории Предуралья, Южного, Среднего, Северного Урала и Западной Сибири (ЯНАО). Результаты филогенетических

и филогеографических реконструкций с включением в анализ представленных в GeneBank данных со всей области распространения вида в целом не противоречат современным представлениям о внутривидовой генетической структуре *M. agrestis*. Все 19 описанных нами гаплотипов, ни один из которых не был обнаружен в других частях ареала, принадлежат выделенной ранее восточной («eastern») гаплогруппе, занимающей территорию от Норвегии до восточной границы ареала пашенной полевки. Несмотря на значительную область распространения восточной гаплогруппы, включающей регионы с различными физико-географическими, экологическими условиями и палеонтологической историей, дифференциация *M. agrestis* внутри нее ранее не рассматривалась. Однако включение в анализ наших данных с территории Урала и Западной Сибири свидетельствует о возможной генетической неоднородности пашенной полевки центральной части Северной Евразии.

Таким образом, проведенный нами анализ последовательностей *cyt b* *M. agrestis* заполняет «белое пятно» в географии генетических исследований вида, дополняет представление о гаплотипическом разнообразии вида. Вопрос о возможности внутривидовой генетической дифференциации пашенной полевки, населяющей центральную часть Северной Евразии, требует дальнейших исследований с привлечением большего объема данных по ключевым территориям региона и расширением арсенала используемых молекулярно-генетических маркеров.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, а также при финансовой поддержке РФФИ (проект № 19-04-00966).

MOLECULAR AND GENETIC VARIABILITY IN FIELD VOLE *MICROTUS AGRESTIS* L., 1761 (ARVICOLINAE, RODENTIA) IN THE CENTRAL PART OF NORTHERN EURASIA

Yalkovskaya L. E.¹, Sibiriyakov P. A.¹, Markova E. A.¹, Horacek I.²,
Borodin A. V.¹

¹*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

²*Charles University, Prague, Czech Republic*

e-mail: lida@ipae.uran.ru

For the first time, the genetic variability of the cytochrome b was analyzed in 23 individuals of Field Vole *Microtus agrestis* from populations of the Pre-Urals, the Southern, Middle, Northern Urals, and Western Siberia (the Yamal-Nenets autonomous district). We identified 19 new haplotypes belonging to the previously distinguished Eastern haplogroup occupying the territory from Norway to the eastern border of the species range. The obtained data indicate the possible genetic inhomogeneity of *M. agrestis* in the central part of Northern Eurasia and, consequently, within the Eastern haplogroup.

Key words: *Microtus agrestis*, cytochrome b, haplotype, Northern Eurasia.

Секция 5

**ИСТОРИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ
И ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ**

Section 5

**HYSTORICAL ECOLOGY
AND PALEOECOLOGY**

ГРЫЗУНЫ ЧЕТВЕРТИЧНОГО ПЕРИОДА ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ: СТАРЫЕ ПРОБЛЕМЫ — НОВЫЕ ПОДХОДЫ

Бородин А. В.^{1,2}, Маркова Е. А.¹, Струкова Т. В.¹

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

²Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: bor@ipae.uran.ru

Млекопитающие из четвертичных отложений используются для исследования теоретических вопросов эволюционной биологии, экологии, палеонтологии и решения практических задач биохронологии и биостратиграфии (Громов, 1948). На территории Западно-Сибирской равнины кости крупных млекопитающих встречаются *in situ* довольно редко, однако представлены многочисленные остатки мелких млекопитающих, из которых наибольшая доля приходится на полевок. Эта группа является основой и для построения биостратиграфических и биохронологических схем и межрегиональных корреляций.

Проблема 1. Формализация выделения фаунистических комплексов; региональная специфика и вопросы межрегиональных корреляций. Время появления и исчезновения руководящих форм полевок является базой для выделения биохронов (этапов развития фауны того или иного региона) и межрегиональной корреляции четвертичных отложений. Предложенные для Европейской России биохроны MQR (Mammal Quaternary Russia) (Вангенгейм и др., 2001) могут служить базой для корреляции четвертичных фаун Западной Сибири и Европы и формализации границ Региональной стратиграфической шкалы. Сопоставление фаун мелких млекопитающих квартера Зауралья и Западной Сибири по их положению в градации биохронов MQR и анализ положения выделяемых геологических свит (горизонтов) в региональной стратиграфической схеме выявило существенное несоответствие в отношении фаун раннего плейстоцена (Borodin et al., 2019). Формализация фаунистических комплексов, маркирующих биостратиграфические подразделения Западной Сибири, должна сопровождаться переписанием стратотипических разрезов или выделением парастратотипов, по крайней мере для юга региона исследований.

Проблема 2. Вопрос «межбиомных» корреляций фаун четвертичного периода. Стратиграфические зоны MQR хорошо применимы к степным и лесостепным фаунам Южного Зауралья. В Западной Сибири на протяжении всего четвертичного периода была выражена широтная зональность: южные степные фауны переходят в фауны гипербореинского комплекса, а фауны севера равнины могут быть только лемминговые, что в принципе делает невозможным их прямое сопоставление с фаунами степного облика. На основании изучения границ ареалов и зон совместного распространения руководящих форм полевок в четвертичном периоде Урала и Западной Сибири выделены пять широтных биохронологиче-

ских зон AI–AV (Бородин, 2012), позволяющие решить проблемы транс-евразийских корреляций на протяжении разных этапов четвертичного периода, поскольку связывают европейский и берингийский секторы Палеарктики.

Проблема 3. Критерии идентификации труднодиагностируемых форм. В ранне- и среднелейстоценовых фаунах Западной Сибири присутствуют спорные таксоны, сопоставимые с формами географически удаленных регионов, например *Microtus malei* и *M. nivaloides*. Остается открытым вопрос о том, является ли присутствие таких таксонов в фауне региона следствием морфологического параллелизма в разных филетических линиях или же оно отражает динамику ареалов видов европейской фауны, близких к роду *Chionomys*. До сих пор нет общепринятого подхода к видовой диагностике копытных и настоящих леммингов четвертичного периода.

Проблема 4. Унификации экологических интерпретаций фаунистических комплексов. Проблема неразрешима, пока не будут разработаны объективные критерии интерпретации экологических предпочтений млекопитающих. В настоящее время она чаще всего решается на основе авторитетных примеров и простоты применения. Сложность здесь связана с тем, что зачастую одним термином хотят объединить сразу несколько характеристик отдельных таксонов: биотопическую приуроченность, экологические характеристики, характер ареала, зональную приуроченность, что в принципе невыполнимо. Открытым остается вопрос, насколько применимы параметры существования современных животных к их предковым формам? Приоритетными подходами для решения этой задачи на видовом уровне можно считать точные методы анализа, успешно используемые для реконструкции особенностей диеты отдельных видов (Kosintsev et al., 2019). Однако для интерпретации фаунистических комплексов требуется разработка не только технической, но и концептуальной базы.

Проблема 5. Архив или свалка? Интерпретации единичных находок и тафономически неоднозначных местонахождений. Сложно интерпретировать единичные находки, резко выбивающиеся из основной картины в массовых сборах. К таковым, например, можно отнести находку одного моляра североамериканского рода *Phenacomys* среди тысяч моляров эоплейстоценовых полевков в местонахождении Романово. К таким же находкам следует отнести единственный на всю равнинную часть Западной Сибири моляр *Apodemus agrarius*, обнаруженный среди многочисленных остатков средне- и позднелейстоценовых полевков в местонахождении Рогалево. В ряде случаев возможно переотложение палеонтологического материала и формирование тафономически смешанных комплексов. Совершенствование методов тафономии является необходимым условием решения данной проблемы, однако, несмотря на существенные трудности, ископаемая летопись — единственный способ установить напрямую, что в этой географической точке таксон когда-то существовал.

Проблема 6. Воспроизводимость полевых исследований разрезов четвертичных отложений Западной Сибири. Все геологические тела (слои) имеют

определенные границы не только по мощности, но и по географическому простиранию. Учитывая процессы эрозии, рекультивации и пр., каждое местонахождение, приуроченное к ним, должно рассматриваться как потенциально уникальное и доступное для изучения только единожды. Это предполагает использование максимально аккуратных подходов к его исследованию с применением всего доступного арсенала методов. В качестве негативных примеров можно привести практически уничтоженные эрозией стратотипические разрезы позднеплейстоценовых (зырянских) отложений Нижнего Приобья (фауна 430 км), техногенное обрушение стратотипических разрезов сарыкульских и батуриных слоев Южно-уральского пенепплена.

Проблема 7. Филогеография и палеонтологическая летопись. Палеонтологические данные дают возможность корректировать молекулярные часы. Филогеография позволяет вывести на принципиально новый уровень верификацию моделей эволюции в пределах отдельных филиаций и косвенно сценариев геологической истории отдельных регионов. Здесь существует некий порочный круг — насколько корректно проведены исследования и сделаны выводы в одной сфере, настолько это может сказаться на результатах исследований в другой.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, а также при финансовой поддержке РФФИ (проект № 19–04–00966).

QUATERNARY RODENTS OF THE WEST SIBERIAN PLAIN: OLD PROBLEMS — NEW SOLUTIONS

Borodin A. V.^{1,2}, Markova E. A.¹, Strukova T. V.¹

¹*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

²*Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia*

e-mail: bor@ipae.uran.ru

We discuss present-day problems in the studies of the Quaternary fossil record of small mammals in the Western Siberia. The following problems are discussed: 1) formalization of criteria to identify faunal complexes; 2) correlation of the Quaternary faunas across different biomes; 3) problematic taxa and approaches to identify them; 4) unification of approaches to interpreting ecological properties of faunal complexes; 5) single finds in the fossil record and contradictory evidence from taphonomically different sources; 6) fossil record as a non-renewable resource; 7) intersection of the phylogeography and paleontology.

Key words: *faunal complex, biome, natural zone, taphonomy, phylogeography, Western Siberia.*

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ БИОМОВ УРАЛА В ГОЛОЦЕНЕ ПО ДАННЫМ СПОРОВО-ПЫЛЬЦЕВОГО АНАЛИЗА

Галимов А. Т.^{1,2}, Антипина Т. Г.³, Панова Н. К.³

¹*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия*

²*Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия*

³*Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия*

e-mail: galimov_at@ipae.uran.ru

Исследование растительности в голоцене является интересной и важной областью палеоэкологии. Для реконструкции растительных покровов используются различные методы, в том числе и метод спорово-пыльцевого анализа. При воссоздании фитоценозов прошлого возможно использование метода биомов. Для реконструкции мы использовали данные по 20 точкам от Полярного до Южного Урала. Данные представлены Н. К. Пановой и Т. Г. Антипиной. Биомы представляют собой совокупности сообществ с господством одной жизненной формы (тундра, тайга, степь, широколиственные листопадные леса, пустыни и т.д.). Впервые метод биомов для палеорекострукции был применен в 1996 г. В основе этого метода лежит концепция функциональных типов растений (ФТР) или крупных группировок растений, объединенных общностью жизненной формы (древесные или травяные), общими фенологическими особенностями (вечнозеленые или листопадные и т. д.) и климатическими параметрами, определяющими критические пределы роста и воспроизводства растений. Биомы состоят из ФТР, а каждый ФТР состоит из таксонов, которые определяются при спорово-пыльцевом анализе.

В результате обработки исходных данных спорово-пыльцевого анализа была установлена динамика биомов для каждого разреза с привязкой к возрасту отложения, датированных по C¹⁴. В итоге были составлены карты палеорастительности, начиная с 8000 лет назад с интервалами в 2000 лет и до наших дней, где на месте каждого разреза был обозначен биом, распространенный в этой области в это время.

Карты демонстрируют развитие растительности на протяжении голоцена с постепенными изменениями вплоть до наших дней. Данные по поверхностным спектрам соотносятся с картой «Биомы России» — МГУ им. М. В. Ломоносова, РГО, WWF России.

DISTRIBUTION OF PLANT BIOMES IN THE URALS IN THE HOLOCENE ACCORDING TO THE DATA OF POLLEN ANALYSIS

Galimov A. T.^{1,2}, Antipina T. G.³, Panova N. K.³

¹*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

²*Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia*

³*Institute: Botanic Garden UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

e-mail: galimov_at@ipae.uran.ru

According to the spore and pollen analysis of 20 peat sections in the Urals, we reconstructed the biomes and compiled their maps for the Holocene.

Key words: *spore and pollen analysis, plants, Holocene, biome reconstruction.*

ОСОБЕННОСТИ КЛИМАТИЧЕСКОГО ОТКЛИКА В ДРЕВЕСНО-КОЛЬЦЕВЫХ ХРОНОЛОГИЯХ ЕЛИ И СОСНЫ НА ВЕРХНЕМ ПРЕДЕЛЕ ИХ ПРОИЗРАСТАНИЯ В ХИБИНАХ

Галимова А. А., Кукарских В. В.

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

e-mail: arina_galimova93@mail.ru

Для ключевых участков на горном массиве Хибин (Кольский п-ов) были построены длительные обобщенные древесно-кольцевые хронологии ели европейской (*Picea abies* (L.) Н. Karst.) и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) продолжительностью 200–350 лет. Все хронологии характеризуются высокой чувствительностью, свидетельствующей о значительном климатическом сигнале. Несмотря на удаленность ключевых участков, отклик хронологий однотипен для этого субарктического региона. Основными факторами, определяющими прирост деревьев, являются термические условия летних месяцев. Проведен анализ временной неоднородности климатического сигнала в полученных хронологиях и выделены периоды наибольшего и наименьшего лимитирования радиального прироста изученных пород климатическими условиями. Установлены значительные изменения реакции прироста на климатические переменные, наиболее выраженные из которых наблюдались с середины XX в.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФ (проект № 17–14–01112).

PECULIARITIES OF THE CLIMATIC RESPONSE IN THE TREE-RING CHRONOLOGIES OF SPRUCE AND PINE AT THE UPPER DISTRIBUTION LIMIT IN THE Khibiny

Galimova A. A., Kukarskih V. V.

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

e-mail: arina_galimova93@mail.ru

Long-term generalized tree-ring chronologies lasting 200–350 years were modeled for Spruce *Picea abies* (L.) H. Karst. and Scotch Pine *Pinus sylvestris* L. from key sites in the Khibiny massif (the Kola Peninsula). The main factors determining the increment of trees are the thermal conditions of the summer months. We found significant changes in the increment response to the climate variables, the most evident of which have been observed since the mid-XX century.

Key words: *tree-ring chronology, radial increment, Picea abies, Pinus sylvestris, climate, Khibiny.*

РЕКОНСТРУКЦИЯ ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ ПРИРОДНЫХ ЯВЛЕНИЙ С ПОМОЩЬЮ СВЕТЛЫХ КОЛЕЦ ЛИСТВЕННИЦЫ В АЗИАТСКОЙ СУБАРКТИКЕ ЗА ПОСЛЕДНИЕ 400 ЛЕТ

Гурская М. А.

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

e-mail: mgurskaya@yandex.ru

В результате анализа кернов лиственницы с 18 местообитаний, расположенных в зоне Сибирской Субарктики, выявлены светлые кольца. Установлены связи с температурой воздуха вегетационного периода, показана динамика этих связей в долготном климатическом градиенте. Массовое формирование светлых колец в Азиатской Субарктике происходит вследствие извержений вулканов и аномалий атмосферной циркуляции. Проведена реконструкция экстремальных природных явлений за последние 400 лет.

RECONSTRUCTION OF EXTREME NATURAL PHENOMENA BY LIGHT RINGS IN LARCH, GROWING IN THE ASIAN SUBARCTIC, OVER 400 YEARS

Gurskaya M. A.

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

e-mail: mgurskaya@yandex.ru

Mass light ring formation was revealed by the analysis of larch cores from 18 habitats located in the Siberian Subarctic. Relationships between temperature of the growing period and light rings are established; the dynamics of temperature-light ring relationships in the longitudinal climate gradient is shown. The massive formation of light rings in the Asian

Subarctic occurs as a result of volcanic eruptions and anomalies of atmospheric circulation. The reconstruction of extreme natural phenomena over the past 400 years is done.

Key words: larch, light rings, Asian Subarctic, reconstruction of extreme natural phenomena.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ РАЦИОНА РАННИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *SPERMOPHILUS* С ПОМОЩЬЮ АНАЛИЗА ДЕНТАЛЬНОГО МИКРОРЕЛЬЕФА

Гусовский В. В.

Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: v.v.gusovsky@list.ru

Род *Spermophilus* входит в трибу голарктических наземных беличьих (Marmotini) подсемейства Xerinae. Для всех современных представителей трибы, кроме бурундуков (*Tamias*) и скальных белок (*Sciurotamias*), характерны специализация к сугубо наземному, норному образу жизни и рацион, содержащий преобладающую долю вегетативных частей травянистых растений. Первое появление рода *Spermophilus* в Восточной Европе датируется ранним плейстоценом (MN 17; 2.5–1.8 млн лет назад) (Тесаков, 2004; Stadnyk, Dema, 2007) — это *S. nogaici*, хорошо известный по большому числу ископаемых находок на Украине. Далее происходит адаптивная радиация рода, которая привела к появлению как современных видов, так и ныне исчезнувших, например *S. citelloides* из позднего плейстоцена и голоцена Центральной Европы. Ископаемые остатки косвенно соотносят с реконструкциями местообитаний соответствующих видов, но трофические предпочтения ранних представителей рода *Spermophilus* до сих пор не выяснены с помощью прямых методов определения рациона.

Анализ микрорельефа эмали — один из успешно используемых инструментов для решения подобной задачи. Изначально разработанный для приматов (Walker, 1976; Grine, 1986; Ungar, 1996; Merceron et al., 2005) и копытных (Solounias et al., 1988; Solounias, Semprebon, 2002; Merceron et al., 2004, 2007), этот метод показал себя эффективным и для грызунов (Townsend, Croft, 2008; Gomes Rodrigues et al., 2009; Oliver et al., 2014), в том числе беличьих (Nelson et al., 2005). В основе анализа лежит подсчет микроповреждений жевательной поверхности щёчных зубов растительноядных млекопитающих. Количественное соотношение таких структур различного размера и формы ассоциируют с типом питания современных видов. Таким образом, при сохранении интактной жевательной поверхности на ископаемых зубах возможно сравнение паттерна микрорельефа эмали ныне живущих и вымерших животных с определением рациона последних.

Проанализированы один третий нижний моляр (m3) *S. nogaici* из раннеплейстоценового местонахождения Ногайск (юго-восток Украины, берег Азовского

моря) и три мЗ *S. citelloides* из позднеплейстоценового местонахождения Джерава скала (Dzeravá skala) в Словакии. Результаты были сопоставлены с полученными для древесных (*Ratufa bicolor*, *Sciurus vulgaris*) и специализированных наземных (*Synomys mexicanus*, *Spermophilus dauricus*, *Spermophilus major*) беличьих.

Микрорельеф эмали щёчных зубов как *S. nogaici*, так и *S. citelloides* характеризуется высокой долей мелких и крупных ямок при относительно малом содержании тонких и широких царапин. Схожая картина наблюдается у современных представителей рода *Spermophilus*, что позволяет предполагать для исследуемых ископаемых таксонов рацион, состоящий преимущественно из надземных зеленых частей травянистых растений.

DETERMINATION OF THE FEED OF EARLY REPRESENTATIVES OF THE GENUS *SPERMOPHILUS* WITH DENTAL MICRORELIEF ANALYSIS

Gusovsky V. V.

Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia

e-mail: v.v.gusovsky@list.ru

We described our experience of using the analysis of the microrelief of the cheek tooth enamel in order to determine the feed of early representatives of the genus *Spermophilus*. It was found that the microdamage of the chewing surface in the fossil *S. nogaici* and *S. citelloides* was similar to that of modern representatives of the genus which allows to assume that the feed of the fossil species had consisted mainly of vegetative parts of herbaceous plants.

Key words: teeth, enamel microrelief, feed, *Spermophilus*.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЗАДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ ОРЛА ХААСТА (*HARPAGORNIS MOOREI*, ACCIPITRIDAE) — ВЫМЕРШЕГО ПЕРНАТОГО ХИЩНИКА НОВОЙ ЗЕЛАНДИИ

Зиновьев А. В.

Тверской государственный университет, г. Тверь, Россия

e-mail: nyroca2002@gmail.com

Вымерший после заселения человеком Новой Зеландии орел Хааста является, видимо, самым крупным пернатым хищником исторической эпохи. Особенности

островных условий и добычи наложили отпечаток на морфологию орла. Относительно небольшой размах крыльев (2.6 м) при впечатляющих размерах животного указывает на адаптацию орла к охоте в ландшафтах, покрытых лесом. Великолепное развитие экстензоров задних конечностей связано с внушительными усилиями, которые прилагались орлом Хааста для вырывания кусков добычи из жертвы. Развитые подвздошно-вертельные мышцы и подколенный мускул свидетельствуют о способностях орла к наземной локомоции. Мощные мускулы и длинные сгибатели пальцев подтверждают важность захвата задними конечностями добычи для умерщвления. Необычная грифоподобная форма черепа удобна для извлечения кусков плоти из глубины тела крупных видов моа — основной добычи орла Хааста.

**MORPHOLOGICAL PECULIARITIES OF THE HIND LIMBS OF THE
HAAST'S EAGLE *HARPAGORNIS MOOREI* (ACCIPITRIDAE),
AN EXTINCT NEW ZEALAND PREDATOR BIRD**

Zinovyev A.V.

Tver State University, Tver, Russia

e-mail: nyroca2002@gmail.com

We describe the features of the structure of the hind limbs of Haast Eagle, an extinct representative of the New Zealand Falconiformes. The well-developed extensors, powerful ilio-trochanteric muscles, popliteal muscle and long finger flexors indicate the capabilities of ground locomotion and clamping prey for killing.

Key words: *Haast Eagle, hind limbs, morphology.*

**ОРНИТОГЕННАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ МЕЛКИХ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ ИЗ ЖИВЫХ ОБЪЕКТОВ В
СУБФОСИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ**

Кропачева Ю. Э.

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

e-mail: kropachevaje@yandex.ru

Одной из актуальных задач современной биологии является прогнозирование динамики развития экосистем в связи с глобальными климатическими изменениями. Для ее решения привлекается большой комплекс подходов и методов, в ряду которых незаслуженно мало используется метод исторических аналогий событий

прошлого. Такое положение отчасти происходит из-за того, что реконструкции природных процессов четвертичного периода и голоцена не достигают необходимой точности и достоверности. Особенно важно понимание процессов, происшедших в голоцене (10–0 тыс. лет назад), т.к. они затрагивали современные сообщества. Изучением данного периода занимается историческая экология. В настоящее время получила развитие ветвь, направленная на совершенствование процедур экологических реконструкций путем оценки степени и форм трансформации и редукции информации при переходе мелких млекопитающих из объектов биоценозов в субфосильное состояние. Результаты основываются на изучении важнейших морфологических параметров, используемых в реконструкциях, экспериментах, моделирующих этапы тафономического процесса *in vivo*, а также исследованиях процесса накопления остатков животных на модельных объектах в природе. Привлекаются данные смежных дисциплин, прежде всего териологии, орнитологии и тафономии. Настоящая работа посвящена обзору некоторых актуальных направлений данной области исторической экологии с акцентом на тематику, развивающуюся в лабораториях палеоэкологии и филогенетики и биохронологии.

Одна из основных задач исторической экологии — реконструкции сообществ животных и растений прошлого. Главная проблема, стоящая на пути таких реконструкций, — состав и соотношение остатков мелких млекопитающих в орнитогенных отложениях непрямо отражают их доли в природе. Рацион хищников зависит от комплекса таких факторов, как численность жертв, их биотопическая приуроченность, социальная структура, поведенческие особенности, размер и таксономическая принадлежность (Korpimäki, Sulkava, 1987; Salamolard et al., 2000; Terraube et al., 2011; Comay, Dayan, 2018). Реконструкции состава и структуры населения мелких млекопитающих на основе орнитогенных отложений требуют учета избирательности добычи, обусловленной перечисленными факторами.

Для решения данной проблемы проводятся исследования пищевого поведения сов в сочетании с оценками населения мелких млекопитающих и биотопических характеристик местности (Смирнов, Садыкова, 2003; Terry, 2008, 2010; Садыкова, 2013; Andrews, Fernández-Jalvo, 2018). Исследования тафономического процесса на основе орнитогенного материала, происходящего в реальном времени, дает принципиально новые результаты как по особенностям накопления, так и последующей модификации остатков животных. Этот подход позволит точнее определить отклонения данных из местонахождений от характеристик сообществ в природе. В качестве одного из модельных объектов нами исследуется специализированный миофаг — бородатая неясыть (*Strix nebulosa*). Благодаря расположению района исследований на границе лесной и лесостепной зон (Ирбитский район Свердловской области) и наличию сразу нескольких гнездящихся пар каждый год за счет привлечения птиц в искусственные гнезда, нам удалось рассмотреть вопрос избирательности питания в разных биотопических условиях в течение периода гнездования (Кропачева и др., 2016, 2019).

Реконструкции внутривидовой структуры населения мелких млекопитающих также сталкиваются с проблемой избирательности питания сов. Для исследова-

ния внутривидовой избирательности применяются подходы как с позиций орнитологии, так и териологии. В данной области исследований важной составляющей являются методы определения возраста и реконструкций размеров животных по изолированным частям скелетов (Trejo et al., 2005; Balčiauskas, Balčiauskienė, 2014; Lyman, 2016). Для грызунов это прежде всего коренные зубы. Нами разрабатываются следующие вопросы: связь размеров зубов и тела животных; реконструкции размеров животных по отдельным частям скелета; определение возраста животных по морфологическим характеристикам зубов; учет возрастной изменчивости при оценке размеров и морфологических характеристик (Зыков, 2011; Фоминых и др., 2011; Кропачева и др., 2013; Кропачева, 2016; и др.). Применение данных методик позволило выявить закономерности попадания в жертву совам животных определенного возраста, а также провести оценку их размеров с учетом возрастных особенностей (Кропачева, 2016; Кропачева и др., 2016).

Палеоэкологическая информация содержится не только в рационе хищников, но и их жертв. Форма рельефа жевательной поверхности щечных зубов у растительноядных грызунов отражает особенности их питания (Ulbricht et al., 2015; Burgman, 2016; Calandra et al., 2016; Кропачева и др., 2016; Зыков и др., 2018). Существует проблема сохранности костного материала в орнитогенных отложениях, которая зависит от степени воздействия пищеварительных ферментов птиц и факторов фоссилизации (например, Andrews, 1990; Terry, 2018). Этот аспект проблемы требует решения с помощью комплекса экспериментальных неонтологических подходов. На данный момент опубликован ряд работ, посвященных оценке сохранности костных остатков и зубов, подвергнувшихся воздействию веществ пищеварительной системы сов (Andrews, 1990; Fernandez-Jalvo et al., 2016; Terry, 2018; Comay, Dayan, 2018). Нами экспериментально были оценены изменения размеров, мезорельефа и микрорельефа коренных зубов серых полевок после прохождения через желудочно-кишечный тракт сов (Кропачева и др., 2019).

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, а также при частичной финансовой поддержке Комплексной программы УрО РАН (проект № 18-4-4-3) и РФФИ (проект № 19-04-01008).

ORNITHOGEN TRANSFORMATION OF SMALL MAMMALS FROM LIVING OBJECTS INTO THE SUBFOSSIL CONDITION

Kropacheva Yu. E.

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

e-mail: kropachevaje@yandex.ru

We suggest new approaches to the improvement of the procedure of environmental reconstructions of the natural processes of the Quaternary Period and the Holocene by

assessing the extent and forms of the information transformation and reduction in the transition of small mammals from the state of biocenosis objects to the subfossil condition.

Key words: *paleoreconstruction, subfossil condition, small mammals.*

СРЕДНЕГОЛОЦЕНОВЫЕ МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ

Кузьмина Е. А., Смирнов Н. Г., Улитко А. И.

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, России

e-mail: Lenii1@yandex.ru

Характеристика позднеплейстоценового и голоценового этапов развития сообществ грызунов и пищух Южного Зауралья дана в цикле работ (Малеева, 1982; Струкова, 2002; Смирнов, 1992; Кузьмина, 2006; Kuzmina, 2009 и др.). До настоящих исследований материалы по развитию сообществ растительноядных мелких млекопитающих (РММ) (Rodentia, Lagomorpha) во время атлантического периода голоцена отсутствовали.

Ископаемые остатки (9870 щечных зубов) РММ были извлечены из рыхлых отложений пещеры Чернышевская-III (52°38' с.ш., 58°53' в.д.), расположенной на левом берегу р. Худолаз в Южном Зауралье (Кизильский р-н Челябинской обл.). Материалы из слоя 3 (5.8 тысяч остатков, участки Б, В) характеризуют финал атлантического периода голоцена (5210±90 лет назад, Ki-15500) — средний подгоризонт Агидельского горизонта голоцена (Данукалова, 2009). Верхние слои отложений в пещере — слои 1, 2 (ок. 4 тыс. зубов, участки Б, Г) характеризуют позднеголоценовый этап развития сообществ РММ. Определение ископаемого материала проводилось с использованием определителей (Громов, Ербаева, 1995; Бородин, 2009), эталонных коллекций. Для некоторых групп таксонов использовались системы промеров (Историческая..., 1990; Маркова, 2003; Бородин и др., 2005), учитывались морфологические характеристики (Зыков и др., 2010).

Видовой состав сообществ всех изученных слоев в целом довольно стабилен. В слое 3 обнаружен 21 таксон РММ. В слое 2 обнаружено 17 таксонов (участок Б), в слое 1 — 21 таксон (участки Б, Г). Два вида в этом местонахождении встречаются только в среднеголоценовом слое — это полевая мышь и желтая пеструшка. В позднеголоценовом слое 1 отмечено присутствие *Rattus* sp. и *Allactaga major*.

В среднем голоцене резким видом-доминантом в сообществах РММ Южного Зауралья являлась узкочерепная полевка (до 50%), содоминанты — степная пеструшка и полевка из группы обыкновенная (10–11%). Обычные виды — обыкновенная слепушонка, хомяк обыкновенный, мышовка, лесные полевки из

группы красная–рыжая, полевка–экономка и водяная полевка. Доли остатков остальных видов варьировали в пределах: от группы обычных видов (для участка В, где из-за малой выборки все оставшиеся таксоны попадают группу обычных) до группы редких и очень редких видов (для участка Б). Эту группу составили: пищуха степная, малый суслик, серый хомячок, полевка красная, полевка рыжая, полевая мышь, хомячок Эверсмана, малая лесная мышь, мыши из группы малая лесная–полевая. Группу очень редких видов составляют большой суслик и желтая пеструшка.

В позднеголоценовых слоях 1 и 2 (участок Б) ядро сообществ составляют те же виды: доминант — узкочерепная полевка (более 50%), на втором месте по степени доминирования — степная пеструшка (около 10%), на третьем — полевка из группы обыкновенная (6–7%). В группу обычных видов вошли: слепушонка, хомяк обыкновенный, все таксоны лесных полевок, мышовка, полевка-экономка и водяная полевка. Виды, с флуктуирующей динамикой, обычные–редкие: пищуха степная, малый суслик, малая лесная мышь. В группу редких видов вошли: большой суслик и серый хомячок. Редкие виды, которые встречены только в слое 1 — это хомячок Эверсмана и мыши из группы малая лесная — полевая.

Ближе к современности (верх слоя 1, участок Г) в составе сообществ РММ появляются остатки большого тушканчика и крысы. Доминирующий таксон — узкочерепная полевка, но второе место по степени изобилия начинает занимать обыкновенная полевка (12%), а степная пеструшка переходит на третье место (6%).

Значения индексов выровненности долей видов «е» (индекс Пиелу) и индексов видового богатства «d» (Смирнов, Маркова, 1996) изучаемых сообществ РММ из пещерного местонахождения Чернышевская-III, следующие («е» / «d»): В, слой 3 (0.68 / 3.29); Б, слой 3 (0.6 / 2.87); Б, слой 2 (0.65 / 3.21); Б, слой 1 (0.57 / 2.80). Значения «е» находятся в пределах от 0.57 до 0.68, что характеризует изучаемые сообщества как имеющие *неравномерное распределение* долей остатков видов.

Дифференцирующее разнообразие сообществ РММ в среднем голоцене (по данным из пещерного местонахождения Чернышевская-III) представлено двумя доминирующими группами видов — степной и луговой. Доля лесной группы видов возросла по сравнению с бореальным этапом развития сообществ РММ и составила 5%. Среднеголоценовые сообщества РММ Южного Зауралья, в финале атлантического периода, соответствуют зональному степному типу со значительным участием мезофильных элементов.

Благодарности

Авторы выражают огромную благодарность сотруднику ИЭРиЖ УрО РАН П. А. Косинцеву, оказавшему содействие при получении радиоуглеродной даты.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, а также при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 19–04–00507).

MIDDLE HOLOCENE SMALL MAMMALS OF THE SOUTHERN TRANS-URALS

Kuzmina E. A., Smirnov N. G., Ulitko A. I.

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

e-mail: Lenii1@yandex.ru

There were described the small mammal assemblages (Rodentia, Lagomorpha) inhabited the Southern Trans-Urals territory in the Atlantic period (5210±90 years ago, Ki-15500) of the Holocene time. Investigated assemblages referred to zonal steppe type with dominance of narrow-skulled vole (typical Holocene dominant taxon) and codominance of steppe lemming and common vole. The sharp reduction of semidesert group share on the background of the increasing of meadow and forest species shares are fixed. Considerable mesophilic elements percentage reconstructed the damp conditions of the environment.

Key words: *small mammals, middle Holocene time, Southern Trans-Urals.*

НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ ПОЗВОНОЧНЫХ РАННЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА В ПЕЩЕРЕ ТАВРИДА (КРЫМ)

Лопатин А. В.¹, Лавров А. В.¹, Вислобокова И. А.¹, Зеленков Н. В.¹, Гимранов Д. О.^{2,3}, Старцев Д. Б.⁴, Тарасенко К. К.¹, Титов В. В.⁵

¹ Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН, г. Москва, Россия

² Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

³ Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия

⁴ Крымский федеральный университет им. В. И. Вернадского, г. Симферополь, Россия

⁵ Южный научный центр РАН, г. Ростов-на-Дону, Россия

e-mail: djulfa250@rambler.ru

В июле 2018 г. в Крыму при прокладке федеральной автомобильной трассы «Таврида» в районе пос. Зуя была открыта новая большая карстовая пещера. П. В. Оксиненко и Д. Б. Старцев (Крымский федеральный университет) произвели первые поверхностные сборы костных остатков животных. Пещера находится в междуречье рек Бештерек и Фундуклы. Гидрографически она относится к бассейну р. Салгир, ее правого притока Зуи с левым притоком третьего порядка — р. Фундуклы. Пещера полностью заложена в 20-метровом слое палеогеновых нуммулитовых известняков симферопольского яруса. Галереи пещеры частично заполнены рыхлыми отложениями различного генезиса. Костеносный слой в нижней части

пещеры представлен красно-бурными суглинками. Проходимая часть пещеры имеет трехлучевое строение. Все находки сосредоточены в южном коридоре.

К настоящему времени список млекопитающих и птиц из пещеры Таврида включает следующие формы: заяц *Hypolagus brachygnathus* Kormos, 1934; дикобраз *Hystrix (Acanthion) vinogradovi* Argypulo, 1941; мелкий волк *Canis etruscus*, Major 1877; гигантская гиена *Pachycrocuta brevirostris* Gervais, 1850; саблезубая кошка *Homotherium crenatidens* Fabrini, 1890; лисица *Vulpes alopecoides* Forsyth-Major 1877; южный слон *Archidiskodon meridionalis* (Nesti, 1825); два вида лошадей стеноновой линии: крупная — *Equus stenonis* Cocchi, 1867 и мелкая — *Equus* sp.; носороги *Elasmotherium* sp. и *Stephanorhinus* sp.; верблюд *Paracamelus gigas* Schlosser, 1903; олень *Arvernoceros verestchagini* David, 1992; бычьи *Leptobos* sp. и *Bison (Eobison)* sp.; винторогие антилопы *Gazellospira torticornis* Aymard, 1854 и *Pontoceros ambiguus* Vereschagin, Alexejeva, David, Baigusheva, 1971; гигантский страус *Struthio dmanisensis* Burchak-Abramovich et Vekua, 1990; тетерев *Tetrao* sp.; ястреб *Accipiter* cf. *gentilis* L., 1758; стрепет *Tetrax* cf. *kalmani* Jánossy, 1972 и мелкий сокол Falconidae gen. indet. Таксономический состав этой фауны соответствует позднему виллафранку Западной Европы и псекупскому (одесскому) фаунистическому комплексу России. Эволюционный уровень ряда видов (*Arvernoceros verestchagini*, *Gazellospira torticornis*) и совместное присутствие *Leptobos* и ранних *Bison (Eobison)* позволяет предполагать, что обсуждаемая фауна существовала в интервале 1.8–1.5 млн лет назад.

Многие таксоны из пещеры Таврида имели широкое распространение в Палеарктике и Средиземноморской подобласти (*Hystrix*, *Pachycrocuta*, *Canis*, *Homotherium*, *Archidiskodon*, *Equus*, *Stephanorhinus*, *Paracamelus*, *Leptobos*, *Bison*, *Gazellospira*). Экологический состав ассоциации отражает существование в Крыму разнообразных биотопов (от лесных до степных) и широкое распространение лесостепных (саванноподобных) ландшафтов. Присутствие в пещере *Hypolagus brachygnathus*, *Homotherium crenatidens*, *Archidiskodon meridionalis*, *Equus stenonis*, *Bison (Eobison)* sp., *Pontoceros ambiguus*, гигантского страуса и других общих с Дманиси таксонов свидетельствует о близком возрасте этих фаун.

Работа частично выполнена за счет средств Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов».

NEW LOCALITY OF THE EARLY PLEISTOCENE VERTEBRATES IN THE CAVE TAVRIDA (CRIMEA)

Lopatin A. A.¹, Lavrov A. V.¹, Vislobokova I. A.¹, Zelenkov N. V.¹,
Gimranov D. O.^{2,3}, Startsev D. B.⁴, Tarasenko K. K.¹, Titov V. V.⁵

¹ *Borisyak Paleontological Institute RAS, Moscow, Russia*

² *Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Yekaterinburg, Russia*

³ *Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia*

⁴ *Crimean Federal University named after V. I. Vernadsky, Simpheropol, Russia*

⁵ *Southern Scientific Center of RAS, Rostov-on-Don, Russia*

e-mail: djulfa250@rambler.ru

We describe the species composition of the mammals and birds found in the deposits of the Cave Tavrida (Crimea). The time of the existence of the fauna is determined in the range 1.8–1.5 million years ago based on the analysis of the evolutionary level of *Arvernoceros verestchagini* and *Gazellospira torticornis* and the joint presence of *Leptobos* and early *Bison* (Eobison).

Key words: *fauna, birds, mammals, early Pleistocene, Crimea.*

РЕКОНСТРУКЦИЯ ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ В СРЕДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ ПО ПРОДУКТАМ ОРГАНО-МИНЕРАЛЬНЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ ПАЛЕОПОЧВ И ОТЛОЖЕНИЙ

Некрасова О. А.¹, Учаев А. П.¹, Дергачева М. И.², Бажина Н. Л.²

¹*Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия*

²*Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, г. Новосибирск, Россия*

e-mail: o_nekr@mail.ru

Для прогнозных оценок изменения природной среды, находящейся в условиях усиливающегося антропогенного воздействия, важно вычленять естественную составляющую этого процесса, для чего необходимы знания ретроспективных трендов изменения палеоэкологических условий разных временных интервалов палеогеографической истории Земли.

Почвы, обладающие свойствами сенсорности и рефлекторности (Соколов, Таргульян, 1976), фиксируют во внешних признаках и внутренних свойствах сведения об условиях своего формирования, поэтому древние почвы широко используются для реконструкции палеоэкологических условий прошлого. Однако изучение плейстоценовых палеопочв методами палеопедологии имеет свою специфику, поскольку полнопрофильные почвы такого возраста встречаются крайне редко, и диагностическую ценность представляет все меньшее число сохраняющихся во времени физико-химических и других признаков палеопочв.

В настоящей работе был использован метод диагностики палеоэкологических условий, основанный на изучении продуктов органо-минеральных взаимодействий (гумусовых веществ), который не требует наличия полного профиля,

включающего все сопряженные горизонты или хотя бы часть из них. Наиболее специфичным компонентом из этих продуктов, формирующим память почв, являются гуминовые кислоты, которые в процессе своего образования практически не мигрируют и составляют аккумулятивный компонент гумусовых веществ (Дергачева, 2008).

Плейстоценовые палеопочвы, вскрытые серией зачисток, изучали в бортах Миасского глиняного карьера (Челябинская область, Южный Урал) протяженностью свыше 1000 м, дающих возможность проследить их простираение. В отложениях карьера была произведена серия зачисток, которая вскрыла обнаруженные ранее В. В. Стефановским (2006) сарыкульские палеопочвы, в подошве которых проходит граница Брюнес-Матуяма, перекрывающие их осадки тыньинского стратиграфического горизонта и венчающие последние отложения гумусовые горизонты батуринских палеопочв. В одной из зачисток нижняя сарыкульская палеопочва представлена полным профилем, в других — разной совокупностью горизонтов ([A] и [B] или ([A]+[AB] и [B(BC)]). Перекрывающие их слоистые отложения тыньинского горизонта, а также гумусовый горизонт батуринских почв вскрыты в одной зачистке мощностью более 3 м.

Прежде всего определяли долю гуминовых кислот (ГК) и их соотношение с другими компонентами в составе гумусовых веществ. Гуминовые кислоты из палеопочв и педогенно переработанных отложений выделяли традиционным методом (Орлов, Гришина, 1981). Жесткая очистка от зольных элементов $6N\ HCl$ (или смесью NF и HCl) не проводилась. Определяли элементный состав и спектральные характеристики. Все использованные показатели спектральных свойств ГК тесно связаны с параметрами их элементного состава ($R = 0.85-0.98$).

Анализ полученных материалов показал, что сарыкульские палеопочвы отличаются высокой долей ГК в гумусовых горизонтах (в нижней — около 50%, в верхней — 40%) и снижением их количества с глубиной, тогда как тыньинские отложения характеризуются более низким их содержанием и постепенным уменьшением от нижней (перекрывающей сарыкульские отложения) части толщи (около 25%) к верхней (до 13%), маркируя изменение условий гумусообразования в сторону похолодания.

Величина соотношения гуминовых кислот и фульвокислот ($C_{ГК}:C_{ФК}$) в горизонте [A] нижней из сарыкульских палеопочв в среднем по разным зачисткам составляет 1.80, верхней — около 1.50; в обоих случаях она лежит в области показателей, маркирующих лесостепные условия. В тыньинском горизонте этот показатель гумусовой составляющей постепенно снижается от подошвы (0.77) к кровле (0.30), отражая уменьшение теплообеспеченности совместно с ростом увлажненности.

Величина $N:C$ гуминовых кислот в целом соответствует проведенной выше диагностике и в обеих сарыкульских палеопочвах лежит в пределах, характерных для почв лесостепи (0.86–0.97). Для уточнения диагностики палеоэкологических условий формирования среднеплейстоценовых палеопочв и педогенно перерабо-

таных отложений Южного Урала по соотношению структурообразующих элементов сравнивали их среднестатистические значения в ГК горизонтов [А] палеопочв и А1 современных почв разных условий формирования. Обнаружено, что функционирование нижней сарыкульской палеопочвы могло протекать в аналогичных современным экологических условиях, соответствующих подзоне южной лесостепи, верхней палеопочвы — соответствующих северным ее районам, тогда как тыншинские педогенно переработанные отложения — в близких современным тундровым.

Таким образом, полученные характеристики элементного состава и спектральных свойств одного из основных компонентов органо-минеральных взаимодействий в палеопочвах — гуминовых кислот, их долевого участия в составе гумусовых веществ позволили провести диагностику отложений среднего плейстоцена как теплых периодов, фиксируемых по внешне выраженному присутствию палеопочв или их горизонтов, так и отложений холодных стадий, педогенное преобразование которых не фиксируется морфологически. Осуществленная диагностика позволила реконструировать палеоэкологические условия в начале среднего плейстоцена на Южном Урале за период 800–600 тыс. лет назад.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 18–04–00714).

RECONSTRUCTION OF THE PALEOECOLOGICAL CONDITIONS IN THE SOUTHERN URALS IN THE MIDDLE PLEISTOCENE BASED ON THE PRODUCTS OF THE ORGANIC AND MINERAL INTERACTIONS OF PALEOSOILS AND DEPOSITS

Nekrasova O. A.¹, Uchaev A. P.¹, Dergacheva M. I.², Bazhina N. L.²

¹*Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia*

²*Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS, Novosibirsk, Russia*

e-mail: o_nekr@mail.ru

The paleoecological conditions in the Southern Urals at the beginning of the Middle Pleistocene (800–600 thousand years ago) were reconstructed based on the analysis of the share of humic acids in the composition of humic substances in the Sarykul paleosoils. We found out that the functioning of the lower paleosoil stratum could take place in conditions similar to those of the southern forest steppe subzone, the upper stratum — the northern forest steppe zone, and the Tynyin deposits — close to the modern tundra.

Key words: *Sarakul paleosoil, Middle Pleistocene, humic acids, paleoecological conditions, Southern Urals.*

ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ГОЛОЦЕНЕ НА УРАЛЕ

Панова Н. К., Антипина Т. Г.

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: natapanova@mail.ru

Представлены результаты многолетних исследований истории формирования и развития лесной растительности на Урале на фоне глобальных природно-климатических изменений в голоцене, начиная с конца позднеледниковья, с использованием методов спорово-пыльцевого анализа и радиоуглеродного датирования озерно-болотных отложений.

Изучено около полусотни разрезов в различных районах Урала и Зауралья (Панова, 1981, 1982, 1987, 1996, 2000; Панова и др., 2001, 2003, 2008, 2010; Антипина и др., 2013, 2014; Антипина, Панова, 2016; Panova et al., 2010; Panova, Antipina, 2016; и др.). На основе сравнительного анализа и корреляции полученных спорово-пыльцевых диаграмм реконструированы структурные изменения региональной растительности и природной среды в различные хронологические периоды голоцена. Показана пространственно-временная динамика распространения основных лесообразующих древесных растений таежной зоны в голоцене от Южно-Полярного Урала и Южного Ямала.

В условиях холодного и сухого климата позднеледниковья на всей территории Урала преобладала безлесная травяно-кустарниковая растительность из полыней, маревых, злаков, осок, другого разнотравья, а также ив, ольховника, кустарниковых березок. Наличие целого комплекса пыльцы древесных растений уже в раннеголоценовых отложениях горных торфяников Южного и Среднего Урала позволило сделать вывод о существовании на Урале по меньшей мере двух позднеплейстоценовых предгорных рефугиумов древесной флоры, в том числе мезофильной темнохвойной и термофильной неморальной (Панова, 1982; Панова и др., 2001). В горах и западных предгорьях Южного и Среднего Урала в позднем плейстоцене в островных местообитаниях сохранялись *Pinus sylvestris*, *P. sibirica*, *Larix*, *Picea*, *Abies*, *Betula*, *Ulmus*, *Tilia*, *Quercus*, *Corylus*, *Carpinus*. Лиственница и ель сибирская могли переживать неблагоприятные периоды позднеледниковья, очевидно, и в более северных горных районах, т. к. уже в раннем голоцене они образовали лесотундровые сообщества на Приполярном Урале.

С потеплением в голоцене началось распространение древесной растительности на восток и север вдоль Уральского хребта. В начале раннего голоцена, 10–11 тыс. календарных лет назад (тыс. к.л.н.), климатические условия были еще умеренно холодными. На Южном и Среднем Урале растительность представляла собой елово-лиственничные редколесья с березой и редкой сосной, на Приполяр-

ном Урале — лиственнично-еловую лесотундру с преобладанием кустарниковых березок, на Полярном Урале — кустарниковую тундру.

С дальнейшим потеплением в бореальном периоде (9–10 тыс. к.л.н.) на Южном и Среднем Урале распространились сосново-березовые леса, в горной части — с елью. На Северном Урале произрастали редкостойные елово-сосново-березовые леса, на Приполярном — разреженные лиственнично-еловые леса с березой. На Полярном Урале началось облесение тундры лиственницей и березой, сформировались соответствующие лесотундровые сообщества. В начале атлантического периода (8–9 тыс. к.л.н.) в условиях умеренно сухого и теплого климата началось широкое распространение сосны и развитие широколиственной древесной флоры.

Наиболее благоприятные гидротермические условия для произрастания мезофильной древесной растительности сложились в среднем голоцене (8.2–4.2 тыс. к.л.н.). В это время в лесах Среднего и Северного Урала доминировала ель, распространилась пихта, наибольшее участие принимали широколиственные виды древесных растений, которые доходили до Северного Урала, а на Южном и Среднем Урале образовали смешанные широколиственно-хвойные леса. Сосна, кедр сибирский и пихта дошли до Приполярного Урала, где в современной подзоне северной тайги сформировались средне- и южно-таежные леса. На Полярном Урале началась экспансия ели; она распространилась и на Южный Ямал, сформировав в зонах современной лесотундры и кустарниковой тундры таежные леса.

Со второй половины суббореального периода (4.2 тыс. к.л.н.) началось направленное похолодание, уменьшение участия ели, поэтапное выпадение неморального компонента из состава лесов и формирование современных таежных лесов с доминированием сосны на восточном макросклоне и в Зауралье. В горных районах на протяжении всего голоцена эдификатором лесных сообществ была ель.

Необходимо отметить, что на фоне направленного потепления в первой половине голоцена и похолодания в позднем голоцене происходили неоднократные менее масштабные природные флюктуации, отраженные в стратиграфии разрезов и изменении спорово-пыльцевых спектров, рассмотреть которые пока не представляется возможным.

Проведенные исследования показали, что в динамике растительности на всем изученном пространстве Урала прослеживаются общие тенденции, обусловленные глобальными изменениями климата в голоцене, которые были ведущим фактором многовековых растительных сукцессий. Территориальные различия в составе сообществ были обусловлены географическим положением и спецификой горной территории. На современном этапе значительное влияние на развитие растительности оказывает антропогенный фактор. Это наглядно прослеживается по пыльцевым диаграммам торфяников Висимского заповедника и его окружения. На урбанизированной территории Среднего Урала в верхних образцах отложений резко увеличивается количество пыльцы березы и уменьшается участие темнохвойных видов и кедра сибирского, тогда как на заповедной территории в тех же условиях наблюдается тенденция к увеличению роли ели и пихты.

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН, при частичной финансовой поддержке РФФИ (проекты № 12–06–00100, 13–06–00363); Программы Президиума РАН (проект № 12-П-4–1060) и Комплексной программы УрО РАН (проект № 15–12–4–13).

PALEOECOLOGY AND VEGETATION DYNAMICS IN THE URALS DURING HOLOCENE

Panova N. K., Antipina T. G.

Institute: Botanic Garden UB RAS, Ekaterinburg, Russia

e-mail: natapanova@mail.ru

We have summarized the data on the history of formation and development of forest vegetation in the Urals during the global natural and climatic changes in the Holocene. The space-and-time dynamics of the distribution of the main forest-forming woody plants of the taiga zone from the Southern Urals to the Polar Urals and Southern Yamal is shown.

Key words: *woody vegetation, Holocene, Urals.*

РЕКОНСТРУКЦИЯ ТРАНСФОРМАЦИЙ В ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ НА ОСНОВЕ ГРАФИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ПРОПОРЦИЙ В ДИАТОМОВЫХ КОМПЛЕКСАХ И ФИТОПЛАНКТОННЫХ АССОЦИАЦИЯХ

Разумовский Л. В., Разумовский В. Л.

Институт водных проблем РАН, г. Москва, Россия

e-mail: lazy-lion@mail.ru

Первоначально метод графического анализа (МГА) был разработан при изучении диатомовых водорослей из современных озерных осадков (Разумовский, Моисеенко, 2009; Разумовский, 2012). МГА состоит в следующем: при построении графиков по оси абсцисс откладывается число идентифицированных таксонов видового и более низкого рангов (далее в тексте — таксонов), а по оси ординат — их относительная численность. Таксоны ранжируются по показателю относительной численности в сторону его уменьшения. При использовании разработанной методики анализа озера были разделены по двум категориям размерности: площадью водного зеркала менее 1 км² (малые) и площадью водного зеркала от 1 до 4 км² (средние).

Анализ полученных графиков (гистограмм) проводится в линейной и логарифмической системах координат. В линейной системе были выделены два типа графиков естественной, ненарушенной структуры таксономических пропорций в диатомовых комплексах. Один из них по своим очертаниям близок к экспоненциальной зависимости и характерен для малых озер («простых» систем). Для озер среднего размера («сложных» систем) форма полученных графиков имеет определенное подобие с логистической зависимостью (Шитиков и др., 2005).

В логарифмической системе координат анализируются не сами графики, а их тренды, представленные результирующими прямыми линиями. Эти линии образуют генерации определенных очертаний. Были выделены три основных сценария пространственно-временной трансформации таксономических пропорций.

Основным результатом многолетних исследований было наглядное подтверждение фазовых переходов экосистем из одного состояния в другое при внешнем воздействии и их достоверное разделение на «простые» и «сложные» по числу видов в структурообразующих группах, которые поддерживают трофо-метаболическую целостность экосистемы (Разумовский, 2012). Сходные закономерности были отмечены для других структурообразующих групп из пресноводных экосистем (бактериопланктон, фитопланктон и др.) (Долгоносов и др., 2006; Разумовский и др., 2018). В частности, МГА был успешно применен при анализе таксономического состава фитопланктона в водохранилищах и реках. Это позволило получить значимую информацию о происходящих в фитопланктонных сообществах изменениях во времени и пространстве (Разумовский, Разумовский, 2018).

Перспективность разработанного метода графического анализа и возможность его междисциплинарного применения была наглядно продемонстрирована при изучении совершенно иных «сложных» систем. Если до этого анализировали «живые» системы, то в описанном ниже случае система была «сложная», но «неживая». При этом все исходные «правила игры», необходимые для графического анализа, были соблюдены: источник воздействия, сама система, правильный выбор параметров трансформации системы в результате воздействия на нее.

Первопричиной исследований стали динамические воздействия работающих гидросооружений Жигулевской ГЭС на акваторию водохранилища, береговую линию, грунты обрамляющих территорий и расположенные там строительные объекты. За характеристику интенсивности динамических нагрузок принимали амплитуду вертикальной скорости вибраций грунтов (V_z , мкм/с), за характеристику режима попусков через водосливную плотину — расходы воды (Q , тыс.м³/с).

Обнаружено, что угол наклона построенных графиков (зависимости вертикальных скоростей колебаний грунтов V_z от холостых расходов воды Q) образует

две генерации. Одна генерация (с меньшим углом наклона) наблюдалась в 1999–2003 гг. однако в 2004–2013 гг. построенные графики приобретают принципиально иной угол наклона, соответствующий увеличению интенсивности колебаний приблизительно в 2.5–3 раза, в результате чего образуется вторая генерация. Этот методологический подход при построении графиков зависимости выделенных параметров позволил сделать однозначный вывод: в 2003 г. в системе произошел фазовый переход, и возврат в исходное положение вряд ли возможен (Разумовский, Шумакова, 2014).

Аналогичные закономерности были выделены на другом типе гидрологических структур: при анализе маловодных фаз на 122 малых реках европейской части России было достоверно продемонстрировано наличие фазового перехода от одного стационарного уровня полноводности к другому (Болгов, Филиппова, 2006). Очевидно, что в данном случае определенный уровень водности поддерживался в каждой из проанализированных рек как признак «целостности» этой системы. Однако в определенный момент совокупность внешних климатических факторов превысила порог устойчивости речной системы и произошел фазовый (пороговый) переход, аналогичный описанным выше.

В любом случае необходимо учитывать, что те или иные принципы графического построения — это только методологические приемы, преследующие одну цель — наибольшую наглядность протекающих процессов трансформации системы.

Работа была выполнена при поддержке РФФИ (проект № 17–05–00673/19).

RECONSTRUCTION OF FRESHWATER ECOSYSTEMS TRANSFORMATIONS BASED ON GRAPHICAL ANALYSIS OF DIATOM COMPLEXES AND PHYTOPLANKTON ASSOCIATIONS TAXONOMIC PROPORTIONS

Razumovskiy L. V., Razumovskiy V. L.

Water Problems Institute RAS, Moscow, Russia

e-mail: lazy-lion@mail.ru

The use of the method of graphical analysis of the taxonomic composition of phytoplankton in reservoirs and rivers allowed us: to obtain information about the time and space-defined changes of phytoplankton communities; to identify the processes of transformation of the aquatic ecosystem; to detect the phase transition from one state to another as a result of the complex impact of external factors.

Key words: *research methodology, freshwater ecosystems, taxonomic composition, phytoplankton.*

СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ СОНЬ (GLIRINAE И LEIITHIINAE): ЧТО ГОВОРИТ ДЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Синица М. В.^{1,2}

¹Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия

²Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: sinitsamax@gmail.com

Glirids (Gliridae) is a diverse family of rodents throughout the Cenozoic of Eurasia and Africa. The nine genera with 29 species occur along the temperate zone of Eurasia from the Japanese Archipelago in the east to the Iberian Peninsula in the west and to southern Africa in the south. Despite this wide range, they represent relics of impressive Paleogene and Neogene radiations, with more than 47 genera and about 190 recognized species. Most of these taxa have been linked to different groups within the family. **Even intrafamilial relationships of extinct forms remain poorly understood, resulting in uncertainties regarding morphological character polarity crucial for evaluating phylogenetic relationships for the clade. Despite several proposed systematics for fossil glirids,** no cladistic analyses aimed to answer these questions have yet been published. **To address this problem we ran a phylogenetic analysis of 58 dental characters coded for 22 Leithiinae and Glirinae taxa, and rooted with basal glirid *Glamys priscus* and the primitive leithiine *Oligodyromys planus*.** Although our analysis failed to retrieve a monophyletic Leithiinae, the present topology agrees with the morphological tree of Wahlert et al. (1993) and the most comprehensive molecular based phylogeny of Montgelard et al. (2003) in that the Glirinae (represented here by *Glirulus*) forms its own monophyletic clade, well separated from leithiines by a suite of unambiguous dental synapomorphies. The recently proposed Gliridae phylogeny of Freudenthal and Martin-Suarez (2013) is less well supported by the present analysis. The main difference is the position of *Dryomys* and *Glirulus*, which Freudenthal and Martin-Suarez regarded as being closely related within the Dryomyinae but which are here found to be rather disparate from each other and firmly nested within Leithiinae and Glirinae respectively. Another discrepancy between these analyses concerns the placement of *Microdyromys*. Freudenthal & Martin-Suarez (2013) regarded the former as a primitive member of Bransatoglirinae Daams and de Bruijn 1995, ancestral to all extant glirid lineages. The present analysis shows that *Microdyromys* is derived relative to the extinct genera *Peridyromys* and *Vasseuromys*. Furthermore, the more basal position of some extant leithiines (*Myomimus* and *Dryomys*) is confirmed by the lack of at least four unambiguous synapomorphies found in *Microdyromys*: low-crowned cheek teeth with shallow to nearly indistinct sinuses in P4, M1–2, and the presence of prototrope in M1–2. The author was supported by Act 211 of the Government of the Russian Federation, contract No. 02.A03.21.0006.

SYSTEMATICS AND PHYLOGENY OF THE GLIRIDS (GLIRINAE AND LEIITHIINAE): WHAT DOES DENTAL MORPHOLOGY SUGGEST?

Sinitsa M. V.^{1,2}

¹*Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia*

²*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

e-mail: sinitsamax@gmail.com

We present the results of the first phylogenetic analysis of the tooth structure variability in the extinct and modern Glirids (the subfamilies Glirinae and Leiithiinae) accomplished using 58 dental characteristics of 22 taxa of the genus and species rank.

Key words: *Glirinae, Leiithiinae, morphology, tooth structure, phylogeny.*

ПОЛИМАСШТАБНЫЙ АНАЛИЗ ДИНАМИКИ НАСЕЛЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Смирнов Н. Г.

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

e-mail: nsmirnov@ipae.uran.ru

Проблема разделения динамических процессов, происходящих в биосфере в разных масштабах, становится особенно актуальной на современном этапе изучения и прогнозирования реакций живых природных систем на климатические сдвиги. Состояние параметров биоты отдельных регионов также сравнивают для разных времен и климатических эпох. Такие сравнения можно считать правомерными только в контексте динамики соответствующих систем при оценке масштабов. Рассмотрение общих аспектов этой проблемы показывает, что за динамическими процессами разных масштабов стоят различные движущие силы. Это убедительно показано в климатологии (Кислов, 2001), но следует считать справедливым и для экосистем. В данной работе предметом исследования являются динамические процессы разной хронологической протяженности — от многолетних (десятки лет) до геологических (десятки тысяч лет). Объект исследования — структура населения мелких млекопитающих. Источником сведений об изучаемых процессах послужили отловы, жертвы из погадок хищных птиц, субфоссильные и ископаемые остатки мелких млекопитающих из раскопок рыхлых отложений в карстовых полостях.

Термин «масштаб» в русском языке имеет много значений. В пределах каждого масштаба используются разные шкалы, обеспечивающие ту или иную ме-

трологическую точность. В пределах временного масштаба используются шкалы геологического, исторического, экологического и биологического времени. Для классификации динамики растительности и ландшафта предложены следующие шкалы (Delcourt, Delcourt, 1988): микромасштаб — от 1 до 500 лет в сочетании с пространством от 1 до 10^6 м²; мезомасштаб (исследования в ландшафтной экологии) — 10^3 лет и 10^8 м²; макромасштаб (четвертичные исследования) — 10^{4-6} лет и 10^{10-12} м²; мегамасштаб (крупные геологические события) — 10^6 лет и более и 10^{12} м² и более. Самые неопределенные, а для многих объектов и вовсе неразработанные, шкалы событийного масштаба. Еще менее разработанной отраслью является понятийный аппарат, методы описания и шкалы для сопряженных масштабов.

В экологических исследованиях интерес к концепции масштаба начал проявляться с середины XX в. В начале XXI в. наблюдается настоящий бум экологических работ с использованием подходов и идей пространственных и временных масштабов (Розенберг и др., 2013). Заметную роль в распространении «моды» на эту тематику сыграл выход книги «Quantitative Ecology: Measurement, Models, and Scaling» (Schneider, 2009). Среди отечественных исследователей, использующих масштабный подход, наиболее продвинутыми можно считать специалистов в области геоэкологии и ландшафтоведения (Пузаченко, 1986, 2004; Хорошев, 2016; и др.). Большая часть работ по многолетней динамике численности животных опирается на временную протяженность процессов. Так, Н. М. Окуловой (2009) выделено 4 типа периодов в многолетней динамике численности млекопитающих: 1) микродинамика (до 10–12 лет), 2) мезодинамика (десятки лет), 3) макродинамика (сотни лет) и 4) мегадинамика (тысячи и более лет). Показано, что для первых типов характерны циклические колебания численности, а для более протяженных периодов можно выделить многолетние тренды. В особую категорию изменчивости состава населения грызунов К. И. Бердюгин (2013) предложил выделить «деканную». Для выяснения природы такой динамики привлекаются разнообразные математические методы (Катаев, 1987; Марченко, 1991; Бернштейн и др., 2000; Окулова и др., 2005; Литвинов и др., 2013; Жигальский, 2016; и др.).

Значительная часть работ по многолетней динамике численности мелких млекопитающих построена на данных по ежегодным отловам массовых и обычных видов на ООПТ. Имеются сводные работы по динамике не только численности, но и ареалов млекопитающих в ряде районов, в которых мелкие млекопитающие занимают важное место (Опарин, 2007 и др.; Истомин, 2009; Литвинов и др., 2013). Длительные ряды наблюдений за состоянием популяций ряда видов на одной территории создают основу изучения динамики населения в многолетнем масштабе. Последний можно исследовать, анализируя два типа данных: ряды наблюдений за численностью видов, накопленные по результатам отловов с учетом сезонных и других флуктуаций; данные, накопленные и усредненные тем или иным способом за ряд лет. Еще одно направление исследований, имеющее прямое отношение к данной работе, рассматривает динамику экосистемного покрова с опорой на представление о его потенциальном состоянии.

Теоретические основы динамики животного населения существенно отстают от концепций динамики растительности. В рамках последней развивается теория потенциальной растительности (Westhoff, Maarel, 1973; и др.) и ее продолжение в виде теории потенциального экосистемного покрова (Смирнова, Торопова, 2016). Теория динамики состава и структуры сообществ мелких млекопитающих в пределах геологических времен развита относительно слабо. В этой сфере исследований главным образом идет накопление фактических материалов по отдельным временным этапам. Наибольшее продвижение заметно в пределах позднего плейстоцена и голоцена Европы (Маркова и др., 2008), Северной Америки (см. работы Semken H. A., Martin R. A., Barnosky A. D., FAUNMAP, 1994; и др.) и отдельных районов Азии (см. работы А. К. Агаджаняна, М. А. Ербаевой, Ф. И. Хезыхеновой и др.). Уральский регион занимает в этом ряду достойное место.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, а также при частичной финансовой поддержке Комплексной программы УрО РАН (проект № 18-4-4-3) и РФФИ (проект №19-04-00507).

MULTISCALE ANALYSIS OF THE DYNAMICS OF THE SMALL MAMMAL POPULATION

Smirnov N. G.

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

e-mail: nsmirnov@ipae.uran.ru

We analyze the existing approaches to the description of the spatial and temporal scopes of the dynamics of the small mammal population of different chronological length.

Key words: *population dynamics, spatial and temporal scope, small mammals.*

ПЛЕЙСТОЦЕН-ГОЛОЦЕНОВЫЕ ПОЛЕВКИ (RODENTIA, ARVICOLINAE) РОДА *CLETHRIONOMYS* ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА (НА ПРИМЕРЕ ПЕЩЕРЫ ТЕТЮХИНСКАЯ)

Усольцева А. О.^{1,2}

¹ *Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия*

² *Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия*

e-mail: usoltseva_ao@ipae.uran.ru

Основным источником информации по истории формирования биоты Дальнего Востока, являются рыхлые отложения пещер. Тетюхинская пещера расположена на среднем Сихотэ-Алине (44°35'N, 135°36'E). В материале, полученном в

результате палеонтологических раскопок в 2015 году, был найден комплекс костных остатков позднего плейстоцена и голоцена (Косинцев и др., 2016). Наряду с крупными имеются остатки мелких млекопитающих, среди которых многочисленны остатки лесных полевок. Основными источниками накопления остатков мелких млекопитающих в Тетюхинской пещере, по мнению автора раскопок д.б.н. М. П. Тиунова (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН), являлись погадки обыкновенного филина, жизнедеятельность мелких куньих и барсуков. Роющая деятельность барсуков привела к переотложению (перемешиванию) костных остатков разного возраста. Из-за чего стратиграфия отложений нарушилась.

Определение видовой принадлежности ископаемых остатков осуществлялось по размерно-морфотипическим характеристикам моляров с учетом их онтогенетической стадии (Бородин, 2009; Фоминых, 2011). Всего исследовано 700 первых нижних моляров *C. rufocanus* и 20 первых нижних моляров *Cl. rutilus*. Среди моляров, которые было сложно идентифицировать найдены уклоняющиеся морфотипы в пределах описанных видов — ex. gr *C. rufocanus* и ex. gr *Cl. rutilus* и древние формы — поздний *Mimomys* sp.

Прокрашенность костей (зубов) зависит от условий захоронения и времени пребывания в толще (Струкова и др., 2006). Зубы из пещеры Тетюхинская, имеют разную окраску по всей толще отложений: от очень светлых до практически черных. На основании анализа соотношения разных групп покрашенности моляров полевок в зависимости от глубины, стало понятно, что выделение естественных или использование условных горизонтов по 10 см в данном случае невозможно. Во всех группах покрашенности существенно преобладают моляры *C. rufocanus*, по сравнению с *Cl. rutilus*, что может свидетельствовать о довольно устойчивом соотношении биотопов этих видов на протяжении плейстоцен-голоцена. Соотношение возрастных (онтогенетических) стадий в разных группах покрашенности, показало, что каждой цветовой группе характерно одинаковое распределение онтогенетических стадий: большинство приходится на 4 и 5 стадии (входящие углы в альвеолярные части моляров не замкнуты или уже имеется альвеолярная полость с бугорками) и на 8 стадию (ясно выраженные корни, занимающие $\frac{1}{2}$ длины зуба). Полученные нами данные могут свидетельствовать о наличии стабильных факторов накопления данных остатков.

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

PLEISTOCENE-HOLOCENE VOLES (RODENTIA, ARVICOLINAE)
OF THE GENUS *CLETHRIONOMYS* OF THE FAR EAST
(ON THE EXAMPLE OF THE TETYUKHINSKAYA CAVE)

Usoltseva A. O.^{1,2}

¹*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

²*Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia*

e-mail: *usoltseva_ao@ipae.uran.ru*

The molars of forest voles from the Pleistocene-Holocene sediments of the Tetyukhinskaya cave (Sikhote-Alin) were studied. At all depths and in all groups of dyedness, the ratio of age classes and the prevalence of the red-gray vole over the red are preserved.

Key words: *taphonomy, forest voles, molars.*

С. С. ШВАРЦ И ДЕНДРОХРОНОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НА ЯМАЛЕ

Шиятов С. Г., Хантемиров Р. М.

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

e-mail: *stepan@ipae.uran.ru*

Голоценовые отложения на юге полуострова Ямал содержат большое количество полуископаемой древесины. Впервые об остатках деревьев в современной тундровой зоне Ямала упоминается в работе Б. М. Житкова (1913). Позднее полуископаемая (т.е. еще не окаменевшая) древесина была обнаружена в других тундровых районах Западной Сибири (Сукачев, 1922; Городков, 1928; Андреев и др., 1935; Тихомиров, 1941; Кац, Кац, 1946; Сакс, 1953). Эти находки свидетельствуют о том, что в послеледниковое время на севере Западной Сибири был период, когда древесная растительность произрастала намного севернее, чем в настоящее время. Идея использовать годовичные кольца давно погибших деревьев на Ямале для создания хронологии длительностью в несколько тысячелетий появилась 55 лет назад, в 1964 г. ее выдвинул С. Г. Шиятов.

Но историю построения ямальской сверхдлительной древесно-кольцевой хронологии можно, пожалуй, отсчитывать с 1963 г. И непосредственное участие в этом принимал С. С. Шварц. В тот год Станислав Семенович и Л. Н. Добринский совершили экспедиционную поездку по р. Хадыга-яха в южной части полуострова Ямал. Верховья этой реки находятся в зоне тундры, одиночные деревья и редколесья, а затем и сомкнутые елово-лиственничные леса начинают встречаться ниже по реке, которая течет с севера на юг. Во время этой поездки в устье одного из притоков Хадыты — Ямтин-яхи — были обнаружены толстые бревна лиственницы. С. С. Шварца это удивило, поскольку, по его мнению, такие деревья поблизости не росли и их невозможно было привезти сюда на оленьих нартах. Он обратился к С. Г. Шиятову, единственному в то время дендрохронологу в институ-

те, с просьбой выяснить, каким путем и когда эти бревна были доставлены сюда, предполагая, что найденные им стволы являются остатками древних деревьев.

В июле 1964 г. С. Г. Шиятов и М. П. Стрельцов, сотрудники лаборатории П. Л. Горчаковского, совершили на моторной лодке поездку по р. Хадыта-яха. Они поднялись до устья Ямтин-яхи и действительно обнаружили там большое количество бревен лиственницы толщиной до 50–60 см и длиной до 5–6 м, которые находилась в воде и иле. На некоторых бревнах имелись пазы и железные скобы, на основе чего был сделан вывод о том, что они были скреплены в плот, но по каким-то причинам он застрял и развалился. Рубка деревьев производилась поперечными пилами и, судя по хорошей сохранности древесины, относительно недавно. Источниками этой древесины могли быть лиственницы, произрастающие здесь одиночно и небольшими рощицами среди густых зарослей ольховника и ивняка, доказательством чего стали обнаруженные пни толстых деревьев лиственницы. С этих бревен было взято около 15 спилов для дендрохронологического анализа.

Далее С. Г. Шиятов и М. П. Стрельцов поднялись значительно выше по реке, но до самых северных островков леса дойти не удалось из-за сильного спада уровня воды. Во время этой поездки было обнаружено, что выше по течению в береговых обрывах, а также на перекатах и пляжах встречается большое количество крупных остатков стволов и корней, имеющих различную степень сохранности древесины. По мере продвижения вверх по реке количество такой древесины увеличивалось. С этой древесины взято около 20 спилов с целью провести ее датировку при помощи дендрохронологических методов. Были также взяты спилы с живых деревьев.

После обработки спилов были построены четыре хронологии по ныне живущим лиственницам и елям длительностью 250–450 лет. Эти хронологии позволили довольно легко произвести абсолютную датировку времени рубки деревьев, из стволов которых был сооружен плот. Оказалось, что деревья, обнаруженные С. С. Шварцем и Л. Н. Добринским, были срублены 16 лет назад, зимой 1948–1949 гг. По свидетельству местных жителей, во время войны и после нее в пойме р. Хадыта-яхи производилась регулярная заготовка древесины для хозяйственных нужд рыболовецких поселков, расположенных в устье р. Оби (Ямбура и др.). С. С. Шварц был разочарован таким результатом. Тем не менее инициированная им дендрохронологическая экспедиция, во-первых, показала перспективность использования древесно-кольцевых методов датирования для этого района и, во-вторых, позволила действительно обнаружить в аллювиальных отложениях Южного Ямала большое количество полуископаемой древесины, которая могла быть использована для продления древесно-кольцевых хронологий в глубь веков. О том, что эта древесина древняя, косвенно свидетельствовал тот факт, что ни один из спилов, взятых с полуископаемых остатков деревьев, не был датирован при помощи полученной 450-летней абсолютной хронологии по лиственнице.

В силу разных обстоятельств вернуться к сбору полуископаемой древесины на Южном Ямале удалось лишь через 17 лет, в 1982 г. В этот и последующие годы в сборе образцов, их обработке, измерениях и анализе результатов участвовали почти все сотрудники лаборатории дендрохронологии института, а также коллеги из других лабораторий. Основным результатом работы дендрохронологов на полуострове Ямале является построение самой длительной для России, Азии и Субарктики абсолютной и непрерывной 7666-летней древесно-кольцевой хронологии. О том, как на основе этой хронологии была воссоздана история изменений год от года температуры лета и экстремальных падений температуры воздуха в летние сезоны, как смещалась полярная граница леса и менялся видовой состав древостоев, как повлияли на природу Ямала мощные извержения вулканов на других материках, когда происходили самые мощные в истории человечества солнечные вспышки, каков возраст знаменитых салехардских мумий, а также о других результатах применения ямальской хронологии и перспективах ее продления будет рассказано в докладе.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, а также при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект №18-05-00575).

STANISLAV S. SHVARTS AND DENDROCHRONOLOGICAL RESEARCH ON THE YAMAL PENINSULA

Shiyatov S. G., Hantemirov R. M.

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

e-mail: stepan@ipae.uran.ru

The history of the dendrochronological ecological studies on the Yamal Peninsula is described.

Key words: *semifossil wood, tree-ring chronology, Yamal.*

Секция 6

**РАДИАЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ
И ЭКОТОКСИКОЛОГИЯ**

Section 6

**RADIATION ECOLOGY
AND ECOTOXICOLOGY**

**ПРИМЕНЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОЙ ТЕСТ-СИСТЕМЫ
ТРАДЕСКАНЦИИ ДЛЯ ОЦЕНКИ МУТАГЕННОЙ
И ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ВОДНЫХ ПРОБ
ОЗ. СЕВАН (АРМЕНИЯ)**

Авалян Р. Э., Агаджанян Э. А., Атоянц А. Л., Арутюнян Р. М.

Ереванский государственный университет, г. Ереван, Армения

e-mail: re_avalyan@mail.ru

Наиболее актуальная проблема современной экологии — изучение последствий техногенного загрязнения природной среды различного рода поллютантами. В настоящее время важнейшим элементом экологической безопасности природных водных ресурсов является организация систематического мониторинга их экологического состояния. Среди растительных тест-систем, применяемых в генетическом мониторинге, особо выделяется высокочувствительный тест-объект Традесканция (клон 02), позволяющий оценивать индукцию мутаций даже при воздействии низких концентраций ксенобиотиков (Ma et al., 1999; Ishikawa, 1996; Misik et al., 2011).

Озеро Севан является одним из крупнейших высокогорных озер мира и представляет собой уникальный пресноводный водоем, играющий большую роль в народном хозяйстве Армении. Загрязнение впадающих в Севан рек промышленными и сельскохозяйственными отходами и бытовым мусором приводит к нарушению гидроэкосистемы оз. Севан и его прибрежных зон. Сегодня проблема восстановления экосистемы оз. Севан, а также рационального использования и охраны водных ресурсов его бассейна остается особенно актуальной для Армении (Оганесян, 1994; Матишов и др., 2016).

В целях определения мутагенной активности 7 водных образцов прибрежных зон бассейна оз. Севан (территория Большого Севана): Артаниш, Карцахпюр, Норадуз, Масрик, Цапатах, Личк и Мартуни, нами проводились цитогенетические исследования изменений в клетках модельного тест-объекта клона 02 традесканции. Для изучения уровня цитогенетических нарушений определяли частоту соматических мутаций в клетках волосков тычиночных нитей (тест Трад-ВТН) и частоту появления микроядер в тетрадах микроспор (тест Трад-МЯ), а также ана-телофазный метод учета хромосомных изменений в меристематических клетках корешков клона 02 традесканции.

При проведении биотеста Трад-ВТН в качестве индикаторных тест-критериев учитываются изменения окраски с голубой на розовую клеток-волосков тычиночных нитей (рецессивные мутационные события — РМС) и появление бесцветных клеток (неопределенные мутационные события — БМС). При тестировании, кроме соматических мутаций (РМС и БМС), также фиксируются мор-

фологические изменения волосков — карликовые (невыжившие — НВ) и разветвленные волоски (РВ).

Применение микроядерного теста (Трад-МЯ) позволяет фиксировать появление хромосомных aberrаций, которые регистрируются в виде микроядер (МЯ) на стадии тетрад микроспор при нарушениях процесса микроспорогенеза. При тестировании с применением данного теста фиксируются два тест-критерия: частота образования микроядер и процент тетрад с микроядрами. Оба данных биотеста входят в Международную программу по растительным тестам (IPPB) под эгидой ООН (ЮНЕП) по окружающей среде (Ма, 1999).

При проведении цитогенетического анализа структурных изменений хромосом наряду с метафазным используют ана-телофазный метод анализа хромосомных изменений на стадии первых митозов в меристематических клетках корешков растений, в нашем случае — традесканции.

Для проведения цитогенетического анализа корешки черенков растений традесканции обрабатывали изучаемыми водными пробами в течение 24 ч. при комнатной температуре. Готовили временные ацетокарминовые препараты по общепринятой методике (Паушева, 1970). В качестве условно фонового образца (контроля) в процессе тестирования использовали водопроводную воду. Все полученные результаты обрабатывали статистически с применением компьютерной программы *Statgraphics Centurion 16.2*.

При проведении основных биотестов (Трад-ВТН и Трад-МЯ) было показано достоверное повышение по сравнению с контролем частоты РМС, а также микроядер и тетрад с микроядрами в микроспорах растений во всех изученных вариантах с наибольшим уровнем генетических эффектов в водных образцах Карчахпюр, Личк, Цапатах и Мартуни. Наименьшая частота проявления изученных параметров по обоим тестам проявилась в варианте Масрик. Также выявлена достоверная положительная корреляция между частотой РМС и концентрацией Co и между частотой тетрад с МЯ и концентрацией Ni в изученных водных образцах.

Согласно результатам анализа, во всех изученных вариантах в клетках корешков традесканции наблюдалось появление как одиночных фрагментов, так и отстающих хромосом. Частота одиночных фрагментов превышала уровень контроля в 2.5–12 раз в зависимости от водного образца. Наибольший уровень нарушений наблюдался в вариантах Личк и Цапатах. Наименьший — в варианте Масрик. Следует отметить, что образец из Мартуни также отличался повышенным уровнем нарушений как по одиночным фрагментам, так и по отстающим хромосомам, что может свидетельствовать о нахождении в данном образце компонентов, вызывающих структурные повреждения хромосом на стадии митоза. Полученные результаты цитогенетического анализа по уровню наблюдаемых нарушений согласуются с данными по частоте появления невыживших волосков (НВ) теста Трад-ВТН, а также по частоте появления МЯ в тетрадах микроспор и тетрад с МЯ биотеста Трад-МЯ. По всем изученным параметрам используемых биотестов традесканции высоким уровнем нарушений отличался водный обра-

зец Личк, в то время как низкий уровень изученных показателей по сравнению с контролем наблюдался в варианте Масрик.

Таким образом, комплексное исследование уровня мутагенности водных проб бассейна оз. Севан и его прибрежных зон с использованием трех маркерных тест систем клона 02 традесканции подтверждает эффективность использования данного модельного тест-объекта в целях биоиндикации загрязнения пресноводных гидроэкосистем (оз. Севан).

APPLICATION OF THE TRADESCANTIA PLANT TEST SYSTEM FOR ESTIMATION OF THE MUTAGENIC AND CYTOGENETIC ACTIVITY OF THE LAKE SEVAN (ARMENIA) WATER SAMPLES

Avalyan R. E., Aghajanyan E. F., Atoyants A. L., Aroutiounian R. M.

Yerevan State University, Yerevan, Armenia

e-mail: re_avalyan@mail.ru

With application of three marker test-systems of Tradescantia clone 02 it was drawn the complex investigation of mutagenicity in water samples out of the lake Sevan basin and its shore zones. In accordance with obtained results the effectiveness of the given model test-object application is confirmed for the purpose of pollution bioindication of freshwater hydro-ecosystems.

Key words: *bioindication, ecological monitoring, hydro-ecosystems, chromosome mutations.*

АДАПТИВНЫЕ И ПОВРЕЖДАЮЩИЕ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ У МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ ПРИ ДЛИТЕЛЬНОМ ОБИТАНИИ В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННО ПОВЫШЕННОГО РАДИАЦИОННОГО ФОНА

Башлыкова Л. А., Раскоша О. В., Ермакова О. В.

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, г. Сыктывкар, Россия

e-mail: labashlykova@ib.komisc.ru

Исследовали цитогенетические эффекты в клетках костного мозга как показатели интенсивности мутационного процесса в хронически облучаемых популяциях мышевидных грызунов. Северный радиозоологический стационар (Республика Коми) возник в 30-е годы XX в. в результате добычи в течение 25 лет солей

радия из пластовых вод, что обусловило повышенный уровень естественной радиоактивности (радиевый участок). На этом участке мощность γ -излучения была выше фона в 10–300 раз (0.5–12.5 мкГр/ч). Урано-радиевый участок образовался на месте отвалов урано-радиевого производства, которое существовало с 1946 по 1956 г. (Кичигин, Таскаев, 2004). На данном участке содержание радия в почве превышает контрольные значения в 461–682 раза, а урана — в 4–28 раз, мощность γ -излучения колеблется от 2 до 60 мкГр/ч (Евсеева и др., 2012).

Объектом нашего исследования были полевки-экономки (*Alexandromys* = (*Microtus*) *oeconomus*), длительное время обитающие в условиях повышенного радиационного фона. Отлов полевок осуществляли на участках с нормальным (контрольный) и повышенным фоном ионизирующего излучения (радиевый и урано-радиевый участки). Результаты цитогенетического анализа, проведенного в 1972 г., выявили высокую радиочувствительность клеток костного мозга полевок-экономок, обитающих на радиевом участке, — частота всех видов хромосомных aberrаций увеличена в 7–12 раз (Саляев, 1974). Через 11 лет, в 1983 г., был проведен анализ метафаз клеток костного мозга полевок-экономок, обитавших на контрольном, радиевом и урано-радиевом участках (Башлыкова, 2000).

Результаты хромосомного анализа свидетельствуют о том, что количество структурных aberrаций хромосом у полевок, обитавших на радиоактивных участках, в 3–3.5 раза выше, чем в контроле. При сравнении данных 1972 и 1983 гг. отмечено снижение частоты структурных хромосомных aberrаций в 3.3 раза, несмотря на то, что мощность γ -фона осталась на прежнем уровне. Это свидетельствует о повышении устойчивости животных к хроническому воздействию ионизирующего излучения. Более 70% от всех структурных aberrаций составляют хромосомные, также обнаружены хромосомные несимметричные транслокации типа дицентриков и колец, которые являются маркерами радиационного поражения хромосом. Уровень хроматидных aberrаций у животных с радиоактивных участков значительно выше, чем в контроле (0.7%–0.63% и 0.2% соответственно, $p < 0.05$). Кроме структурных aberrаций, отмечены геномные нарушения в виде изменения количества хромосом в кариотипе на одну хромосому (анеуплоидия) — частота гипердиплоидных клеток ($2n+1$) в 7–9 раз выше, чем в контроле. В группе полевок-экономок урано-радиевого участка обнаружены зверьки с мутантным кариотипом. В результате мутации произошло разделение одной метацентрической хромосомы (из пары m11) на два телоцентрика, и количество хромосом увеличилось до 31. Такой тип транслокаций относят к Робертсоновским перестройкам (Орлов, Булатова, 1983). Подобные мутации обнаружены только у изолятов полевок-экономки в горных районах Скандинавии на границе ареала, где вид характеризуется генетической нестабильностью (Fredga et al., 1980).

В целях выяснения характера динамики мутационного процесса в изучаемых популяциях был использован микроядерный тест (Hedlle, 1973). Обследование животных в течение 4 лет показало, что динамика мутационного процесса в популяции с контрольного участка сходна ($p(F) = 0.42$) с таковой у полевок, обитающих на территории с повышенным радиационным фоном. В обоих случаях постепен-

ное снижение к 2007 г. уровня мутагенеза сменяется последующим достоверным ($p < 0.01$ для контроля, $p < 0.001$ — для радиевого участка) его всплеском в 2008 г. На фоне однотипной динамики сохраняется достоверно высокая частота клеток костного мозга с микроядрами у полевок радиевого стационара, за исключением наблюдаемой в 2007 г. Подобная динамика мутационного процесса объяснима (Артемьев, 1983) действием стабилизирующего отбора, направленного на элиминацию генетического груза из популяции на стадии низкой численности. Действительно, снижение частоты цитогенетических нарушений у полевок с радиевого участка до контрольного уровня совпадает с фазой спада численности в 2007 г.

Чтобы выявить адаптивные возможности полевок-экономок, испытывающих длительное воздействие повышенного радиационного фона, были проведены эксперименты по оценке устойчивости животных к факторам радиационной (острое облучение) и химической (уретан) природы. Животным, отловленным на контрольном и радиевом участках, вводили внутривенно 10%-ный раствор уретана (1 мг/г массы тела), а интактным животным этих же групп — эквивалентное количество физиологического раствора. Воздействие уретана привело к угнетению апоптоза клеток костного мозга как у полевок с контрольного, так и радиоактивно-загрязненного участка. Но у животных радиевого участка ослабление апоптоза было менее выражено, а частота клеток с микроядрами в костном мозге по сравнению с интактными полемками с этой же территории достоверно снижена. Провокационное облучение животных в дозе 3 Гр вызвало однотипную реакцию клеток костного мозга полевок с контрольного и радиевого участков. Наблюдается увеличение поврежденности ДНК, усиление апоптотической гибели клеток и снижение митотического индекса, но животные с радиевого участка проявляют повышенную устойчивость к дополнительному острому облучению. Это выражается в достоверно более низких значениях двуниевых разрывов ДНК и частоты клеток с микроядрами в костном мозге по сравнению с контрольной выборкой после воздействия провокационного облучения.

Полученные нами результаты цитогенетических исследований показали, что обитание популяции полевок-экономок в течение более 100 поколений на территории с повышенным уровнем естественной радиоактивности привело к устойчивому сохранению повышенной частоты aberrаций хромосом и появлению особей с измененным кариотипом. Тяжелые естественные радионуклиды в условиях их постоянно высокого содержания в среде обитания оказывают мощное мутагенное воздействие на животных и запускают цепь микроэволюционных преобразований в популяциях. Об этом может свидетельствовать повышение устойчивости к воздействию как хронического, так и острого облучения и химического мутагена, что говорит о формировании неспецифической резистентности.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН «Механизмы биогенной миграции радионуклидов и закономерности возникновения отдаленных последствий, индуцированных у растений и животных в условиях хронического радиационного и химического воздействия» (№ АААА-А18-118011190102-7).

ADAPTIVE AND DESTROYING CYTOGENETIC EFFECTS OF MOUSE-LIKE RODENTS LONG-LIVING UNDER THE TECHNOGENICALLY ELEVATED BACKGROUND RADIATION LEVEL

Bashlykova L. A., Raskosha O. V., Ermakova O. V.

Institute of Biology, Komi Scientific Centre of the UB RAS, Syktyvkar, Russia

e-mail: labashlykova@ib.komisc.ru

Results of cytogenetic studies of chronic radiation consequences in rodents population (*Alexandromys* = *Microtus oeconomus*) inhabiting radium and uranium-radium sites (Komi Republic) are presented. Rodents inhabiting under the technogenically elevated background radiation level for a long time have result both a steady preservation of high chromosome aberrations' frequency and appearance of individuals with changed karyotype. Heavy natural radionuclides have led to powerful mutagen impact in animals and start a microevolution transformations, which are confirmed by increase resistance to a provocative irradiation and chemical mutagen.

Key words: *natural radionuclides, rodents, cytogenetic effects.*

ВЛИЯНИЕ СОРТОВЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ *SOLANUM TUBEROSUM* НА ТОКСИЧНОСТЬ ХИМИЧЕСКИХ И БИОЛОГИЧЕСКИХ ИНСЕКТИЦИДОВ ДЛЯ ЛИЧИНОК КОЛОРАДСКОГО ЖУКА *LEPTINOTARSA DECEMLINEATA*

**Беньковская Г. В.¹, Марданшин И. С.², Никоноров Ю. М.¹,
Сорокань А. В.¹, Ахметкиреева Т. Т.¹, Китаев К. А.¹**

¹ *Институт биохимии и генетики УФИЦ РАН, г. Уфа, Россия*

² *Башкирский НИИ сельского хозяйства УФИЦ РАН, г. Уфа, Россия*

e-mail: bengal2@yandex.ru

Селекция новых сортов сельскохозяйственных культур наряду с высокими товарными и потребительскими качествами урожая должна отвечать современным требованиям агробиоценологии. Формирование сбалансированных, экологически стабильных агроценозов предполагает создание сортов, способных к интеграции в агроэкосистему, обладающих высокой устойчивостью к фитофагам и патогенам (Peterson et al., 2016; Захаренко, 2017). На современном этапе нет возможности отказаться от применения химических средств защиты растений и важной задачей остается поиск способов минимизировать их внесение в агроэкосеноты.

Сортные качества выращиваемого картофеля вносят заметный вклад в процесс снижения чувствительности фитофага — колорадского жука — к инсекти-

цидам (Huseth et al., 2015). Этот процесс осложняется способностью данного вида использовать токсичные вещества растения-хозяина в эффективной стратегии собственной защиты насекомого от врагов (Zvereva et al., 2017). В организме фитофага образуются запасы депонированных веществ, которые могут быть использованы в дальнейшем в составе защитных секретов.

Сигнальный каскад защитных реакций растения, регулируемый жасмоновой кислотой, взаимодействует с другими сигнальными системами, и результатом этих взаимодействий может оказаться значительное изменение и ответной реакции растения при возникающей стрессовой или патогенной нагрузке, и дальнейшего состояния растения (Saarls et al., 2015). Воздействие на растения таких системных инсектицидов, как неоникотиноиды, включает их влияние на функции сигнальных жасмонатных и салицилатных, а также стероидных систем (Kim et al., 2016). Стероидные соединения, синтезируемые самими растениями, способны повышать устойчивость растений к атакам фитофага. Применение для защиты растений соединений, способных включать механизмы защиты и регуляции метаболизма, перспективно, поскольку направлено на значительное снижение пестицидного пресса в агроэкосистемах (Воронина и др., 2015).

Одной из задач наших исследований является оценка влияния сортовых особенностей растений картофеля на токсичность используемых инсектицидов (препараты Престиж с д.в. — имидаклоприд, Битоксибациллин, фипронил — действующее вещество препарата Регент, дельтаметрин — действующее вещество препарата Децис) для колорадского жука на разных стадиях онтогенеза с использованием набора сортов и гибридов картофеля.

Выращенные на экспериментальной плантации Бирского НП БНИИСХ сорта и гибриды картофеля отличаются механизмами устойчивости к повреждению фитофагом, что проявляется в различной эффективности использования сниженных концентраций химического инсектицида (0.1 от рекомендованных для контроля численности) фипронила и биологического препарата Битоксибациллин (БТБ). В лабораторном эксперименте на личинках IV возраста особенно заметная разница между Невским и гибридом 21 выявлена для БТБ: смертность на 7-е сутки на Невском достигла $50.1 \pm 2.1\%$, а на гибриде всего $33.3 \pm 1.9\%$. Фипронил не проявил значимых различий — смертность при его применении в концентрации 0.0005% превысила в обоих случаях 99%.

Использование сочетания сниженных концентраций фипронила с БТБ на личинках IV возраста продемонстрировало высокую эффективность на сорте Невский и гибриде 53, тогда как на гибридах 21 и 35 эффективность такого сочетания была существенно снижена.

Растения сортов Удача и Башкирский с экспериментальных делянок значительно изменили чувствительность к препарату Престиж у личинок II возраста. Если судить по значениям СК50 (концентрация, смертельная для 50% обработанных особей), чувствительность личинок к нему на сорте Башкирский в 4.2 раза ниже, чем на сорте Удача. При использовании индукторов защитных реакций растений экдистерона (20E) и метил-жасмоната (МЖ) в лабораторных услови-

ях обнаружены дополнительные различия между сортами: если 20Е резко (в 5 раз — Удача, почти в 15 раз — Башкирский) повысил токсичность препарата, то МЖ слабо повысил токсичность на Башкирском, а на Удаче снизил ее в 2.4 раза. В лабораторном эксперименте установлено, что 20Е существенно снижает порог чувствительности личинок II возраста к фипронилю на растениях сорта Башкирский, тогда как на сорте Бурновский порог чувствительности к фипронилю и соответственно время наступления полной гибели увеличиваются. Концентрация фипронила, соответствующая СК50 для личинок II возраста, через 24 ч. вызывала на сорте Невском смертность $46.7 \pm 6.15\%$, на Башкирском — $80.0 \pm 1.9\%$, тогда как на Бурновском к этому сроку смертность составила всего $30.0 \pm 5.6\%$ особей.

В сравнительном эксперименте с личинками II возраста МЖ, использованный на растениях 4 сортов (Невский, Башкирский, Бурновский, Удача), снизил пороги чувствительности личинок на сорте Невском для фипронила и на сорте Бурновском — для дельтаметрина.

Вместе с оптимистическими прогнозами использования устойчивых сортов картофеля необходимо принять во внимание, что непрерывный процесс адаптивной радиации, являющийся основным содержанием эволюции (Шварц, 1980), обязательно будет направлен на формирование новых взаимоотношений с растением-хозяином, что для такого эволюционно молодого вида, как колорадский жук, может быть новым стимулом к внутривидовой дифференциации. Полученные нами данные подтверждают предположение о специфичности реакции насекомого на сортовые особенности, что в будущем может привести к быстрой адаптации фитофага, преодолению если не всех, то хотя бы части защитных барьеров растения, а также к снижению эффективности средств защиты, подобранных в соответствии с сортовыми особенностями. Очевидно, что детальная оценка влияния сорта на эффективность инсектицидов и подбор соединений, повышающих не только токсичность препаратов, но и устойчивость самих растений к фитофагам, является насущной необходимостью в деле повышения экологической безопасности в агроценозах.

Исследования поддержаны грантом РФФИ Правительство Республики Башкортостан (проект № 17-44-020347-p_a).

THE EFFECT OF *SOLANUM TUBEROSUM* VARIETAL FEATURES ON TOXICITY OF CHEMICAL AND BIOLOGICAL INSECTICIDES FOR *LEPTINOTARSA DECEMLINEATA* LARVAE

Benkovskaya G. V.¹, Mardanshin I. S.², Nikonorov Yu. M.¹, Sorokan A. V.¹, Akhmetkireeva T. T.¹, Kitaev K. A.¹

¹ Institute of Biochemistry and Genetics UFRS RAS, Ufa, Russia

² Bashkir Research Institute of Agriculture UFRS RAS, Ufa, Russia

e-mail: bengal2@yandex.ru

With application of potato varieties and hybrids assortment it was estimated the effect of potato plants varietal features on toxicity of the insecticides in use for Colorado potato beetle at different ontogenesis stages. The presumption of insect reaction specificity to varietal features was confirmed; in further it can bring about quick adaptation of the phytophage, its penetration at least a part of plant's protection, and also decrease of protection efficiency.

Key words: *insecticides, toxicity, Colorado beetle, potato, varieties.*

ВЛИЯНИЕ ЭЛЕКТРОМАГНИТНОГО ИЗЛУЧЕНИЯ НА ПРОРАСТАНИЕ РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ СЕМЯН ЯЧМЕНЯ

Гапоненко С. О., Бардюкова А. В.

Институт радиобиологии НАН Беларуси, г. Гомель, Республика Беларусь

e-mail: *ma2856@mail.ru*

Ячмень является распространенным сырьем: его используют для производства безалкогольной и алкогольной продукции, как техническую и кормовую культуру. В связи с этим сохранность собранного урожая, качество посевного материала играют важную роль в сельском хозяйстве и пищевой промышленности.

Цель работы — изучение особенностей влияния неионизирующего низкоинтенсивного электромагнитного излучения на физиологические и биохимические характеристики покоящихся и прорастающих семян ячменя различных сортов при их длительном хранении и последующем прорастивании. Объектом исследования были выбраны сорта ячменя «Бровар» и «Радимич». Семена каждого сорта были отобраны в трёх повторностях. Был поставлен контрольный вариант — без облучения. В каждой повторности было по 300 семян. После 21 дня облучения семена были сняты с облучения и пророщены в течение трех дней. В каждой повторности была определена всхожесть. Активность ферментов определяли с помощью колориметра фотоэлектрического концентрационного КФК-2 и титриметрическими методами.

В ходе эксперимента было достоверно установлено, что после облучения активность каталазы у сорта «Бровар» выросла и составила 120.96 ± 48.18 мкат/л, в контроле — 92.80 ± 21.36 мкат/л. Активность остальных ферментов и биологически активных веществ изменялась в контрольных и опытных группах, однако расчеты показали, что данные изменения на этом этапе не являются достоверными.

В процессе наблюдения было установлено, что все оцениваемые критерии различались в зависимости от сорта:

1. Сорт «Бровар» показал повышение активности каталазы, содержание аскорбиновой кислоты и более высокую всхожесть в опытных группах.

2. Сорт «Радимич» показал более высокую активность пероксидазы по сравнению с контролем. Также у сорта «Радимич» была выше суммарная активность б- и в-амилаз и выявлено повышенное содержание аскорбиновой кислоты по сравнению с контролем.

На основании полученных данных можно сделать вывод, что электромагнитное излучение при данной экспозиции (21 день) в разной степени влияет на разные сорта ячменя и на их биохимические характеристики. Однако следует отметить, что на данном этапе при таком хранении семян не было выявлено угнетающего действия электромагнитного излучения на ростовые и биохимические показатели растений.

Работа выполнена при финансовой поддержке Белорусского фонда фундаментальных исследований (договор № Б18М-119 от 30 мая 2018 г.).

INFLUENCE OF ELECTROMAGNETIC RADIATION ON SEED GERMINATION IN DIFFERENT VARIETIES OF BARLEY

Gaponenko S. O., Bardyukova A. V.

Institute of Radiobiology of the National AS of Belarus, Gomel, Belarus

e-mail: ma2856@mail.ru

We studied the effect of electromagnetic radiation on long-time stored barley seeds in order to increase their vitality and the activity of enzymes during the subsequent germination.

Key words: *electromagnetic radiation, barley, seeds, germination.*

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ РАДИАЦИОННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ У МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ЗОНЕ ВЛИЯНИЯ ВУРС

Григоркина Е. Б.

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

e-mail: grigorkina@ipae.uran.ru

Представлены результаты многолетних исследований, проведенных на мелких млекопитающих разной экологической специализации, населяющих зону влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС) — результата Кыштымской радиационной аварии (1957 г.). Работа выполнена в соответствии с господствующей в радиэкологии эгоцентрической концепцией радиационной безопасности, в рам-

ках которой человек и другие живые организмы рассматриваются как компоненты единых экосистем, и подчеркивается важность получения информации о накоплении радионуклидов и радиационно-индуцированных биологических эффектах на разных уровнях организации живого (Алексахин и др., 2006; Brechignac et al., 2016).

Исследования на грызунах (референтные организмы) проведены на основе функционально-онтогенетического подхода (ФОП), предполагающего выделение внутриволюционных структурных единиц по функциональному состоянию, связанному со спецификой роста, развития, участия в репродукции, обеспечивающего возможность работы с однородными группировками особей из природной среды (Оленев, 2002). Животные, реализующие альтернативные типы роста и развития, различаются продолжительностью жизни, скоростью старения (Оленев, 2002, 2009), значениями морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968), цитогенетической нестабильностью (Ракитин, 2000), интенсивностью метаболизма (Новиков и др., 2015), радиочувствительностью (Григоркина, Оленев, 2015). Показана эффективность совместного применения метода морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968) и ФОП в радиобиологических исследованиях. Используются зоологические, физиологические, биохимические методы, а также методы количественной радиобиологии.

Зона ВУРС — один из самых неоднозначных радиоактивно загрязненных полигонов на планете. Она отличается особенностями конфигурации, которую определили погодные условия в момент аварии (Тетерин, 2011). Загрязненной оказалась вытянутая узкая территория с резко падающим в поперечнике градиентом радиоактивного загрязнения. Основной загрязнитель — радиоактивный стронций (^{90}Sr) — накапливается в скелете позвоночных животных, является источником долгосрочного облучения и биологических последствий. Дозовые нагрузки, получаемые живыми организмами в настоящее время, относятся к области малых доз (Никипелов и др., 1990). Фоновым видам грызунов (*Sylvaeumus uralensis*, *Apodemus agrarius*, *Myodes rutilus*) свойственна высокая миграционная активность. Мыши характеризуются лабильной пространственной структурой (Флинт, 1997), совершают сезонные миграции (Колчева, 2004; Григоркина, Оленев, 2017, 2018). Суточные дистанции мышей и полевков в природе варьируют от 800 до 3000 м (Большаков, Баженов, 1988; Щипанов, 2002; Толкачев, 2016).

В лабораторных экспериментах охарактеризованы радиорезистентность модельных видов (интегральная генотипически детерминированная характеристика) и адаптивный ответ (механизм защиты клеток от воздействия факторов химической и физической природы в высоких дозах радиации после их облучения в малых дозах). У однородных по функциональному статусу грызунов из зоны ВУРС оценены количественные параметры системы гемопоэза, паттерны окислительного метаболизма (иллюстрирующего энергетическую составляющую приспособительных реакций), продемонстрирована высокая варибельность показателей аккумуляции ^{90}Sr в костной ткани. Показана зависимость физиологических и цитогенетических (Ялковская и др., 2010) показателей от депонированного ^{90}Sr

в скелете грызунов при условии исключения из выборки мигрантов, идентифицированных по радиометрическим данным.

Методами массового мечения животного населения двумя качественными метками — тетрациклин (Клевезаль, Мина, 1980) и родамин В (Tolkachev 2017, 2019) — количественно оценены миграции грызунов в зоне влияния ВУРС. Дистанция 9 км оказалась наибольшей из известных ранее для *S. uralensis*, *A. agrarius*, *M. rutilus*. В годы низкой численности доля мигрантов на прилежащие территории составляла 5–10%, в годы высокой численности достигала 30% (Григоркина, Оленев, 2018). Отсюда следуют выводы об отсутствии влияния радиационного воздействия на миграционную подвижность животных и отсутствии пространственной изоляции населения грызунов в зоне ВУРС.

Миграции за счет постоянного генетического обмена оказывают влияние на формирование генофонда популяций как в зоне загрязнения, так и за ее пределами (Гилева и др., 1996; Ракитин и др., 2016). Эффективность иммиграции подтверждена результатами молекулярно-генетических исследований, выполненных на красных полевках в год пика численности. Выявлено увеличение параметров внутривидового генетического разнообразия, оцененного с использованием локусов микросателлитной ДНК (аллельное разнообразие, число уникальных аллелей), у грызунов на прилежащей территории по сравнению с таковыми у животных из зоны ВУРС и с удаленного на 200 км контроля (Ракитин и др., 2016). Миграциям принадлежит значимая роль в радиоадаптации населения мелких млекопитающих, что продемонстрировано при изучении адаптивного ответа (Григоркина и др., 2010; 2013) и окислительного метаболизма (Расина и др., 2017) у грызунов разных жизненных форм.

Полученные результаты имеют принципиальное значение в свете представлений о механизмах быстрых преобразований популяций фоновых видов в антропогенно трансформированной среде (Васильев, Васильева, 2005; 2009), а также роли форпостных импактных группировок в расширении и изменении эволюционно-экологического потенциала сообществ (Васильев и др., 2018), что особенно актуально в зонах локального техногенного загрязнения.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

BIOLOGICAL CONSEQUENCES OF RADIATION EXPOSURE IN SMALL MAMMALS INHABITING EURT ZONE

Grigorkina E. B.

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

e-mail: grigorkina@ipae.uran.ru

Results of long-term investigations which conducted in small mammals of different ecological specialization inhabiting East Urals Radioactive Trace zone are

presented. Biological effects at different levels of organization are characterized; the quantitative estimation of migratory processes is given. Obtained results are considered according to modern sights (Vasil'ev et al., 2018) about fast changes of biota' structure and transformations of populations to anthropogenic environment, and also a role of marginal groupings in expansion and change of evolutionary ecological potential of communities in the zone of local radioactive contamination.

Key words: *EURT, rodents, biological effects, migration, radioadaptation.*

ЭКОЛОГИЯ ПОЧВ — НАУКА БИОСФЕРНОГО КЛАССА

Дергачева М. И.

Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, г. Новосибирск, Россия

e-mail: mid555@yandex.com

Одна из наук, имеющих существенное значение в развитии фундаментальных и прикладных вопросов биосфероведения — экология почв, может рассматриваться как новая наука, несмотря на то, что многие ее положения без соотнесения их с понятием «экология почв» в разном виде рассматривались внутри разделов «генезис почв» и «география почв», начиная с конца XIX — начала XX в. Эта наука долгое время не имела признания. Чаще всего она отождествлялась с учением о факторах почвообразования, тем более что Л. И. Прасолов (1923), первым предложивший термин «экология почв» и необходимость выделения ее в самостоятельное направление, рассматривал ее как учение об отношении почв к окружающим их условиям. Это предложение не нашло отклика в научной среде. Ученые, понимающие экологию как биологическую науку о взаимоотношениях организма со средой его обитания, рассматривая почву только в роли последней и считая некорректным словосочетание «экология почв», не учитывали, что почва как естественно-историческое тело формируется под влиянием совокупности ряда природных факторов, представляющих относительно этого природного объекта внешнюю среду. Не поддерживалось выделение экологии почв в рамках почвоведения в качестве самостоятельного раздела также и учеными-почвоведцами, считавшими работы в этом направлении идентичными тем, которые составляли суть учения о факторах почвообразования (Иенни, 1948), где подробно рассматривались выделенные ранее В. В. Докучаевым факторы как географическое явление.

В течение почти всего XX в. происходило накопление конкретных материалов и рассмотрение частных вопросов, относящихся к экологии почв, которые чередовались с появлением обобщающих или оригинальных работ, новых идей и методических разработок к решению ее задач, являющихся этапными в становлении этой науки. Большое внимание методическим разработкам экологии почв

уделял В. Р. Волобуев (1953–1973), ее методологии как самостоятельного раздела теоретического почвоведения — И. А. Соколов (1993–2004), подчеркивавший, что экология почв вместе с разделами генезиса и географии почв составляет ядро фундаментального почвоведения.

Таким образом, к концу века, благодаря работам Л. И. Прасолова, В. Р. Волобуева и И. А. Соколова, были обоснованы возможность и необходимость выделения экологии почв в самостоятельный раздел теоретического почвоведения, изучающий закономерности соотношения между почвой и средой ее формирования как в естественных природных условиях, так и при антропогенных воздействиях.

Развитие и совершенствование методологии науки в целом, приведшие к появлению новой — системной — парадигмы и соответственно системного подхода к анализу сложных природных систем, признание возможности рассмотрения в рамках традиционной экологии вопросов взаимоотношения с окружающей средой не только живого, но и любых природных объектов в центре с живым (Реймерс, Яблоков, 1982), к которым относится и почва как биокосное тело, осознание роли почвоведения, экологии и других наук в устойчивом функционировании биосферы в целом, а также разработанное Г. В. Добровольским и Е. А. Никитиным (1986–2006) учение об экологических функциях почв привели к необходимости рассмотрения экологии почв как науки, охватывающей более широкий круг вопросов, чем в рамках теоретического почвоведения, и отнесения ее к наукам биосферного класса.

Поскольку почва — биокосное тело, где живая и абиотические фазы тесно связаны потоками вещества, энергии и информации, она может рассматриваться с позиций экосистемного подхода. При этом объектом экологии почв может выступать структурно-функциональная организация почвы как системы биосферного типа, т. е. открытой природной саморегулируемой системы, являющейся подсистемой биосферы, а предмет этой науки может быть сформулирован как познание общих закономерностей функционирования почвы как системы биосферного типа. С этих позиций можно выделить три раздела в экологии почв как теоретической науки, относящихся к познанию: внешних связей почв (факторная экология), внутренних связей (экологическое или динамическое почвоведение) и экологических функций почв (учение об экологических функциях почв).

Среди актуальных проблем экологии почв, которые в явном или неявном виде вытекают из современного состояния этой науки, можно выделить проблему усовершенствования методологической основы науки, в том числе необходимость разработки принципов и правил интерпретации материалов, выявления общих и частных закономерностей функционирования почв в меняющейся природной обстановке, законов «включения» механизмов формирования почв, т.е. причин появления тех или иных процессов и причин, заставляющих их действовать, основных законов существования почв в экологическом пространстве и др. Остро стоит необходимость разработки и усовершенствования таких методических вопросов, как создание банка данных, отвечающего запросам экологии почв и способствующего установлению эколого-почвенных связей на количественном уровне с учетом региональных и локальных особенностей ландшафтных зон и разработке удобных и

легко реализуемых моделей этих связей, а также проблему сохранения почвой ее экологических функций на уровне, обеспечивающем устойчивость экосистем при разной интенсивности и длительности антропогенных воздействий с учетом специфики природной среды и хозяйственных мероприятий.

Поскольку среди проблем, решаемых в рамках экологии почв, большое место занимают вопросы причин возникновения в почвах процессов, явлений, трендов, а также закономерностей реализации ими функций в биосфере, именно через экологию почв, ее развитие, совершенствование возможно решение разнообразных прикладных проблем рационального использования почв, экосистем и биосферы в целом.

ECOLOGY OF SOILS — THE SCIENCE OF BIOSPHERE CLASS

Dergacheva M. I.

Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS, Novosibirsk, Russia

e-mail: mid555@yandex.com

The state of Ecology of Soils as an independent biosphere class science and the range of general problems that require their urgent solution at the present stage of its development are discussed: improving the methodological basis, identifying general and particular patterns of soil functioning in a changing environment, preserve of ecological functions at the level ensuring the ecosystem sustainability at different intensity and duration of anthropogenic impacts.

Key words: *ecology of soils, methodology, ecological functions of soils, sustainability of ecosystems and biosphere.*

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В СОЗДАНИИ АДЕКВАТНОЙ ТЕСТ-СИСТЕМЫ ДЛЯ ОЦЕНКИ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ГОРОДА ПАВЛОДАРА ВЫБРОСАМИ АЛЮМИНИЕВОГО ПРОИЗВОДСТВА

Дупал Т. А.¹, Сергазинова З. М.², Ержанов Н. Т.², Литвинов Ю. Н.¹

¹*Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск, Россия*

²*Павлодарский государственный университет им. С. Торайгырова, г. Павлодар, Казахстан*

e-mail: dupalgf54@gmail.com

Для выявления последствий загрязнения окружающей среды на растения и почву, на воду и природные популяции животных, на здоровье человека необходи-

мы оценки этих изменений. Поэтому при мониторинге загрязнений окружающей среды целесообразно использовать модельные объекты, которые будут соответствовать поставленным задачам. В качестве таких объектов используются мышевидные грызуны (Лукьянова, Лукьянов, 1998; Мухачева и др., 2010). Благодаря высокой численности и интенсивному размножению, оседлости и небольшому участку обитания, а также высокой чувствительности к внешним агентам они являются незаменимым инструментом экологического мониторинга (Гилева, 1997; Бердюгин, Большаков, 2005; Guillermo Espinosa-Reyes et al., 2014; Rodriguez-Estival, Smits, 2016).

В результате строительства и деятельности заводов по производству алюминия в г. Павлодаре (Северный Казахстан) сформировались участки с максимальными показателями концентрации фтора в почвах города и его окрестностях, превышающими фоновые значения (Макарина, 2015; Сергазинова и др., 2017). Известно, что фтор — один из ядовитых газов, относящийся к элементам первого класса опасности (Фомин, 2001) и имеющий двойственную биологическую функцию: с одной стороны, он жизненно необходим для организма человека и животных, но в строго определенных концентрациях, с другой стороны, может быть причиной различных заболеваний (Габович, Минх, 1979; Иванов, 1994). Длительное избыточное поступление фтора в организм беременных женщин, проживающих вблизи алюминиевых производств, приводит к проникновению через плаценту соединений фтора, который накапливается в организме плода и оказывает токсическое действие в постэмбриональный период (Донских, 2013). Большое количество фтора в организме ребенка приводит к снижению умственной способности и различным психическим расстройствам у взрослых (Trivedi et al., 2007; Tang et al., 2008). Поэтому проблема влияния алюминиевого производства на окружающую среду и здоровье человека на территории Северного Казахстана стоит очень остро. Чтобы оценить скорость и количество накопления фтора в организме человека и животных, необходимы модельные объекты, которыми могут быть мелкие млекопитающие.

Для выявления модельных видов среди мелких млекопитающих в летний период 2016–2017 гг. в пределах трех техногенных зон г. Павлодара на 10 пробных площадках отлавливали мелких млекопитающих. В этот же период проводили учеты численности мелких млекопитающих на контрольном участке, расположенном в окрестностях с. Троицкое Карасукского р-на Новосибирской области. Расстояние от контрольного участка до г. Павлодара 200 км в северо-восточном направлении. Этот участок был выбран на основании сходства ландшафтно-экологических условий до начала антропогенных воздействий и его можно рассматривать как зону регионального фона. Отловлено 497 особей 20 видов мелких млекопитающих: бурозубки — малая, средняя, обыкновенная, крошечная, тундряная, малая белозубка, степная мышовка, джунгарский хомячок, обыкновенная слепушонка, степная пеструшка, полевки — красная, водяная, экономка, узкочерепная, обыкновенная, восточноевропейская, мышья-малютка, полевая мышь, малая лесная мышь, краснощекий суслик (Дупал и др., 2017; Сергазинова и др., 2018).

В результате отловов выявлено, что на большей части техногенной зоны и контрольном участке наиболее высокая численность у узкочерепной полевки. В буферной зоне электролизного завода (КЭЗ) численность узкочерепной полевки уменьшается, в импактной зоне полевки не встречались, а доминировала в этой зоне степная мышовка. Кроме того, мышовки отмечены на всех фоновых участках алюминиевого завода (ПАЗ). На контрольной территории степная мышовка за эти годы не отлавливалась, хотя и обитает в Карасукском районе, но очень редка (Дупал, 2010). На импактных, буферных и фоновых участках среди землероек наиболее многочисленна тундряная бурозубка, реже встречалась малая белозубка, а обилие обыкновенной, малой и крошечной бурозубок очень низкое. В то же время на контрольной территории обилие бурозубок значительно выше, а тундряная, малая и обыкновенная бурозубки занимают доминантное и содоминантное положение. Низкая численность землероек на техногенной территории, скорее всего, связана с деградацией кормовых ресурсов — почвенных беспозвоночных (Безель, 2006). Более 60% в населении этой территории занимают узкочерепная полевка и степная мышовка. На контрольной территории доминирующее положение занимают три вида — узкочерепная полевка, тундряная бурозубка и мышь-малютка (44, 15 и 10% соответственно), и совсем немного уступают им обыкновенная и малая бурозубки (по 9%). Возможно, доминирование одного или двух видов и низкая численность грызунов и насекомых на техногенной территории указывают на малую продуктивность местообитаний по сравнению с контролем. Таким образом, доминирующим и наиболее многочисленным видом среди мелких млекопитающих является узкочерепная полевка. Поэтому для изучения содержания фтора в костной ткани нами выбран этот вид.

Известно, что в результате деятельности предприятий происходит накопление фтора в почве и площадь загрязнения увеличивается по мере приближения к заводам. Л. А. Макарина (2015) выявила участки почвы с максимальными содержаниями фтора, которые превышают фоновые значения (0.1 мг/кг) в 492–847 раз. Нами показано, что по мере приближения к заводам отмечается линейное увеличение накопления фтора в костях узкочерепной полевки. Пик концентрации фтора приходится на ближайшее расстояние от заводов (Сергазинова и др., 2018). На импактной территории КЭЗ, где отсутствует узкочерепная полевка, содержание фтора определяли у степной мышовки. Показано, что концентрация фтора в костях мышовок еще выше (340–1440 мг/кг золы), чем у полевок (140–175 мг/кг золы).

Таким образом, исследования показали, что по мере приближения к заводам происходят обеднение видового состава, снижение уровня численности мелких млекопитающих и увеличение накопления фтора в костной ткани животных. В качестве наиболее подходящего биоиндикатора загрязнения фтором окрестностей г. Павлодара можно рекомендовать узкочерепную полевку, что обусловлено ее относительно высокой численностью и встречаемостью практически на всех обследуемых участках. В районе электролизного завода, где этот вид отсутствует, в качестве биоиндикатора может быть рекомендована доминирующая здесь степная мышовка.

Работа выполнена в рамках проекта № госрегистрации АААА–А16–116121410119–4 и РФФИ (проект № 17–04–00269).

THE USE OF SMALL MAMMALS AS ADEQUATE TEST SYSTEMS FOR EVALUATION OF POLLUTION FROM THE ALUMINUM MANUFACTURE IN PAVLODAR

Dupal T. A.¹, Sergazinova Z. M.², Erzhanov N. T.², Litvinov Yu. N.¹

¹*Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS, Novosibirsk, Russia*

²*Toraigrov Pavlodar State University, Pavlodar, Kazakhstan*

e-mail: dupalgf54@gmail.com

By the example of small mammals model group the impact of smoke emission from the aluminum manufacture was studied for the purpose of creation of pollution evaluation test-system in the city Pavlodar (Kazakhstan). As the most appropriate bioindicators of fluorine pollution the narrow-skulled vole (*Microtus gregalis*) and the southern birch mouse (*Sicista subtilis*) are recommended for application.

Key words: *small mammals, aluminum manufacture, bioindication.*

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В УСЛОВИЯХ РАДИОАКТИВНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

Ермакова О. В., Башлыкова Л. А.

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, г. Сыктывкар, Россия

e-mail: ermakova@ib.komisc.ru

Биологические эффекты воздействия радиоактивного загрязнения среды обитания на природные популяции весьма многообразны. Они касаются как состояния популяции в целом, так и организмов, отдельных органов и систем. Причем явления, происходящие на разных уровнях организации живого, взаимодействуют друг с другом, взаимно усиливаясь или ослабляясь. Характерной ответной реакцией на хроническое облучение для мышевидных грызунов является увеличение изменчивости популяционных признаков и морфофизиологических показателей (Ермакова, 1987; Ильенко, Крапивко, 1993; Тестов и др., 1995, Буракова и др., 1999). Результаты мониторинга северо-таежных экосистем, загрязненных вследствие деятельности радиохимических лабораторий и заводов по до-

быче радия, которые функционировали в пос. Водный Республики Коми с 1931 по 1956 гг., показывают, что численность и видовое разнообразие мелких млекопитающих существенно не отличаются от показателей относительно благополучных территорий (Ермакова, 1987). Эти данные согласуются с результатами работ, проведенных на других радиоактивно-загрязненных территориях (Соколов и др., 1993; Тестов, 1995; Тарасов, 2000).

Следствием адаптации к хроническому радиационному воздействию является увеличение резистентности к дополнительным нагрузкам (Тестов, 1983; Маслов, 1994;). Важным свойством адаптивных механизмов является их резервная мощность, от которой зависит интенсивность ответной реакции и скорость восстановительных процессов (Виру, 1981) и, следовательно, готовность организма адекватно отреагировать на новое непредвиденное воздействие. Для выявления резервных возможностей щитовидной железы, которая, как известно, выполняет существенную роль в механизмах адаптации, был проведен эксперимент с дополнительным воздействием факторов разной природы — острого γ -излучения, холодового стресса, химического канцерогена. Примененные тесты обнаружили высокую устойчивость щитовидной железы полевок, испытывающих хроническое облучение, к действию дополнительных факторов, то есть, при длительном обитании популяции в условиях повышенного содержания тяжелых естественных радионуклидов, происходит перестройка работы системы защиты клеток (Ермакова, Раскоша, 2012). Другими исследователями также накоплены сведения о повышении индуцированной радиорезистентности как организма в целом, так и отдельных его тканей у грызунов из радиогенных популяций (Нижник и др., 1977; Ильенко, Крапивко, 1993; Григоркина, Любашевский, 1996). Хроническое воздействие ионизирующего излучения может модифицировать клеточные и тканевые процессы в органах эндокринной системы, приводить к нестабильности генома, изменению метаболических процессов, проявляющихся на всех уровнях структурной организации, что в конечном итоге ведет к изменению чувствительности организма к действию дополнительных факторов (Vorobtsova, Kitaev, 1988; Ермакова, 2011). Существуют данные о накоплении генетического груза и росте генетической нестабильности в ряду поколений рыжей полевки (с 1 по 22 поколение), обитающей в зоне ЧАЭС (Goncharova, Riabokon, 1998).

Вероятно, приспособление к повышенным уровням ионизирующего излучения носит стрессовый характер. О том, что хроническое облучение индуцирует состояние стресса, свидетельствует обнаруженное нами увеличение индекса надпочечника у взрослых самцов полевок-экономок с радиевых стационаров (Ермакова, Батура, 1991). Кроме того, у грызунов, обитающих на радиоактивно-загрязненных территориях, было выявлено снижение потребления кислорода (Ильенко, Крапивко, 1993; Любашевский и др., 2000), известно, что гипоксигенация способствует увеличению радиоустойчивости (Ярмоненко, 1988). Несмотря на сохранение численности грызунов на загрязненных территориях и повышение устойчивости к различным нагрузкам, существует

мнение, что ценой приспособления животных к радиационному фактору является снижение качества жизни отдельной особи (Маслов, 1983). Показано, что у животных с территорий, загрязненных радионуклидами, наблюдается сокращение средней продолжительности жизни и репродуктивного периода (Крапивко, 1986; Башлыкова, 2000). Поддерживать высокую численность популяции можно или за счет иммиграции, или за счет интенсификации размножения. Уровень миграции полевок-экономок, обитающих на радиевом стационаре северной тайги, снижен и составляет в среднем 10%. Несомненно, реализуется и другой способ поддержания численности популяции — интенсификация репродуктивной функции. На различных полигонах с повышенным радиационным фоном было прослежено усиление интенсивности размножения (Ильенко, Крапивко, 1993; Тестов и др., 1995; Таскаев, Тестов, 1999; Любашевский и др., 2000; Мамина, Жигальский, 2000; Тарасов, 2000; Башлыкова, Ермакова, 2006). Наиболее надежными показателями нарушения нормального состояния популяций могут считаться патологии беременности (Исаев, Шилова, 1999). Действительно, у животных, обитающих на участках с повышенным содержанием радионуклидов, были обнаружены различные патологические изменения в репродуктивной системе (Башлыкова и др. 1987; Александрин и др.; 1990; Мамина, Жигальский, 2000; Ермакова, 2008). Это, вероятно, связано с ослаблением иммунологического контроля над процессом размножения. Интересные данные получены нами при экспериментальном размножении полевок-экономок, обитающих в зоне повышенной радиоактивности (Башлыкова и др. 1987). При неродственном скрещивании в контроле резорбции эмбрионов не обнаружено, а у потомков полевок с радиевого стационара их частота составила $1.8 \pm 0.07\%$. Однако, при родственном скрещивании эмбриональная смертность в контроле более чем в два раза превысила этот показатель у животных загрязненной зоны, что свидетельствует о снижении контроля за элиминацией гомозигот у полевок радиевой группы.

Изменение режима функционирования эндокринной и иммунной систем у грызунов с радиоактивно-загрязненных территорий приводит не только к патологиям беременности, но и к снижению элиминации цитогенетически поврежденных элементов крови, костного мозга и сперматогенного эпителия. У грызунов наблюдали повышенную частоту аберраций хромосом, доминантных летальных мутаций, микроядер, аномальных головок спермиев, изменения кариотипа (Шевченко и др., 1993; Григоркина, 1995; Гилева и др., 1996; Померанцева, Рамайя, 1999; Cristaldi et al., 1991; Гончарова и др., 2001; Материй и др., 2003; Башлыкова, Ермакова, 2006). Эти протяженные во времени функциональные изменения ослабляют жизненные ресурсы организмов, составляющих популяции, и, являясь своеобразной «ценой адаптации», свидетельствуют о том, что все приспособительные реакции организма обладают лишь относительной целесообразностью.

Работа выполнена в рамках ГЗ Института биологии Коми НЦ УрО РАН (№ ГР АААА-А18-118011190102-7).

BIOLOGICAL EFFECTS IN POPULATIONS OF SMALL MAMMALS UNDER THE ENVIRONMENTAL RADIOACTIVE CONTAMINATION

Ermakova O. V., Bashlykova L. A.

Institute of Biology, Komi Scientific Centre UB RAS, Syktyvkar, Russia

e-mail: *ermakova@ib.komisc.ru*

Evidence is found that low_dose chronic irradiation causes morphological disorders at different levels of structural organization (cellular_tissue, organism, and population levels). The effects of low dose radiation influence with combination of other agents may be amplified at the cellular-tissue reactions level. In natural conditions (high level of radioactivity with α - and β -emitters, high natural radionuclides, toxic elements and extreme climatic factors) induce more expressed changes as a significant increasing of chromosomal and genes mutations in cells, destructive processes in organs and disorders of reproductive functions. The intensification of reproductive processes, together with an increase in embryonic and postembryonic mortality is considered as one of the mechanisms for the development of population radioadaptation.

Key words: *tundra voles, heavy natural radionuclides, chronic radiation, morphological changes, fertility, embryonic mortality, adaptive response*

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ФОРМ НАХОЖДЕНИЯ ТЕХНОГЕННЫХ РАДИОНУКЛИДОВ В ПОВЕРХНОСТНЫХ ВОДАХ СЕМИПАЛАТИНСКОГО ИСПЫТАТЕЛЬНОГО ПОЛИГОНА МЕТОДОМ КАСКАДНОЙ ФИЛЬТРАЦИИ

Жапашева Ж. Е.

*Филиал «Институт радиационной безопасности и экологии» РГП НЯЦ РК,
г. Курчатов, Казахстан*

e-mail: *zhapasheva_zh@nnc.kz*

Изучение форм нахождения радионуклидов в воде, в значительной степени определяющих их биологическую доступность, представляет научную и практическую значимость при оценке и прогнозах миграции радионуклидов в экосистемах.

Особенностью радиоактивного загрязнения окружающей среды на территории Семипалатинского испытательного полигона (СИП) являются существенные уровни загрязнения поверхностных вод. При этом формы нахождения радионуклидов в воде и их распределение изучены достаточно слабо, что может повлечь за собой некорректную оценку загрязненных водоемов как источников радиационной опасности для природной среды и человека.

В настоящее время существует ряд методов, которые позволяют изучить формы нахождения радионуклидов и других микрокомпонентов природных вод. Определение прикладными методами лабораторного анализа состоит из фракционирования, выделения, идентификации и количественного определения отдельных радионуклидов в объектах окружающей среды. В основе методологии данного исследования лежит метод каскадной фильтрации, который позволяет выделять взвешенные, коллоидные и растворенные формы радионуклидов.

Для выделения различных форм выбран каскад из 6 фильтров. В ходе фракционирования воду последовательно пропускали через фильтры с различным диаметром пор — от 8 до 0.003 мкм. На последних ступенях фильтрации для определения коллоидных форм нахождения использовали ультрафильтрационные мембраны. После каждой ступени фракционирования отбирали аликвоту для определения содержания радионуклидов в каждой фракции.

Для проведения исследования были выбраны водные объекты СИП, в которых, согласно ранее полученным результатам, фиксировали численные значения содержания радионуклидов в воде. Изученные поверхностные водные объекты представляют собой бессточные водоемы, расположенные на испытательных площадках «Опытное поле» и «Телькем», а также водотоки штолен площадки «Дегелен», характеризующиеся динамичной средой.

В результате проведенных работ изучено распределение радионуклидов по формам нахождения в поверхностных водах СИП методом каскадной фильтрации, а также рассмотрено влияние физико-химических параметров воды на формы нахождения. Установлено, что основной формой нахождения ^{90}Sr во всех изученных водных объектах является растворенное вещество, преимущественной формой нахождения ^{137}Cs –растворенная форма, однако распределение данного радионуклида отмечается в виде грубой взвеси и тонких коллоидов. Для $^{239+240}\text{Pu}$ свойственно нахождение в различных формах, с преобладанием растворенных и взвешенных, при этом соотношение форм нахождения зависит от изучаемого объекта.

Полученные результаты позволяют судить о миграционной способности техногенных радионуклидов в наиболее загрязненных водных объектах СИП и могут быть использованы для выполнения прогнозных оценок радиационной ситуации на загрязненных территориях.

DETERMINATION OF THE TECHNOGENIC RADIONUCLIDE SPECIATION FORMS IN THE SURFACE WATERS OF THE SEMIPALATINSK TESTING RANGE USING THE CASCADE FILTRATION METHOD

Zhapasheva Zh. E.

Institute of Radiation Security and Ecology, Kurchatov, Kazakhstan

e-mail: zhapasheva_zh@nnc.kz

We studied the technogenic radionuclide speciation forms in the surface waters of the Semipalatinsk testing range depending on the particle size. The cascade filtration method allowed to determine the speciation forms of Sr-90, Cs-137, and Pu-(239+240) in the most polluted waterbodies.

Key words: *radionuclides, Semipalatinsk testing range, surface waters.*

РАДИОЦЕЗИЙ В РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ ДАЛЬНЕЙ ЗОНЫ ВЫПАДЕНИЙ СПУСТЯ 30 ЛЕТ ПОСЛЕ АВАРИИ НА ЧАЭС

Железнова О. С., Тобратов С. А.

Рязанский государственный университет имени С. А. Есенина, г. Рязань, Россия

e-mail: zheleznova_rzn@mail.ru

Современный этап радиоактивного загрязнения лесных экосистем дальней зоны чернобыльских выпадений может быть охарактеризован как период квазиравновесного состояния (Calmon et al., 2009). Для него типичны медленные изменения в биологической доступности радиоцезия (^{137}Cs) и относительно стабильное распределение данного радионуклида в фитомассе. При этом степень загрязнения растений полностью определяется корневым поглощением ^{137}Cs и, следовательно, почвенными уровнями данного радионуклида. В случае низкого уровня загрязнения территории радиоцезием его воздействие на растения может быть связано не столько с гамма-излучением, сколько с возможными питательными дисбалансами и нарушением гомеостаза организма (подобно стабильному цезию) (Sahr et al., 2004; Le Lay et al., 2006). При этом негативное воздействие ^{137}Cs на растения усугубляется тем, что он является геохимическим аналогом важнейшего биофильного элемента — калия (К) (Hampton et al., 2005; Wiesel, 2010).

Цель настоящей работы — изучить закономерности аккумуляции и миграции ^{137}Cs в подтаежных экосистемах дальней зоны выпадений.

Объект исследований — хвойно-широколиственные лесные сообщества юго-запада Мещерской низины (Солотчинский лесхоз Рязанской области РФ, общая площадь 389.6 км²). В результате аварии на Чернобыльской АЭС территория исследования подверглась загрязнению техногенными радионуклидами, в том числе ^{137}Cs . Почвенное и биогеохимическое опробование осуществлялось в 2013–2017 гг. Определение удельной активности ^{137}Cs и ^{40}K в отобранных образцах производилось с использованием сцинтилляционного гамма-спектрометра МКС-01А «МУЛЬТИРАД-гамма» с программным обеспечением «Прогресс». ^{40}K — долгоживущий радионуклид, входящий в состав природного калия в количестве 0.012% (Alsaffar et al., 2015) и, таким образом, являющийся индикатором со-

держания этого важнейшего макроэлемента. На основании измеренных значений удельной активности ^{137}Cs и ^{40}K рассчитаны коэффициенты дискриминации (DF) $^{40}\text{K}/^{137}\text{Cs}$ (по Zhu, Smolders, 2000):

$$DF = \frac{K_{\text{plant}}/Cs_{\text{plant}}}{K_{\text{soil}}/Cs_{\text{soil}}},$$

где K_{plant} и K_{soil} — удельная активность ^{40}K (Бк/кг) во фракции фитомассы и в почве соответственно; Cs_{plant} и Cs_{soil} — то же, для ^{137}Cs .

DF позволяет судить о том, как и насколько изменяется почвенное соотношение $^{40}\text{K}/^{137}\text{Cs}$ в растительном организме. Величины $DF \gg 1$ свидетельствуют об активном избирательном поглощении ^{40}K растением. Значение DF, близкое к 1, является индикатором пассивного характера поглощения ^{40}K и ^{137}Cs . Значения $DF < 1$ отражают более активное — в сравнении с почвенной средой — накопление в биообъекте ^{137}Cs .

Согласно полученным результатам, удельная активность ^{137}Cs в почвах района исследований варьирует в пределах 6.6–138.6 Бк/кг для дерново-подзолистых почв и 23.1–225.0 Бк/кг для торфяных почв. При этом максимальные значения удельной активности ^{137}Cs в биообъектах могут достигать 2000 Бк/кг (в плодовых телах грибов), но в высших растениях, как правило, не превышают 360 Бк/кг (Железнова, 2017). Установлено, что ^{137}Cs , в отличие от ^{40}K , накапливается преимущественно во фракциях подземной фитомассы. В то же время для ряда биообъектов (побеги вереска (*Calluna vulgaris*), листья и тонкие ветви дуба (*Quercus robur*), осины (*Populus tremula*), березы (*Betula pendula*)) характерна тенденция гипераккумуляции ^{137}Cs — его повышенного накопления в надземной биомассе ($DF < 1$).

Анализ литературных данных позволил заключить, что виды — гипераккумуляторы ^{137}Cs должны удовлетворять ряду условий: интенсивно поглощать ^{137}Cs посредством транспортных систем корня, транслоцировать его в надземные органы, секвестрировать его в вакуолях клеток побега. Названным условиям соответствуют растения, активно питающиеся нитратным азотом (NO_3^-) и восстанавливающие его в фитомассе надземных органов. По-видимому, такие аспекты физиологии растений, как согласованное корневое поглощение NO_3^- и K^+ , восстановление NO_3^- в надземной фитомассе, образование избыточных количеств органических кислот в побегах и гипераккумуляция ^{137}Cs являются звеньями единого процесса — интенсивного нитратного питания растений. Такое питание характерно как для ариданитных видов (дуба, представителей семейства сложноцветные (Asteraceae), амарантовые (Amaranthaceae), подсемейства маревые (Chenopodioideae), активно поглощающих аниогенные элементы, в том числе NO_3^- , так и для гумидокатных пионерных видов (осины и березы), характеризующихся быстрыми темпами роста и высокой нитратредуктазной активностью в листьях.

На примере ключевого участка в пределах района исследований показано, что долговременная иммобилизация ^{137}Cs и ^{40}K в ежегодном приросте древесины и коры ствола — важнейший источник буферности экосистем к загрязнению (согласно методологии критических нагрузок) — составляет лишь 1.3–2.3% от их суммар-

ной ежегодной фиксации в приросте всех компонентов фитоценоза. Циклические потоки элементов, связанные с обновлением листвы, хвои, тонких корней древесного яруса и биомассы нижних ярусов, в 39 (^{137}Cs) — 67 (^{40}K) раз масштабнее.

RADIOCAESIUM IN VEGETATION OF FOREST ECOSYSTEMS OF THE FAR FALLOUT ZONE 30 YEARS AFTER THE CHERNOBYL ACCIDENT

Zheleznova O. S., Tobratov S.A.

Ryazan State University named for S. A. Yesenin, Ryazan, Russia

e-mail: zheleznova_rzn@mail.ru

Accumulation and migration of ^{137}Cs (as the result of Chernobyl accident) in forest ecosystems located a distant zone were investigated. The discrimination factor $^{40}\text{K}/^{137}\text{Cs}$ was designed usage the specific activity of ^{137}Cs and ^{40}K in soil and plants. It was shown that long-term immobilization of ^{137}Cs и ^{40}K in an annual gain of wood and a trunk' bark (the source of buffer action of ecosystem from pollution) makes 1.3–2.3% from their total annual fixing in a gain of all phytocoenosis components. The cyclic streams of elements connected to updating of foliage, needles, thin roots of a wood tier and biomass of the low part of wood tier in 39 (^{137}Cs) — 67 (^{40}K) time higher.

Key words: radionuclides, migration, soil, plants.

ГОМЕОСТАТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ: ВОЗМОЖНЫЕ ПОДХОДЫ

Захаров В. М.

Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН, г. Москва, Россия

e-mail: ecopolicy@ecopolicy.ru

Исследование гомеостаза развития как одной из наиболее общих онтогенетических характеристик, для оценки которой используются разные подходы — от эмбриологии до физиологии и морфологии, оказывается узловой не только в области биологии развития, но и открывает новые перспективы и направления исследований и в других областях.

Исследование показателей гомеостаза развития в природных популяциях ведет к определению основ популяционной биологии развития, дает новые возможности для оценки состояния природных популяций, понимания природы фенотипического разнообразия, механизмов динамики популяций и эволюционных преобра-

зований (см. выпуски: Developmental stability in natural populations // *Acta Zoologica Fennica*. 1992. № 191; Developmental Instability: Its Origins and Evolutionary Implications. 1994; Developmental Homeostasis in Natural Populations of Mammals: Phenetic Approach // *Acta Theriologica*. 1997. Suppl. 4; Онтогенез и популяция // Онтогенез. 2001. Т. 32. № 6; Developmental instability: Causes and Consequences. 2003).

Перспективным оказывается приложение представлений о гомеостазе развития и при исследовании гомеостатических механизмов биологических систем разного уровня, от отдельных организмов и популяций до сообществ и экосистем. Это дает новые возможности для понимания механизмов обеспечения устойчивости и их соотношения на разных уровнях организации биологических систем, характеристики значимости онтогенетической стабильности (см. выпуск: Гомеостатические механизмы биологических систем // Онтогенез. 2014. Т. 45. № 3).

Принципиально новый подход открывает исследование состояния организма на основе гомеостаза развития и для решения задачи оценки и мониторинга качества среды, ее благоприятности для живых существ и человека. Актуальность и значимость решения этой задачи на фоне все усиливающегося как глобального, так и локального антропогенного воздействия все нарастает. Это привело к формулированию представлений о здоровье среды. В основе концепции — характеристика качества среды на основе оценки состояния природных популяций живых существ разных видов по гомеостазу развития. Реализация этой концепции и методологии проводилась как в ходе теоретических исследований, так и при выполнении практических проектов (см. выпуски: Исследование гомеостаза развития: методология оценки здоровья среды // Онтогенез. 2017. Т. 48. № 6 и 2018. Т. 49. № 1). Отдельный интерес представляет приложение подхода для оценки последствий глобального изменения климата для биоты (см. выпуски: Последствия изменения климата для биоразнообразия и биологических ресурсов России: приоритетные направления исследований // *Успехи современной биологии*. 2011. Т. 131. № 4 и 5).

HOMEOSTATIC MECHANISMS OF BIOLOGICAL SYSTEMS: POSSIBLE APPROACHES

Zakharov V. M.

Koltzov Institute of Developmental Biology RAS, Moscow, Russia

e-mail: ecopolicy@ecopolicy.ru

We give a brief overview of the concepts of homeostatic mechanisms of the biological system sustainability and consider new possible approaches to the study of the development stability at the individual, population, and cenotic levels.

Key words: *homeostasis, stability of development, biological systems.*

ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ ПАУКООБРАЗНЫХ (ARANEI, OPILIONES) ПОСЛЕ СОКРАЩЕНИЯ ИНДУСТРИАЛЬНЫХ ВЫБРОСОВ

Золотарев М. П., Маклаков К. В.

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

e-mail: zmp@irae.uran.ru

Индустриальная трансформация естественных экосистем является предметом рассмотрения экологии как в теоретическом, так и в прикладном аспектах. Высокую значимость для изучения подобных вопросов приобретают техногенно-нарушенные ландшафты, где выбросы предприятий либо резко сократились, либо их деятельность остановлена. Это позволяет рассматривать демулационную сукцессию, т. е. восстановительную динамику биосистемы и отдельных ее элементов. Подходящим районом подобных исследований можно считать окрестности Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), где атмосферные выбросы (SO_2 и токсичные элементы, сорбированные на частицах пыли: Cu, Zn, Fe, As, Pb, Cd и Hg) за последние десятилетия сократились в десятки раз (Гос. доклад по Свердлов. обл., 2005–2018). Объект нашего исследования — напочвенный арахноценоз темнохвойных лесов (обычный тип леса в данном регионе) — удобен для исследования высоким видовым богатством, обилием, положением в верхних ярусах пищевой пирамиды (облигатные неспецифичные хищники). В данной работе мы проверяем гипотезу о восстановительном характере динамики изменений сообщества паукообразных на техногенно-нарушенной территории в условиях сокращения выбросов.

Структуру населения паукообразных изучали методом почвенных ловушек в 2004, 2009 и 2013 гг. на 4 участках елово-пихтового леса, расположенных в западном направлении от источника выбросов и на разном удалении от него: 2.5 км — максимальное загрязнение, участок в импактной зоне; 6 км — промежуточная степень загрязнения, участок в буферной зоне; 20 и 30 км — загрязнение на уровне регионального фона, два участка в фоновой зоне. Схема эксперимента: 3 года × 4 участка × 3 пробные площади (ПП) на расстоянии 50–100 м × 5 почвенных ловушек с интервалом 3 м (пластиковые стаканы диаметром 8.5 см, фиксатор — 3% раствор уксусной кислоты). Ловушки устанавливали в одной и той же точке. Учеты проводили в начале июня и с середины по конец августа, общая экспозиция за сезон — 10 дней. Во избежание смещенной оценки сходства-отличия видового состава сообществ (индекс Брэя-Кертиса) учитывали только половозрелых особей, регулярно встречавшихся в каждом году исследования минимум на одном участке. Таким образом, в анализ включено 29 видов общей численностью 2806 особей. Для сравнения динамики видового состава на всех 4 участках и нивели-

ровки межгодовых различий общего обилия паукообразных (в 2009 г. обилие в 1.6 раза больше, чем в 2004 г., и в 2.5 раза больше, чем в 2013 г.) нами был проведен канонический анализ соответствий (ССА, в программе PAST (Hammer, 2012)). Этот анализ позволяет располагать сообщества по шкалам, представляющим собой линейные комбинации «переменных среды». В качестве переменных использованы: коэффициент химического загрязнения (Воробейчик, 1998), рассчитанный по обменной концентрации в подстилке четырех металлов (Pb, Zn, Fe, Cu); общее обилие особей всех рассматриваемых видов; год наблюдения.

За период 9 лет дистанции по Брюэ-Кертису между импактным и двумя фоновыми сообществами паукообразных увеличиваются (2004 г. — 0.91 ± 0.02 , 0.90 ± 0.02 ; 2009 г. — 0.87 ± 0.03 , 0.86 ± 0.02 ; 2013 г. — 0.95 ± 0.01 , 0.94 ± 0.01 ; $n = 9$), в то время как буферное сообщество приближается к обоим фоновым (2004 г. — 0.68 ± 0.02 ; 0.57 ± 0.03 , 2009 г. — 0.60 ± 0.02 , 0.60 ± 0.04 ; 2013 г. — 0.62 ± 0.02 , 0.55 ± 0.03 ; $n = 9$). Межгодовые дистанции увеличиваются в импактном сообществе (2004–2009 гг. — 0.60 ± 0.02 ; 2009–2013 гг. — 0.57 ± 0.03 ; 2004–2013 гг. — 0.63 ± 0.03 ; $n = 9$), а на других участках сокращаются. Поскольку в 2009 г. на всех участках отмечается высокое общее обилие, то за счет доминантного комплекса видов на всех участках происходит сближение структуры их сообществ.

Структура сообщества импактного участка на уровне доминантной группы радикально отличается от сообществ других участков. Если на буферном участке структура доминантного комплекса с каждым годом приобретает черты, характерные для комплекса фоновых участков (2004 г.: *Allomengea scopigera*, *Tenuiphantes tenebricola*, *Tapinocyba insecta*; 2009 г.: *Oligolophus tridens*, *Allomengea scopigera*, *Agneta olivacea*; 2013 г.: *Oligolophus tridens*, *Allomengea scopigera*, *Nemastoma lugubre*), то межгодовая динамика доминантного комплекса импактной зоны не имеет выраженного тренда (2004 г.: *Alopecosa taeniata*, *Xerolycosa nemoralis*, *Pardosa lugubris*; 2009 г.: *Maro pansibiricus*, *Tapinocyba insecta*, *Alopecosa taeniata*; 2013 г.: *Alopecosa taeniata*, *Euryopsis flavomaculata*, *Haplodrassus soerenseni*). На буферном участке сообщество к 2004 г. еще сохраняло черты исходного, и при снижении техногенной нагрузки в течение 9 лет наблюдается приближение к фоновому состоянию. Импактное сообщество паукообразных настолько сильно нарушено, что за рассматриваемый период не претерпело существенных изменений. Канонический анализ соответствий динамики 4 сообществ подтверждает данный вывод: доля объясняемой дисперсии первой шкалы, коррелирующей с величиной загрязнения, — 72.6%; второй шкалы, коррелирующей с общим обилием особей всех рассматриваемых видов, — 27.4%. Однако он же показал недостаточность трех периодов исследования для окончательных утверждений об общей тенденции (третья шкала, коррелирующая с переменной времени (в годах), доля дисперсии 1.2×10^{-7} %).

Авторы выражают благодарность Е. А. Бельской за помощь в сборе полевого материала. Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

DYNAMICS OF ARACHNIDS POPULATION (ARANEI, OPILIONES)
AFTER REDUCTION OF INDUSTRIAL EMISSIONS

Zolotarev M. P., Maklakov K. V.

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

e-mail: zmp@ipae.uran.ru

Demutation succession is considered by the example of Arachnida population in vicinity of the Middle Urals Copper-melting plant where the atmospheric pollution has been reduced dozens of times last decades. Arachnida were collected by means of pitfall traps in 2004, 2009 and 2013 in 4 areas of fir-spruce forest located in west direction from the pollution source and at different distances from it. It is shown that the impact community of Arachnida is disturbed so much that has not essentially changed for the period of study, and the buffer community during 9 years has been approaching to background (initial) state.

Key words: *demutation succession, the Middle Urals Copper-melting plant, atmospheric pollution, Arachnida, ground cover arachnocoenosis.*

РАДИОАКТИВНОСТЬ МОЛЛЮСКОВ И РЫБ В БАССЕЙНЕ РЕКЕ
ЗАРАФШАН

Иззатуллаев З. И., Ахмедова Г., Боймуродов Х. Т., Маматкулов О. Б.,
Эгамкулов А. Н., Нурмуродов Л. Т.

Самаркандский государственный университет, г. Самарканд, Узбекистан.

e-mail: zizzat@yandex.ru

В настоящей работе методом сцинтилляционной гамма-спектрометрии определяли удельную радиоактивность естественных радионуклидов ^{226}Ra , ^{232}Th и техногенного радионуклида ^{137}Cs в моллюсках и рыбе, выловленных из бассейнов реки Зарафшан.

Рыб (*Cyprinidae*) целиком и моллюсков (*Unionidae*) высушивали, измельчали, взвешивали и упаковывали в однолитровые сосуды Маринелли. Масса образцов составляла 1000–1200 грамм. Измерения гамма-спектров образцов проведены в геометрии Маринелли на гамма-спектрометре со сцинтилляционным детектором (NaI(Tl)), 63×63 мм, энергетическое разрешение 10% на гамма линии ^{60}Co с энергией $E = 1332$ кэВ. Гамма-спектры регистрировали в памяти РС-IBM, работающего в режиме 1024-канального анализатора импульсов. Длительность измерений образцов составляла 2 часа. Идентификация обнаруженных в спектрах фотопи-

ков проведена по энергии с учетом квантовых выходов, периодов полураспада и положение фотопиков в спектрах. Во всех измеренных гамма-спектрах образцов четко проявляется фотопик с энергией 1460 кэВ естественного радионуклида ^{40}K , а также фотопики, принадлежащие радионуклидам урано-ториевых семейств. В спектрах наблюдается фотопик с энергией 661 кэВ техногенного радионуклида ^{137}Cs . Удельная активность радионуклидов, обнаруженных в спектрах, рассчитана относительным методом. Были использованы эталонные радиоактивные источники ^{226}Ra , ^{232}Th , ^{40}K , ^{137}Cs .

В результате проведенного анализа определена удельная активность радионуклидов в моллюсках: $^{226}\text{Ra} < 10.02$, $^{232}\text{Th} < 7.99$, $^{40}\text{K} < 68.28$, и $^{137}\text{Cs} < 3.9$; рыбы: $^{226}\text{Ra} < 5.55$, $^{232}\text{Th} < 2.59$, $^{40}\text{K} < 59.74$, $^{137}\text{Cs} < 12.22$ Бк/кг. Здесь, значок «<<соответствует чувствительности спектрометра для данного времени измерений. Из этих данных следует, что радиоактивность моллюсков и рыб в основном обусловлена естественным радиоактивным изотопом калия (^{40}K) и частично радионуклидами уранового и ториевого рядов, а также техногенным радионуклидом ^{137}Cs . Различие в удельной активности ^{40}K в рыбе и моллюсках не существенное. Накопление естественных радионуклидов ^{226}Ra , ^{232}Th , ^{40}K моллюсками выше, чем у рыб.

Калий принадлежит к распространенным элементам. Повышенное накопление его в рыбе и моллюсках показывает, что в воде повышенное содержание калия. Основная масса калия, как и других элементов, находится в изверженных горных породах. Содержание калия в земной коре составляет 2.4% (Перцов, 1973). При выщелачивании горных пород калий вымывается сравнительно легко, переходит в растворы и частично поступает в водные бассейны. Радиоактивность речной воды обуславливается в основном ^{40}K (Коган, Назаров, 1969). Радий также сравнительно легко выщелачивается из горных пород, что связано с его расположением вне кристаллической решетки минералов (Перцов, 1973). Радий из минералов переходит в водные бассейны. Часть попавшего в водную среду радия постепенно оседает на дно водоема, участвуя в формировании осадочных пород. Он плохо вымывается из почвы, а также из глины, медленнее по сравнению с ураном, что приводит к обогащению глины радием (Сауков, 1961). Торий в природных водах растворяется значительно слабее, поэтому его содержание в воде в сотни раз меньше, чем урана. Торий поступает в подводные глины не из растворов, а при выветривании изверженных пород, в которых присутствовал первоначально. В глинистых осадках заключена основная масса тория (Иззатуллаев и др., 2002).

Повышенное накопление естественных радионуклидов моллюсками, обитающих на дне водоемов, обусловлено накоплением их из воды и водорослей. Накопление радионуклидов в рыбе происходит как из воды, так и из водных животных, которыми питаются рыбы.

В наших исследованиях наблюдалось значительное различие удельной активности техногенного радионуклида ^{137}Cs в рыбе и моллюсках. Удельная активность ^{137}Cs в рыбе в 3 раза выше, чем у моллюсков. Видимо это объясняется тем, что техногенные радионуклиды ^{137}Cs и ^{90}Sr , образующейся после ядерных взрывов в

воде находятся в высокодисперсном и растворимом виде, что способствует их интенсивному участию в метаболических процессах биотических систем. Существенная часть продуктов взрыва находятся в воде в растворимом состоянии, отчего длительное время может оставаться в верхних слоях воды (Перцов, 1973). Водные животные и растения обладают выраженной способностью избирательно накапливать в своих тканях отдельные радионуклиды, что обуславливается их функциональными свойствами. Например, коэффициент концентрирования ^{90}Sr бурыми водорослями колеблется от 20 до 40 Бк/кг. Зеленые водоросли стронция практически не накапливают. Морской фитопланктон интенсивно концентрирует ^{60}Co и ^{65}Zn . Однако ^{137}Cs им почти не воспринимается. В целом стоит отметить, что беспозвоночные животные обладают способностью усваивать радиоактивные вещества из воды при ее фильтрации. Накопление радиоизотопов беспозвоночными происходит также при поедании ими загрязненного корма. Коэффициент накопления ^{137}Cs в тканях двустворчатых моллюсков составляет 20–50 Бк/кг. ^{137}Cs депонируется в основном, в мышцах моллюсков. Накопления продуктов деления водными животными находится в прямой зависимости от концентрации радиоактивных веществ в воде. Проникновение радиоактивных веществ в организм рыб происходит через жабры, кожу, а также пищеварительный тракт при поедании зараженного корма и заглатывании воды. На покровных тканях происходит отложение радионуклидов без выраженной их сепарации.

Наиболее высокое содержание ^{137}Cs обнаруживалось в печени и мышцах рыб (Перцов, 1973). Таким образом, можно понять различие в удельной активности ^{137}Cs в моллюсках и рыбе, если учесть, что водные организмы обладают способностью избирательно накапливать в своих тканях отдельные радионуклиды. Кроме того, интенсивность накопления радионуклидов на покровных тканях водных животных во многом зависит от их площади. Особенно эффективна адсорбция формами, отличающимися большой поверхностью тела. Рыбы обладают сравнительно большей площадью, чем моллюски.

RADIOACTIVITY OF MOLLUSKS AND OF PISCES IN THE ZARAFSHAN RIVER BASIN

Izzatullaev Z. I., Akhmedova G., Boymurodov H. T., Mamatkulov O. B., Egamqulov A. N., Nurmurodov L. T.

Samarkand State University, Samarkand, Uzbekistan

e-mail: zizzat@yandex.ru

Measurements of specific activity of natural radionuclides — ^{40}K , ^{226}Ra , ^{232}Th and technogenic — ^{137}Cs in fishes and the mollusks inhabiting Zarafshan river basin are presented. It is shown that accumulation of ^{226}Ra , ^{232}Th and ^{40}K in mollusks is higher, than in fishes. On the contrary, the ^{137}Cs specific activity in fishes three times exceeded

those ones in mollusks. This phenomenon is caused by following factors: ways of radionuclides accumulation in organism, functional features of animals, their trophic specialization and the size of body' surface. Specificity of selective accumulation of separate radionuclides in plants and water animals is discussed.

Key words: *accumulation of radionuclides, fishes, mollusks.*

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ БИОТЕСТОВ ДЛЯ ОЦЕНКИ РАДИОАКТИВНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ РЕКИ ЕНИСЕЙ

Иняткина Е. М., Трофимова Е. А.

Институт биофизики СО РАН, ФИЦ КНЦ СО РАН, г. Красноярск, Россия

e-mail: ekaterina.storozheva@gmail.com

В результате многолетней работы горно-химического комбината (ГХК) ГК «Росатом» в р. Енисей со сточными водами поступают долгоживущие техногенные радионуклиды. С водными потоками радионуклиды разносятся на большие расстояния, оседают в донных отложениях (ДО), которые становятся источниками радиоактивного загрязнения реки. Ранее в ДО и пойменных почвах реки были обнаружены радиоактивные частицы (РЧ). Эти частицы имеют реакторное происхождение, содержат высокие активности техногенных радионуклидов и могут быть источниками внешнего облучения организмов и окружающей среды (Болсуновский и др., 2016–2018). Радионуклиды в ДО и РЧ влияют на генетический аппарат гидробионтов.

Для оценки хронического генотоксического воздействия ДО и РЧ широко используют методы биоиндикации и биотестирования. При использовании высших сосудистых растений в качестве биотестов индикатором генотоксичности ДО является возрастание цитогенетических нарушений в клетках апикальной меристемы. Такой показатель является чувствительным к малым дозам загрязнения, отражает степень генетического риска и может быть использован при оценке экологических последствий радиационного загрязнения водной экосистемы р. Енисей.

Цель данной работы — оценка генотоксичности ДО и РЧ реки методами биоиндикации и биотестирования с использованием растительных биотестов.

Пробы корнеобитаемого слоя ДО и водного растения элодея канадская (*Elodea canadensis*) были отобраны во время экспедиционных исследований р. Енисей в 2015–2018 гг. в ближней зоне и выше по течению от сбросов ГХК. Уровень генотоксичности ДО определяли по результатам цитогенетического анализа частоты встречаемости клеток с аномалиями хромосом на стадии анафазы и телофазы клеточного цикла в апикальной корневой меристеме. Биоиндикация показала статистически значимое увеличение цитогенетических нарушений клеток элодеи в зоне влияния радиоактивных сбросов ГХК по сравнению с фоновыми

районами. Ранее, в 2005–2013 гг. высокие уровни цитогенетических нарушений клеток элодеи регистрировали в ближней зоне от сбросов ГХК (Муратова и др., 2014; Медведева, Болсуновский, 2016). Биотестирование ДО и РЧ с использованием двух растительных тест-объектов в лабораторных экспериментах (лука (*Allium-test*) и элодеи канадской) показало достоверный отклик цитогенетических параметров клеток на увеличение радиационного воздействия. На основе проведенных исследований можно заключить, что отмеченные выше растительные биотесты могут быть использованы для исследования эффектов малых доз облучения в природных и лабораторных условиях.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биофизики СО РАН.

USING PLANT BIOTESTS IN THE ESTIMATION OF THE RADIOACTIVE CONTAMINATION OF THE RIVER ENISEY

Inyatkina E. M., Trofimova E. A.

*Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk Scientific Center SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
e-mail: ekaterina.storozheva@gmail.com*

We estimated the genotoxic effect of the 2015–2018 bottom sediments of the River Enisey in the area of the Rosatom Mining and Chemical Plant discharges by the methods of bioindication and biotesting using plant tests. We found out that plant biotests could be used to study the effects of low doses of radiation in natural and laboratory conditions.

Key words: *radioactive pollution, biotest, genotoxicity, Enisey.*

ДИНАМИКА МИГРАЦИОННЫХ ПУТЕЙ ТАЙМЫРСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ДИКОГО СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ, КАК ОТВЕТНАЯ РЕАКЦИЯ НА ЗАГРЯЗНЕНИЕ ПАСТБИЩ В ИМПАКТНОЙ ЗОНЕ НОРИЛЬСКОГО ГОРНО-МЕТАЛЛУРГИЧЕСКОГО КОМБИНАТА

Кочкарев П. В., Кочкарев А. П.

*Государственный природный биосферный заповедник «Центральносибирский»,
Красноярский край, Туруханский район, п. Бор, Россия
e-mail: kopavel57@mail.ru*

Материал для работы собран в период с 2004 по 2018 г. на территории Таймырского, Эвенкийского и Туруханского муниципальных районов Красноярско-

го края. Используются также архивные материалы Научно-исследовательского института сельского хозяйства Крайнего Севера (г. Норильск), краеведческих музеев поселков Тура и Туруханск, г. Дудинка. Собраны и обработаны 67 анкет от охотников-промысловиков, занимающихся промыслом северного оленя более 40 лет. Для оценки концентрации тяжелых металлов (ТМ) собраны образцы почвы, воды, основных кормовых растений оленьих пастбищ на различных румбах и расстоянии от Норильского кластера. Концентрацию ТМ определяли в лаборатории референтного центра Управления Россельхознадзора по Красноярскому краю. Из-за специфичности потребления кормов северным оленем в различные периоды года мы провели анализ концентрации тяжелых металлов в частях растений по сезонам года, используя модельные растения. Животных метили спутниковыми и радио-ошейниками системы ARGOS (34 особи из разных локальных группировок). Часть оленей была помечена спутниковыми ошейниками, любезно предоставленными нам И. М. Охлопковым (Институт биологии криолитозоны Республики Саха (Якутия)).

Мониторинг перемещений животных ведется с 2013 г. За семью особями удалось пронаблюдать в течение 16 мес. Выявлены современные места зимовочных пастбищ, на которых также отобраны и проанализированы образцы зимних кормов. На основании полученных данных построены ГИС-схемы распространения поллютантов в природной среде. Проанализировано распределение ТМ — как имеющих естественное геохимическое происхождение на исследуемой территории (Ni, Cu, Fe), так и привнесенных антропогенным загрязнением (Pb, Cd, As, Hg). В период миграции на летних и зимних пастбищах у добытых животных брали ткани и органы для микроэлементного анализа. Установлено, что при хроническом воздействии поллютантов у оленей таймырской популяции произошла адаптация к аккумуляции ТМ и их сбросу. Кроме того, произошедшие изменения миграционных путей по сравнению с таковыми в конце XX в., позволяют говорить о том, что популяция оленей таким образом ответила на качественные изменения окружающей среды, в том числе и пастбищ. Безусловно, на изменение путей миграции оленей в последние два десятилетия повлияли и другие факторы (браконьерство, строительство линейных объектов на путях миграции). Однако лидирующее значение, на наш взгляд, имеет загрязнение территории. Сегодня миграционные пути проходят по пастбищам, на которых кормовые растения имеют меньшую степень загрязнения ТМ, чем пастбища, которыми пользовались олени 15–25 лет назад. Современные миграционные пути проходят гораздо севернее и восточнее Норильского промышленного района. Часть миграционных путей олени перестали использовать в последние 5–8 лет. Таймырская популяция оленей адаптируется к усилившемуся антропогенному воздействию предприятий цветной металлургии, расположенных в Норильском промышленном районе. Мониторинг путей миграции дикого северного оленя на севере Красноярского края продолжается при поддержке центрального арктического отделения WWF.

MIGRATION ROUTS DYNAMICS OF THE TAIMYR WILD REINDEER POPULATION AS A RESPONSE TO THE POLLUTION OF PASTURES IN THE IMPACT ZONE OF THE NORILSK MMC

Kochkarev P. V., Kochkarev, A. P.

State nature biosphere reserve «Centralnosibirskii», Krasnoyarsk region, Turukhanskiy district, v. Bor, Russia

e-mail: *kopavel57@mail.ru*

Migratory ways dynamics of Taimyr wild northern deer population at the beginning of the 21st century was studied. Modern migratory ways pass much north and east of the Norilsk industrial region. It was shown that change of migratory ways testifies about both the deer' population reaction to the qualitative environmental change, including pastures, and adaptation to the increased anthropogenic influence of non-ferrous metallurgy enterprises.

Key words: *Taimyr deer, Norilsk, heavy metals, migratory ways.*

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ У РАСТЕНИЙ, ПРОИЗРАСТАЮЩИХ В МЕСТАХ ИСПЫТАНИЯ БОЕВЫХ РАДИОАКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ

Минкенова К. С., Байгазинов Ж. А., Мамырбаева А. Н.,
Кенесарина А. О.

*Филиал Института радиационной безопасности и экологии РГП НЯЦ РК,
г. Курчатов, Казахстан*

e-mail: *Minkenova@nnc.kz*

Территория полигона, как огромная природная радиобиологическая лаборатория, предоставляет уникальные возможности для оценки воздействия хронического облучения на живые организмы. Условия на Семипалатинском испытательном полигоне (СИП) позволяют провести цитогенетические исследования с различными уровнями радионуклидного загрязнения и определить уровень влияния малых и больших доз. Площадки «4» и «4А» в 1953–1957 гг. были испытательными, на них осуществляли программы по испытанию боевых радиоактивных веществ (БРВ), которые представляли собой жидкие или порошкообразные радиоактивные рецептуры, изготовленные либо из отходов радиохимического производства, либо путем облучения специально подобранных веществ нейтронами на атомном реакторе (Назарбаев, 2016).

В работе приведены результаты исследований цитогенетических показателей тонконога (*Koeleria gracilis*), ковыля (*Stipa capillata*) и житняка (*Agropyron cristatum*), произрастающих на территории участков радионуклидного загрязнения в местах испытания боевых радиоактивных веществ Семипалатинского испытательного полигона. Удельная активность радионуклида ^{90}Sr в почвах данной территории достигает нескольких миллионов Бк/кг, тогда как содержание остальных радионуклидов значительно ниже.

Полевые работы для отбора растений были проведены в летние периоды. На различных участках площадки было заложено более 200 исследовательских точек, выбранных на основании данных распределения плотности потока β -частиц и мощности эквивалентной дозы. В каждой точке отбирали надземную часть растений для определения содержания радионуклидов и семена для цитогенетического анализа. Удельную активность радионуклидов ^{137}Cs и ^{241}Am в растениях измеряли на γ -спектрометре Canberra GX-2020. ^{90}Sr определяли методом радиохимического выделения, его высокие концентрации — на β -спектрометре «Прогресс». Концентрацию ^{137}Cs в растениях определяли в сухих (предварительно вымытых) измельченных образцах, ^{241}Am и ^{90}Sr — в золе, с последующим пересчетом на сухое вещество. Предел обнаружения по ^{137}Cs составлял 1 Бк/кг, ^{241}Am — 0.3 Бк/кг, ^{90}Sr — 1 Бк/кг. Погрешность измерений для ^{137}Cs и ^{241}Am в основном не превышала 10–20%, ^{90}Sr — 15–25%.

Для цитогенетического анализа использовали метод (Паушева, 1980), который позволяет учесть частоту и типы структурных aberrаций хромосом в клетках растений. Цитогенетический анализ препаратов выполнен с использованием микроскопа AxioImager M2 при увеличении объектива $\times 100$ (масляная иммерсия) и $\times 40$.

В результате проведенных исследований установлено, что значения удельной активности радионуклидов ^{137}Cs и ^{241}Am в растениях находятся ниже предела обнаружения используемой аппаратуры, тогда как удельные активности ^{90}Sr достигают $n \times 10^7$ Бк/кг. Рост количества одиночных мостов, одиночных фрагментов, двойных фрагментов, отставаний хромосом, забеганий хромосом и трехполюсного митоза не имеет зависимости от удельной активности ^{90}Sr в растении как для тонконога, так и для ковыля и житняка. Однако динамика роста двойных мостов в митозе у семян тонконога и ковыля показывает четкую линейную зависимость роста количества aberrаций до 10 МБк/кг с последующим выходом кривой на плато. Для семян житняка замедление роста количества двойных мостов отмечается значительно раньше. Сравнение количества выхода частоты aberrантных клеток у семян тонконога, ковыля и житняка от удельной активности ^{90}Sr показало, что частота aberrантных клеток тонконога выше в 3–4 раза, чем ковыля и житняка.

Уровень цитогенетических нарушений увеличивается с ростом удельной активности ^{90}Sr в растениях до определенного уровня aberrаций (тонконог — 12 ± 2 ; ковыль — 2.1 ± 0.3 ; житняк — 4.0 ± 0.7), после чего рост патологий митоза замедляется.

CYTOGENETIC EFFECTS IN PLANTS GROWING IN VENUES WHERE WARFARE RADIOACTIVE AGENTS WERE TESTED

Minkenova K. S., Baigazinov Zh. A., Mamyrbaeva A. N., Kenesarina A. O.

Institute of Radiation Safety and Ecology, RSE NNC RK, Kurchatov, Kazakhstan

e-mail: *Minkenova@nnc.kz*

Results of cytogenetic studies in plants growing on radioactive polluted sites (areas which test fighting radioactive substances) Semipalatinsk firing ground are presented. The main radionuclide is ^{90}Sr (specific activity — $n \times 10^7$ Бк/kg). Species-specific differences in dynamics and structure of cytogenetic violations were examined. Dependence between the chromosome aberrations number in plant species (*Koeleria gracilis*, *Stipa capillata*, *Agropyron cristatum*) and the ^{90}Sr specific activity was revealed. The frequency of chromosome aberrations in *Koeleria gracilis* was in 3–4 times higher, as compared this one in seeds of *Stipa capillata* and *Agropyron cristatum*.

Key words: *Semipalatinsk firing ground, ^{90}Sr , plants, chromosome aberrations.*

РТУТЬ В РАЗНЫХ БИОКОМПОНЕНТАХ ВОДНЫХ И НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ: РЕЗУЛЬТАТЫ И ВОПРОСЫ

Поддубная Н. Я., Иванова Е. С., Хабарова Л. С., Румянцева О. Ю., Чистякова У. В., Мазуркевич А. А., Денисова Е. А., Городничина Я. А., Арсентьева П. А., Гудкова Н. А., Сапожникова В. Р., Воронина Т. С., Костенко Н. Г.

Череповецкий государственный университет, г. Череповец, Россия

e-mail: *poddoubnaia@mail.ru*

Ртуть — элемент первого класса опасности, признана одним из самых опасных загрязнителей природной среды. Ее накопление и распределение в различных компонентах экосистем изучали в таежной зоне России. Результаты анализа показали, что содержание ртути в пробах почвы на условно фоновых территориях составляло 0.008–0.017 мг/кг, а на промышленных — 0.008–3.646 мг/кг. Типичные содержания ртути в донных осадках были на 3–4 порядка выше, чем в воде. В донных отложениях водоемов содержание ртути в глинисто-илистых осадках достоверно выше ($p < 0.05$) по сравнению с песчаными. Концентрации ртути в мышцах и печени морских промысловых рыб значимо не отличались и в мышцах рыб не превышали порога допустимого уровня. Установлено, что содержание ртути в тканях пресноводных рыб в целом не зависит напрямую от величин на-

грузки вблизи локальных источников промышленного загрязнения, где процессы биологического метилирования и последующего накопления в организмах замедляются за счет токсичности среды.

В наибольшей степени ртуть накапливалась в хищных видах рыб: щуке, окуне, в меньшей — налиме и судаке. Содержание ртути в нерыбоядных видах рыб в основном определялось их пищевой специализацией: наиболее низкие концентрации металла у бентофагов — ерша и леща, средние у планктофагов и фитофагов — молодой плотвы и уклей, и наибольшие у эврифагов, способных потреблять рыбу, — язя. Среднее содержание ртути у всех исследованных видов рыб не превышало установленные значения (СанПиН 2.3.2.1078–01) как для нерыбоядных (0.3 мг/кг), так и для хищных (0.6 мг/кг) видов. Показатели количества металла в мышцах рыб превышают санитарно-гигиенические нормативы примерно у 8% от общего количества проанализированных особей нерыбоядных видов и 6% окуней. Превышение норматива отмечалось у отдельных особей. У большинства видов отмечена закономерность накопления ртути у особей старших возрастных групп. При этом темпы накопления ртути значительно выше у хищных видов рыб. Для ртути характерна биомагнификация: рыба > зоопланктон > сестон. Коэффициенты обогащения (E_f), дающие представление о геохимической специфике живого вещества, показали высокую степень ее концентрирования в почках, печени и мышцах рыб.

У паразитов белоглазки среднее содержание общей ртути в плероцеркоидах составило 0.033 мг/кг сухой массы. Среднее количество общей ртути в мышцах белоглазки (0.539 мг/кг сухой массы) более чем в 16 раз превысило ее содержание в паразите. Кишечные ихтиогельминты показывают другую картину аккумуляции ртути: так, количество ртути в гомогенате паразитов в несколько раз превышает их содержание в органах, например, окуня.

В наземной экосистеме насекомые благодаря своей многочисленности и разнообразию играют огромную роль в пищевых сетях. Они способны накапливать соединения ртути и являются важным звеном в ее миграции. Содержание ртути в исследованных видах двукрылых насекомых может варьировать от 0.001 до 1.3 мг/кг сухой массы. Минимальные концентрации ртути отмечены у видов семейства журчалки — осовидка пятнистая, пчеловидка обыкновенная, максимальные — у слепней: серого большого, дождевки обыкновенной и пестряка обыкновенного. В наземной экосистеме содержание ртути в жужелицах оказались ниже, чем у хищных водных (личинок стрекоз, слепней) и у дождевых червей, но выше, чем у наземных насекомых-фитофагов (клопов и листоедов). Установлены различия между содержанием ртути в органах зверей разных трофических уровней: максимальные значения отмечены у исследованных видов хищных млекопитающих (от 0.01 мг/кг сырой массы в мозге лисицы до 2.4 мг/кг в печени американской норки), меньше — у насекомоядных (от 0.03 в мозге ежа до 0.53 в печени выхухоли) и всеядных (от 0.003 в мозге кабана до 0.03 в почках кабана), минимальные значения — у травоядных (от 0.001 мг/кг сырой массы в мозге лося до 0.02 мг/кг в почках бобра).

У человека содержание ртути в волосах находится в пределах 0.001–17.08 мг/кг (в среднем 0.45 ± 0.02 мг/кг). Люди, которые регулярно питаются рыбной продукцией из местных водоемов, оказываются в зоне риска воздействия повышенных концентраций соединений ртути. Минимальные концентрации ртути обнаружены у жителей из г. Череповца (0.3 ± 0.01 мг/кг), максимальные — у жителей западных районов области (0.907 ± 0.06 мг/кг), при этом промежуточные значения выявлены у людей, проживающих в восточных районах Вологодской области, — 0.356 ± 0.023 мг/кг.

Содержание ртути в шерсти кошек в 7 раз больше, чем у собак, при этом у кошек, регулярно употребляющих рыбу, оно в 6 раз больше, чем у не употребляющих рыбу.

Назовем вопросы для решения в будущем: какие географические факторы определяют процессы метилирования ртути, каковы соотношения коэффициентов накопления ртути в последовательных трофических звеньях биоты в водной и наземной средах, имеются ли различия в морфометрии популяций одного и того же вида животных, находящихся на фоновых и загрязненных территориях, имеются адаптационные тенденции к ртутному фактору и др. Необходимы уточнения по методологии изучения содержания ртути в окружающей среде, диагностике и мониторингу рисков для здоровья, связанных с воздействием ртути на организм животных и человека. Полученные данные обеспечивают основу для понимания политических шагов, которые необходимо принять в будущем (подобно недавно принятой Конвенции Минамата).

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект № 18–34–00569).

MERCURY IN DIFFERENT BIO-COMPONENTS OF WATER AND GROUND ECOSYSTEMS: RESULTS AND PROBLEMS

**Poddubnaya N. Y., Ivanova E. S., Khabarova L. S.,
Rumyantseva O. Yu., Chistyakova U. V., Mazurkevich A. A.,
Denisova E. A., Gorodnichina Ya. A., Arsent'eva P. A.,
Gudkova N. A., Sapozhnikova V. R., Voronina T. S.,
Kostenko N. G.**

Cherepovets State University, Cherepovets, Russia

e-mail: poddoubnaia@mail.ru

Data of mercury concentrations in different components of aquatic and terrestrial ecosystems in taiga zone of Russia are submitted. These are: soil, water, ground deposits, organs and tissues of commercial fish species (and also their parasites), insects, mammals of different trophic levels (are ranged on a degree of decrease mercury concentrations

— predatory, insectivorous, omnivorous, and herbivorous), man. Received results were compared with standard values and analyzed from the positions of trophic specialization and food preferences of studied objects. Unsolved problems are designated.

Key words: mercury, soil, water, fishes, insects, mammals, man.

ИССЛЕДОВАНИЕ МИГРАЦИИ КРИСТАЛЛИЗИОННО-СВЯЗАННОЙ ФОРМЫ ТРИТИЯ В РАСТЕНИЯ

Поливкина Е. Н., Тимонова Л. В., Ларионова Н. В.

Филиал Института радиационной безопасности и экологии РГП НЯЦ РК,
г. Курчатов, Казахстан

e-mail: polivkina@nnc.kz

На территории Семипалатинского испытательного полигона (СИП) в результате проведения наземных ядерных испытаний в почве сформировалась особая форма кристаллизионно-связанного трития (КСТ) (Сержанова и др., 2016). Вопрос о миграции КСТ в растения и соответственно экологической значимости данной формы радионуклида является открытым. В связи с этим цель работы заключалась в изучении миграционной способности и биологической доступности КСТ в системе «почва–растения».

Исследование миграционной активности и биологической доступности КСТ осуществляли в условиях модельных экспериментов. В качестве экспериментальных растений использовали культуры фасоли (*Phaseolus*) и огурца (*Cucumis*). Почву для проведения эксперимента отбирали на испытательной площадке «Опытное поле» вблизи эпицентра наземного ядерного испытания. Почву предварительно просушивали, просеивали через сито ($d = 5$ мм) и гомогенизировали. Затем подготовленную почву закладывали в вегетационные пластиковые сосуды объемом 20 л. Всего подготовлено по 10 сосудов для каждой культуры. В подготовленные сосуды производили посадку культуры фасоли и огурца. На каждый сосуд высевали по 5 семян. Далее растения выращивали в оранжерее при температуре 23–25°C. Экспериментальные растения поливали бидистиллированной водой 1–2 раза в неделю до 60% от полной влагоемкости почвы. Таким образом, источником трития для растений являлась только почва.

В конце вегетационного периода на стадии созревания отбирали смешанные пробы надземной части растений. В отобранных растительных образцах определяли удельную активность трития в свободной воде растений (ТСВ) и составе органического вещества (органически связанный тритий — ОСТ).

Подготовку проб почвы для определения содержания КСТ проводили методом автоклавного разложения. Выделение свободной воды растений осуществля-

ли посредством специальной установки (Инновационный патент, 2015), подготовку образцов для определения (ОСТ) — с использованием Sample Oxidizer.

Удельную активность трития определяли жидкосцинтилляционным методом с использованием спектрометра QUANTULUS 1200 (ISO 9698:1989/E/, МИ 2143–91). Время измерения для каждого образца составляло около 120 мин. Поправки тушения рассчитывали с использованием значений tSIE (измеренных по внешнему стандарту 133Ba). Бета-спектр и расчет концентрации активности трития обрабатывали с помощью программы QuantaSmart. Минимальная обнаруженная концентрация трития была 0.007 КБК/кг.

Предварительный анализ почвы показал, что удельная активность КСТ составляет 57000 Бк/кг, а удельная активность окиситрития (НТО) в почвенном растворе составила всего 380 Бк/кг.

В результате экспериментальной работы установлено, что относительно концентрации КСТ в почве удельная активность ТСВ в смешанных образцах фасоли и огурца имела низкие значения — 32 ± 7 и 34 ± 5 Бк/кг соответственно, а соотношение ТСВ/НТО, являющееся важным показателем при хроническом тритиевом загрязнении, для смешанных образцов — всего 0.09. На основании полученных данных можно предположить, что источником радионуклида в свободной воде растений в данном случае является только НТО почвенного раствора, а не КСТ, так как удельная активность ТСВ напрямую зависит от концентрации трития в почвенном растворе и находится с ней в равновесном состоянии (Calmon, Garnier-Laplace, 2010).

Удельная активность ОСТ в культуре фасоли и огурца в конце вегетационного периода также имела низкие значения 23 ± 7 и 20 ± 3 Бк/кг соответственно. В среднем накопление радионуклида трития в органическом веществе экспериментальных растений составило 69%. Низкая удельная активность ОСТ подтверждает недоступность КСТ в почве для корней растений.

Таким образом, кристаллизонно-связанная форма трития в почве характеризуется слабой миграционной активностью и не представляет серьезной экологической опасности с точки зрения миграции радионуклида в растительный покров.

STUDY OF CRYSTALLINE BOUND TRITIUM TRANSFER INTO PLANTS

Polivkina Y. N., Timonova L. V., Larionova N. V.

Institute of radiation safety and ecology NNC RK, Kurchatov, Kazakhstan

e-mail: polivkina@nnc.kz

Results of model experiments for studying of migratory activity and biological availability of crystal-connected tritium (CCT) in «soil–plants» system are presented. Soil samples were selected from territory of Semipalatinsk firing ground. Specific activity of CCT in soil, in a soil solution and plants (cultures of a string bean (*Phaseolus*) and

a cucumber (*Cucumis*)) were measured. It was found, that CCT in soil is characterized by weak migratory activity, accordingly, inaccessibility to plants roots and does not represent serious ecological danger from the point of view of radionuclides migration to a vegetative cover.

Key words: *Semipalatinsk firing ground, tritium, migration, plants.*

ФАКТОРЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО РИСКА И ИХ ПОСЛЕДСТВИЯ ДЛЯ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Руднева И. И.

*Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН,
г. Севастополь, Россия*

e-mail: svg-41@mail.ru

Глобальные климатические изменения и локальное антропогенное воздействие существенно модифицируют водные экосистемы, нарушают эволюционно сложившиеся гидродинамические и гидрохимические характеристики, что приводит к истощению их ресурсов, используемых человеком. Увеличение среднегодовой температуры на планете в среднем на 1.8–4.0 °С изменяет климатические условия, гидродинамику и стратификацию вод, приводит к повышению уровня морей и океанов, таянию ледников в арктических районах, а также к пересыханию внутренних водоемов и эстуариев. Предполагается (IPCC Report, 2013), что к концу XXI столетия температура воды в океане повысится на 2 °С. Все эти негативные изменения крайне отрицательно сказываются на гидробионтах, приводят к снижению биоразнообразия, сокращению численности популяций и нарушению их структуры, воспроизводства, распределения, модифицируют взаимоотношения между видами, в том числе структуру пищевых связей, ухудшают здоровье и основные жизненные показатели организмов. Усиление солнечной радиации, и особенно интенсивности ультрафиолетового излучения, пагубно влияет на водных обитателей, особенно населяющих высокогорные озера. При этом проявляются косвенные эффекты, связанные с фотосенсибилизирующим действием УФ-радиации на растворенные в воде химические вещества антропогенного происхождения. Это приводит к возникновению новых соединений с повышенными токсическими свойствами, оказывающими повреждающее действие на биомолекулы и обмен веществ организма в целом. Все перечисленные эффекты имеют как глобальное проявление, так и региональные различия, зависящие от географических особенностей климата, устойчивости гидробионтов к изменяющимся условиям среды обитания, их фенотипической пластичности, адаптивных

возможностей и репродуктивного цикла, а также определяются интенсивностью антропогенной деятельности, сопряженной с загрязнением вод, эксплуатацией ресурсов, включая минеральные и биологические, и развитием прибрежной инфраструктуры и судоходства.

Нерациональное и хищническое использования водных ресурсов привело к катастрофическому сокращению численности и биоразнообразия в водных экосистемах. Например, за последние десятилетия численность хищников во всех океанах уменьшилась почти на 90%. Помимо перелова и пагубной практики донного траления и глушения рыбы, происходит модификация структуры пищевых цепей и нарушается качественное и количественное соотношение фито- и зоопланктона. В докладе ФАО о состоянии мирового запаса промысловых рыб отмечено, что количество постоянно вылавливаемых рыб неуклонно сокращается с 40% в 1974 г. до 23% в 2005 г. В Северо-Восточной Атлантике, где добывается около 2/3 морепродуктов, биоразнообразие рыб неуклонно падает, так как 46% всего запаса промысловых рыб переловлено, тогда как для остальной части Мирового океана этот показатель составляет 25%.

Существенный ущерб прибрежным морским экосистемам наносит урбанизация побережья. По данным ВОЗ, почти два миллиарда человек сконцентрировано в прибрежных морских и океанических районах (The World Health Report, 2002). Согласно статистическому анализу, ежегодно проводимому Мировым банком, 50% населения планеты живет на территориях, находящихся в 60 км от моря. Из 50 крупнейших городов мира только 7 находятся вдали от моря, половина расположена непосредственно на побережье морских и океанических заливов, а треть — по течению рек, впадающих в моря и океаны. В ближайшем будущем урбанизация побережья морей и океанов будет расти, а население увеличиваться, особенно в развивающихся странах. Эти демографические процессы будут сопровождаться усилением антропогенной нагрузки на приморские акватории, что приведет к трансформации морских экосистем, характеризующейся переловом рыбы, химическим, микробным и физическим загрязнением вод, вторжением вселенцев, развитием процессов эвтрофикации на фоне дальнейшего изменения климата. Кроме того, в этих районах неизбежны техногенные катастрофы, связанные с авариями на очистных сооружениях, морском транспорте, газо- и нефтепереработках на шельфе и в открытом море.

Химическое загрязнение водной среды приобрело повсеместный характер, и на планете почти не осталось внутренних водоемов, морских и океанических систем, в той или иной степени не вовлеченных в хозяйственную деятельность человека. Помимо таких известных химических токсикантов, как тяжелые металлы, пестициды, нефтепродукты, СПАВ, ПХБ, хлор- и фторсодержащие соединения, существенную опасность представляют так называемые «новые загрязнители», к которым относятся препараты и пластик, в огромных количествах попадающие в водную среду. Миграция этих компонентов, их цикл в экосистеме и влияние на водную биоту пока мало изучены.

Другим опасным фактором для нормального функционирования водных объектов является биологическое загрязнение, обусловленное попаданием микробов, вирусов, паразитов и других болезнетворных организмов с коммунальными и сельскохозяйственными сточными водами в естественные экосистемы. Они прямо или косвенно влияют на жизнь и здоровье людей и гидробионтов. В некоторых случаях в водных экосистемах микробное загрязнение доминирует над химическим и приносит колоссальный ущерб экономике прибрежных территорий, исчисляющийся миллионами долларов США. В настоящее время существенно обострилась проблема механического загрязнения водной среды, прежде всего за счет попадания огромного количества пластиковых изделий, которые не только внедряются в органы и ткани гидробионтов, но и оказывают на них токсическое действие в результате химических превращений в воде. Эта проблема пока мало изучена и требует самого серьезного системного подхода для анализа последствий данного вида загрязнения. Важное значение имеет исследование воздействия разных физических полей на водные организмы в связи с расширением их использования человеком как в прибрежной инфраструктуре, так и на водном транспорте, нефтяных вышках и т. д.

Вышеперечисленные факторы риска вызывают острую необходимость диагностики и мониторинга экологического состояния водных объектов. Это позволит не только фиксировать происшедшие изменения, но также установить их направление и возможные последствия для акваторий. Определение основных тенденций изменения экосистем и биоты в разных условиях среды обитания за один и тот же период может дать существенную информацию о комплексном влиянии природных и антропогенных факторов на природные популяции гидробионтов, их видовое разнообразие, численность и состояние в акваториях, различающихся по своему экологическому статусу и антропогенному воздействию.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект №18-44-920007).

FACTORS OF ECOLOGICAL RISK AND THEIR CONSEQUENCES FOR WATER ECOSYSTEMS

Rudneva I. I.

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russia

e-mail: svg-41@mail.ru

The need to diagnose and monitor the ecological status of water bodies, as well as environmental risk factors and their consequences for aquatic ecosystems, is discussed. These factors include global climate change and the indirect effects associated with them, the unsustainable use of water resources (including overfishing

of commercial fish), the urbanization of sea coasts, and chemical and microbial pollution in aquatic ecosystems.

Key words: *ecological risk, water ecosystems, water resources.*

ИЗУЧЕНИЕ ФОРМ НАХОЖДЕНИЯ ТРИТИЯ В ПОЧВЕ В РАЙОНЕ «АТОМНОГО» ОЗЕРА

Сержанова З. Б.

*Филиал Института радиационной безопасности и экологии РГП НЯЦ РК,
г. Курчатов, Казахстан*

e-mail: Serzhanova@nnc.kz

На территории радиационно-загрязненных участков Семипалатинского испытательного полигона концентрация трития (^3H) как в воде, так и в почве может достигать нескольких сотен тысяч Бк/кг. Почва является первичным звеном в биологической цепочке, а формы нахождения ^3H — основной параметр, характеризующий процессы его перераспределения в объектах окружающей среды.

Известно, что водород в минералах грунта может содержаться в составе свободной воды и структуре кристаллической решетки. В свободной воде водород содержится в 2 формах: поверхностно-адсорбированной и межслоевой. Химически (гидроксильный) и органически связанный водород являются формами, входящими в структуру кристаллической решетки (Pushkaryov, 2007; Lopez-Galindo, 2008). Так как ^3H является изотопом водорода, в основе метода лежало предположение, что ^3H в почве содержится в тех же формах, что и водород.

Наиболее значительное загрязнение территории вблизи воронки «Атомного» озера произошло в результате проведенного в 1965 г. экскавационного взрыва. Вследствие нештатной ситуации при проведении взрыва произошло существенное радионуклидное загрязнение местности, в том числе и ^3H . Содержание ^3H в почве на гребне воронки «Атомного» озера составляет от 700 до 65 000 Бк/кг (Lyakhova, 2011).

Исследование форм нахождения ^3H в почве «Атомного» озера проводили как в поверхностном слое, так и по глубине. Метод определения форм нахождения ^3H заключался в поэтапном извлечении каждой из форм. Так, ^3H в поверхностно-адсорбированной воде выделяли из почвы методом дистилляции при нагреве до 110 °С, а в межслоевой воде — до 300 °С. Связанные формы ^3H определяли методом двустадийного автоклавного разложения с промежуточным прокаливанием в целях удаления органически связанного ^3H .

Определение содержания ^3H в полученных образцах проводили в соответствии с аттестованной методикой (ISO 9698:2010 (E)) при помощи жидкосцинтил-

ляционного спектрометра TriCarb 2900 TR, удельную активность ^3H рассчитывали на массу (кг) исходной пробы с учетом образовавшегося объема дистиллята.

В результате проведенных работ было установлено, что в поверхностном слое почв «Атомного» озера (0–0.2 м) преобладают связанные формы ^3H , особенно органически связанный и гидроксильный ^3H . Их процентное содержание суммарно более 50%. Из форм, содержащихся в свободной воде, ^3H преобладает в межслоевой воде — 25–32%.

Анализ данных исследований по глубине показал, что в верхних слоях почвы (до 1 м) отмечается присутствие связанных форм ^3H — до 50%. При этом с увеличением глубины их содержание уменьшается. Наличие форм ^3H , содержащихся в свободной воде, фиксируется до глубины 5.5 м.

В почвах в районе «Атомного» озера как в поверхностном слое, так и по глубине преобладает органически связанный ^3H , который является доступной формой для растений, что отчасти объясняет его наличие в растительности в береговой зоне озера.

STUDY OF THE FORMS OF TRITIUM OCCURRENCE IN THE SOIL IN THE AREA OF THE «ATOMIC» LAKE

Serzhanova Z. B.

Institute of Radiation Security and Ecology, Kurchatov, Kazakhstan

e-mail: Serzhanova@nnc.kz

We studied the forms of tritium occurrence in the soil in the area of the «Atomic» Lake. The results suggest that the presence of certain tritium forms in the study area is connected with the mechanism of its formation.

Key words: *tritium, soil, radiation pollution, Semipalatinsk testing range.*

ОЦЕНКА УРОВНЯ ПОВРЕЖДЕНИЯ ДНК В ПОПУЛЯЦИЯХ ИНДИКАТОРНЫХ ВИДОВ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ

Снегин Э. А., Снегина Е. А.

*Белгородский государственный национальный исследовательский университет,
г. Белгород, Россия*

e-mail: snegin@bsu.edu.ru

Одним из пагубных воздействий, которое оказывает человек на окружающее пространство, является преднамеренное или непреднамеренное внесение в ес-

тественные сообщества генотоксичных ксенобиотиков. Последствия таких влияний предсказать несложно, т. к. дезорганизация наследственного аппарата может вызвать цепные реакции саморазрушения биоты.

Для оценки мутагенной нагрузки на природные сообщества нами был использован набирающий популярность у экотоксикологов метод щелочного гель-электрофореза изолированных клеток — метод ДНК-комет (Comet Assay). В качестве объектов исследования нами были выбраны наземные моллюски, являющиеся биоиндикаторами антропогенного воздействия на биоценозы: *Bradybaena (Fruticicola) fruticum*, *Chondrula tridens* и *Cepaea (Caucasotachea) vindobonensis*. Кроме того были исследованы колонии инвазивных видов *Helix pomatia* и *Stenomphalia (Harmozica) ravergiensis*. Работы проводили на территории юга Среднерусской возвышенности (Белгородская область, Россия). Для анализа использовали ткань гепатопанкреаса. Процедуру мацерации тканей, лизиса белков, электрофорез ядер и фиксацию гель-слайдов осуществляли в день сбора улиток. Данные обрабатывали при помощи программы CometScore™ v.1.5. Ядра ранжировали по четырем стадиям разрушения ДНК. На каждом препарате учитывали не менее 100 ядер. Степень поврежденности ДНК мы оценивали с использованием критерия Краскела-Уоллиса, который иногда выражается как индекс «ДНК-комет» (ИДК). Кроме того, для расчетов был использован непараметрический критерий Даннета (% ДНК в хвосте –%DNA_t и «Момент хвоста» — *tM*, (Olive et al., 1990; Francesconi et al., 2001; Chaubey, 2005)).

Согласно полученным данным, несмотря на сильную урбанизацию района исследования, уровень разрушения ДНК в исследуемых группах моллюсков можно считать незначительным, т. к. полученные средние показатели ИДК не достигают даже первой стадии разрушения. С одной стороны, это говорит об отсутствии в пунктах сбора сильных повреждающих факторов, обладающих генотоксичным эффектом, а с другой демонстрирует активные репарационные процессы, протекающие в организме животных и нейтрализующие отрицательные воздействия средовых компонентов. Тем не менее, по нашим данным, прослеживаются определенные тенденции в направлении увеличения количества разрушенной ДНК. В частности, результаты демонстрируют увеличение степени повреждения ДНК в условиях влияния горно-обогатительных комбинатов (ИДК=0.10±0.02,%DNA_t=5.6±0.9, *tM*=1.6±0.7), вблизи автомобильных дорог (ИДК=0.12±0.07,%DNA_t=5.6±0.9, *tM*=5.6±1.7), в условиях города (ИДК=0.10±0.06,%DNA_t=6.4±0.6, *tM*=3.1±0.6), а также в естественных особо охраняемых природных сообществах, расположенных недалеко от сельскохозяйственных угодий (ИДК=0.35±0.21,%DNA_t=11.1±0.7, *tM*=13.2±0.7). В последнем случае повреждение ДНК у животных было более значительным, чем на антропогенно-измененных территориях. Такой неожиданный эффект, вероятно, вызван тем, что непосредственно к охранной зоне заповедников примыкают пшеничные поля, занимающие водораздельные участки, откуда в результате летних ливневых дождей в окрестные понижения рельефа проис-

ходит смыв удобрений и пестицидов. Улитки, обитая в таких низинных участках на территории ООПТ, вероятно, получают повышенные дозы поллютантов. Ввиду того, что загрязнения сюда поступает перманентно, в популяциях еще не прошел отбор особей, имеющих более эффективный репарационный аппарат, как это произошло в промышленных зонах. Для сравнения: в наиболее чистых биотопах, находящихся на удалении от промышленных территорий и обрабатываемых полей, ИДК не превышал 0.02 ± 0.01 , $\%DNA_t = 5.9 \pm 1.5$, $tM = 1.2 \pm 0.7$.

Стоит отметить, что в колониях инвазивных видов, несмотря на обитание в урбанизированной среде района исследования, также отмечаются пониженные значения разрушения ДНК. Например, в колониях северокавказского вида *St. ravergensis*, который в последнее десятилетие активно осваивает городскую среду, в том числе и обочины оживленных автомагистралей, значение ИДК = 0.016 ± 0.014 , $\%DNA_t = 5.3 \pm 0.5$, $tM = 1.0 \pm 0.4$. Данный факт можно объяснить особенностью эволюции этого вида, формирование которого шло в условиях высокой солнечной инсоляции горных районов, что способствовало формированию популяций с активными антимутагенными свойствами (Алекперов, 1984). Данное явление можно рассматривать как предпосылку для дальнейшего развития инвазионного процесса.

EVALUATION OF THE DNA DAMAGE DEGREE IN THE POPULATIONS OF TERRESTRIAL MOLLUSKS INDICATOR SPECIES

Snegin E. A., Snegina E. A.

Belgorod State National Research University, Belgorod, Russia

e-mail: snegin@bsu.edu.ru

Evaluation of mutagenic pressure on the natural communities of the Central Russian Upland (Russia, Belgorod region) was carried out by the method of DNA-Comet (Comet Assay). As the research object terrestrial mollusks were chosen. According to obtained data, in spite of strong urbanization of the study area, the DNA damage degree in examined mollusk groups can be counted as insignificant. On the one hand, it means the absence of damage factors with genotoxic effect in the sampling points, and on the other hand, it demonstrate active reparation processes in animal organisms, which neutralize negative environmental effects.

Key words: *bioindication, ecotoxicology, Comet Assay, terrestrial mollusks.*

РАДИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В РАЙОНАХ РАЗВЕДКИ И ДОБЫЧИ РАДИОАКТИВНОГО СЫРЬЯ В ЯКУТИИ

Собакин П. И.

Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск, Россия

e-mail: radioecolog@yandex.ru

На территории Якутии поисково-разведочные работы на россыпях монацита впервые проведены в южной ее части в 30–40-х годах прошлого века. В результате было установлено широкое распространение в аллювиальных отложениях монацита в Алданском, Тыркандинском, Учурском и других рудных районах (Горошко и др., 2006). Позже, в 1947–1950 гг., в пределах Алданского рудного района выявлены и изучены россыпи: Керакская, Николкинская, Васильевская и др. В связи с возможностью использования тория в атомной промышленности Правительством СССР в 1949 г. было принято решение начать добычу монацита на р. Васильевка Якутской АССР. Однако со временем необходимость в торийсодержащем сырье отпала и в 1952 г. добыча монацита из россыпи Васильевка была прекращена (Пятов, 2005). Одновременно с добычей монацита в северо-восточной части Якутии велись геолого-разведочные работы на семи урановых месторождениях (Терем, Томтор, Агей, Гурга, Новый-Ус, Мун, Ун), расположенных на хребте Улахан-Чистай (Ложников, 2003). В начале 1960-х годов были открыты урановые месторождения на Алданском нагорье. В пределах рудного района выявлено несколько десятков урановых месторождений (Элькон, Эльконское плато, Курунг, Непроходимый и др.).

В ходе радиоэкологических работ нами радиометрическими методами изучены отвалы радиоактивных горных пород и руд, складированные на дневную поверхность на территории горных выработок (штольни, шахты) Сугунской (хребет Улахан-Чистай) и Эльконской (Алданское нагорье) группы урановых месторождений. Подобные работы также были выполнены на территории монацитовых россыпи Васильевка. Кроме радиометрических измерений, с отвалов и примыкающих к ним территорий отбирали образцы растений, воды и донных отложений для лабораторного анализа на содержание радионуклидов. Результаты исследования показали, что мощность экспозиционной дозы гамма-излучения на поверхности отвалов месторождений (Томтор, Агей, Гурга и Новый-Ус) варьирует от 20 до 227 мкР/ч. В мелкоземле обследованных отвалов величина эффективной удельной активности (Аэфф.) радионуклидов изменяется от 276 до 2113 Бк/кг. Наиболее высокое ее значение характерно для отвалов пород месторождения Томтор. По Аэфф. часть отвалов уранового месторождения Томтор можно отнести к производственным отходам второй категории, а большую часть отвалов этого и других месторождений — к отходам первой категории. Как известно, если отходам второй категории требуется специальный учет, хранение и контроль, то отходы первой категории можно ис-

пользовать в дорожном строительстве. Концентрация ^{238}U в исследованных видах растений (ива чукотская, дриада, осока и мхи), произрастающих в зонах техногенного загрязнения, изменяется от 3 до $52 \cdot 10^{-4}\%$, а ^{226}Ra — от 18 до $120 \cdot 10^{-1}\%$. Эти значения превышают фоновые величины в 3–10 раз.

Район расположения россыпи монацита Васильевка в Алданском нагорье характеризуется сложной радиэкологической обстановкой, связанной с геологическими особенностями территории и техногенным воздействием на нее. На обследованной территории величина естественного радиационного фона по мощности экспозиционной дозы гамма-излучения составляет 6–40 мкР/ч и более. Наибольшие значения мощности дозы характерны для массивов гранитных пород водораздела и аллювиальных отложений долины, к которым приурочено месторождение монацита. В пределах россыпи аномальные величины мощности дозы гамма-излучения на отдельных участках достигают 180–460 мкР/ч, что превышает нормальный природный радиационный фон в 9–23 раза. В процессе разработки россыпи в местах первичного и вторичного обогащения песков монацитом на территории шахт и фабрики происходило локальное поверхностное радиоактивное загрязнение местности. В таких условиях полевые радиометрические методы в основном выявляют участки с более высоким уровнем техногенных концентраций радионуклидов (торий, уран) в верхнем слое почвогрунта или почвы. Максимальная концентрация тория ($6300 \times 10^{-4}\%$), обнаруженная в почвогрунтах территории фабрики, превышает местный геохимический фон ($35 \times 10^{-4}\%$) в 180 раз. Здесь же зафиксировано самое высокое значение мощности экспозиционной дозы гамма-излучения на поверхности — 1600 мкР/ч. В процессе рассеяния тория в ландшафте значительную роль сыграл ветровой перенос мелкодисперсных твердых частиц из радиоактивного отвала песков в течение длительного времени. У различных видов растений (лиственница Каяндера, ива, осока, иван-чай узколистый, мхи и лишайники), произрастающих на территории фабрики, содержание тория повышено по сравнению с фоновыми значениями на один–два порядка. На участках техногенного загрязнения возле шахт и фабрики обогащенные торием, частично и ураном, почвогрунты и песчаный отвал относятся к производственным радиоактивным отходам второй и третьей категории, которые требуют специального учета и захоронения.

Радиэкологическая обстановка в Эльконском урановорудном районе сложная. Здесь на поверхности отвалов радиоактивных пород и руд мощность экспозиционной дозы гамма-излучения изменяется от 20 до 1400 мкР/ч. Величина эффективной удельной активности радионуклидов в мелкоземле обследованных отвалов изменяется от 276 до 12806 Бк/кг. По величине Аэфф. больше половины отвалов месторождений Элькон, Эльконское плато, Курунг, Непроходимый, Дружное, Невское, Весеннее и Снежное можно отнести к радиоактивно-опасным для окружающей среды отходам, требующим захоронения. В настоящее время в зоне воздействия радиоактивных отвалов содержание ^{238}U и ^{226}Ra в растениях, почвах и донных отложениях на один–четыре порядка величин превышает фоновые значения.

Таким образом, в настоящее время на территории Якутии радиоактивные отвалы пород и руд, оставленные на поверхности земли после разведки и добычи радиоактивного сырья (уран, торий), являются бесконтрольными источниками радионуклидного загрязнения природной среды.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБПК СО РАН на 2017–2020 гг. по разделу «Радиационный мониторинг и радиоэкология мерзлотных ландшафтов Якутии» (0376–2018–0001; рег. номер АААА-А17–117020110056–0).

RADIOECOLOGICAL RESEARCH IN THE AREAS OF EXPLORATION AND EXTRACTION OF RADIOACTIVE RAW MATERIAL IN YAKUTIA

Sobakin P. I.

Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, Yakutsk, Russia
e-mail: radioecolog@yandex.ru

Radioecological monitoring data in the territories where prospecting and exploration for monazite placers, uranium deposits, mine workings and also results of radiometric studies of plants samples, water and bottom sediments ones are submitted. Radioactive dumps of rocks and ores, which were left at the surface ground after exploration and mining of radioactive materials (uranium, thorium), are uncontrolled sources of radioactive pollution of environment. Soil and sandy wastes, enriched by thorium and uranium (radioactive wastes) belong to the second and third category which requires special accounting and disposal.

Key words: *radionuclides, soil, plants, water, bottom sediments, radioactive waste.*

ЭКСТРАПОЛЯЦИЯ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ РАДИОАДАПТАЦИИ ДИКИХ ГРЫЗУНОВ НА ФОРМИРУЮЩИЕСЯ В ПРОЦЕССЕ ОСВОЕНИЯ ИНОПЛАНЕТНОЙ СРЕДЫ ЧЕЛОВЕЧЕСКИЕ ПОПУЛЯЦИИ

Любашевский Н. М.¹, Стариченко В. И.²

¹*Израильская независимая академия развития науки, г. Хайфа, Израиль*

²*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия*

e-mail: nahum.neta@mail.ru

Главная биологическая проблема колонизации Марса — адаптация человека в ряду поколений к инопланетной среде. Но опыт космической медицины

и исследований животных, опирающийся на идентичность патогенных факторов, не учитывает различие мишеней: в полете — это индивиды, на Марсе — популяция. Действительно, надорганизменная организация колонистов соответствует определению «**популяция**», данному С. С. Шварцем: «элементарная группировка организмов определенного вида, обладающая всеми необходимыми условиями для поддержания своей численности необозримо длительное время в постоянно изменяющихся условиях среды». В процессе эволюции популяции в цивилизованном обществе вытеснены социальными формами организации. Игнорировать возвращение к популяции и популяционным закономерностям невозможно: популяция — единица наследственной адаптации и эволюции.

Защита от патогенных факторов — марсианское жилище и скафандр. Полностью не устранимы: изоляция, скафандр, микрогравитация (вес тела ~35% земного). Дозы космического излучения ~1.0 Зв/год, но в галактическом излучении присутствуют сверхэнергетические частицы HZE, от которых Земля защищена магнитосферой. В экспериментах с реакторными ионами Fe и Si (иммитаторами HZE) найдены эффекты, отличающиеся от известных. В мозгу возникают эпигенетические преобразования, нарушающие когнитивные функции и поведение. Фармакологическое воздействие улучшало эпигенетические показатели метилирования ДНК в гиппокампе и восстанавливало поведенческие характеристики, познавательные и моторные возможности. Таким образом, на Марсе преобладающий некомпенсируемый риск — галактическое излучение.

Адекватным объектом сравнения с потенциальными колонистами может быть адаптированная **популяционная группировка** диких животных. На территории Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС) радиоадаптация грызунов установлена через десятилетие после аварии (1957), и исследована коллективами центральных НИИ экологии и генетики АН СССР.

В головной части ВУРСа описано подземное поселение обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*) и определены различия радиоадаптации ее и наземных грызунов (Любашевский и др., 2002а, 2002б; Стариченко, 2004, 2007; Любашевский, 2007, 2015; Стариченко и др., 2014; Любашевский, Стариченко, 2009, 2010, 2017). Обыкновенная слепушонка — единственный в литературе случай **совершенной радиоадаптации**: она жизнеспособна **без признаков патологии**. У наземных грызунов облучение вызывало патологические сдвиги при несомненных признаках радиоадаптации: численность одинакова или выше контрольной, устойчива оседлость — математическое моделирование показало, что не менее 30% это потомки послеаварийного поколения, что согласуется с пониженной миграцией (Валеева и др., 2018). Радиоадаптация этой группы — **несовершенная**. Совершенная и несовершенная адаптации — проявление общебиологических закономерностей: С. С. Шварц (1969) описал аналогично адаптированные виды в экстремальной среде.

Особенности радиоадаптации детерминированы аварийным острым облучением. Слепушонка, защищенная слоем земли, выжила, но ее мигранты на поверхности погибли. Выжившие особи адаптировались как к отсутствию миграционного обмена, так и к облучению. Облученные на поверхности виды вымерли. Радиоактивную территорию заселили мигранты. Радиоадаптация потребовала 17–30 поколений и при сохранившейся пониженной миграции привела к несовершенной ее форме. Хронические лучевые нагрузки их близки к марсианским (0.3–5.0 Зв/год и ~1.0 Зв/год соответственно).

Выявлена патогенетическая роль начального острого облучения популяций в инициации эпигенетических преобразований, показанных А. Г. Васильевым и его сотрудниками. Иллюстрация — сравнение слепушонки на 3 полигонах: эпицентр ВУРСа, Тоцкий полигон (Тоцк), долина реки Теча (Теча) (ЛД — летальная доза, * — достоверная радиоадаптация).

– Мощность дозы первичного облучения: Тоцк (ЛД) > *ВУРС (ЛД) > Теча.

– Мощность дозы хронического облучения: *ВУРС > Теча > Тоцк.

– Интенсивность эпигенетического преобразования: Тоцк (ЛД) > *ВУРС (ЛД) >/= Теча.

Процессы морфогенеза скелета животных импактных популяций, изучаемые под руководством В. Н. Большакова, могут быть материалом для анализа эволюции человека.

Достоверность экстраполяции слепушонка–человек обеспечена их принадлежностью к одному классу, общностью популяционной организации и функционального состояния (адаптация к патогену).

Ориентировочные экстраполяционные заключения:

1. Возможна быстрая и совершенная адаптация (слепушонка); полная и частичная изоляция соответствует совершенной и несовершенной адаптации; условия адаптации — эпигенетические преобразования; ориентировочные границы доз радиоадаптации грызунов 0.3–5.0 Зв/год; популяционная группировка слепушонки порядка сотен особей обеспечивает минимальные требования биологического разнообразия; скрещивания различно адаптированных поколений опасны «эффектом несовершенной адаптации».

2. Адаптация в ряду поколений в марсианской среде должна быть апробирована за несколько лет до колонистов.

3. Анализ главных медицинских проблем экспансии — онкогенеза и поражения мозга:

а). перспективно отсутствие у адаптированной слепушонки при онкогенных лучевых нагрузках признаков поражения ДНК — цитогенетических сдвигов; б). возможно, эпигенетические преобразования в организме, индуцируемые на Марсе, будут способствовать адаптации к эпигенетическим эффектам частиц сверхвысоких энергий НЗЕ галактических лучей в мозговой ткани.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

EXTRAPOLATION OF WILD RODENTS ADAPTATION PATTERNS TO THE HUMAN NEW FORMING POPULATIONS ADAPTABILITY IN PATHOGENIC ENVIRONMENT OF AN ALIEN PLANET

Lyubashevskiy N. M.¹, Starichenko V. I.²

¹*Israeli Independent Academy for Development of Sciences, Haifa, Israel*

²*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Yekaterinburg, Russia*

e-mail: *nahum.nema@mail.ru*

An approach is presented for extrapolating data obtained in rodents which inhabiting the EURT zone for dozens of generations and reaching states of varying degrees of radioadaptation to the human populations developing in the Martian environment. The perfect adaptation is considered on the example of northern mole vole; its population grouping of the order of hundreds of individuals provides minimum biodiversity requirements; generations of crossbreeding differently adapted may be dangerous by «effects of imperfect adaptation». Adaptation in a series of generations in an alien environment should be tested a few years before the colonists.

Key words: *EURT, radioadaptation, northern mole vole, alien environment.*

ИНВЕРСИОННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ *CHIRONOMUS PLUMOSUS* (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) ОЗЕРА СУНГУЛЬ ЧЕЛЯБИНСКОЙ ОБЛАСТИ

Филинкова Т. Н.

Уральский государственный педагогический университет, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: *filink_57@mail.ru*

Изучали политенные хромосомы клеток слюнных желез 112 личинок *Chironomus plumosus* оз. Сунгуль (система Каслинских озер) Челябинской области, собранных 21.06.2007 г. на глубине 2 м. Личинок собирали согласно общепринятой гидробиологической методике (Черновский, 1949; Константинов, 1950; Панкратова, 1970; Шилова, 1976) и для кариологического анализа фиксировали в растворе Карнуа (спирт — уксусная смесь в соотношении 3:1), в котором личинок и хранили, проводя периодическую смену фиксатора. Хромосомные препараты изготавливали по этил-орсеиновой методике (Демин, Шобанов, 1990). Хромосомы картировали по системе Максимовой (1976) и Шобанова (1994). При обозначении последовательностей хромосомных дисков (ПДХ) использовали общеизвестную символику: буква обозначает хромосомное плечо, цифра после буквы указывает

вариант ПДХ, в зиготических сочетаниях в соответствии с ПДХ гомологов указываются две цифры. При оценке хромосомного полиморфизма использованы следующие показатели: доля личинок (%) с гетерозиготными инверсиями (ГИ), доля личинок (%) с двумя и более ГИ в кариотипе, число ГИ на особь, частота встречаемости ПДХ в каждом из плеч.

В оз. Сунгуль отмечены только личинки *Ch. plumosus*. При цитотаксономическом изучении видового состава хирономид других челябинских озер (Агашкуль, Иткуль, Карагуз, Силач и Беликуль) в них обнаружено совместное обитание личинок *Ch. plumosus* и *Ch. entis* с долей личинок *Ch. entis* от 9.71 до 26.8%. Изучение хромосомного полиморфизма *Ch. plumosus* из челябинских водоемов также выявило другие отличительные особенности популяции *Ch. plumosus* из оз. Сунгуль: среднее число ГИ на особь составило в нем 1.04, в других челябинских озерах — 0.22–0.55. Доля особей с ГИ в оз. Сунгуль равна 69.64%, в других челябинских озерах — 22.00–52.24%. Количество личинок с двумя и более ГИ в кариотипе в оз. Сунгуль составляет 25%, в других челябинских озерах такие личинки отсутствовали или их доля равнялась 2.98%. По нашим данным, популяция *Ch. plumosus* из оз. Сунгуль отличается высокой частотой (0.54) особей с ГИ pluV1.2 от всех изученных нами уральских популяций, в которых данный показатель равняется 0.02–0.39. Известно, что ГИ pluV1.2 является одной из основных, и ее проявление зависит от экологических условий среды (Петрова и др., 1996).

Более высокие показатели генотипической изменчивости популяции *Ch. plumosus* из оз. Сунгуль и отсутствие в озере личинок *Ch. entis* можно объяснить деятельностью в 1946–1955 гг. на берегу озера лаборатории, в которой под руководством Н.В. Тимофеева-Ресовского изучали распределение и судьбу различных излучателей, вводимых в почву и пресные водоемы (Емельянова, Гаврильченко, 2000). После закрытия лаборатории остались радиоактивные следы ее деятельности. Специалистами ПО «Маяк» был проведен большой объем работ по ликвидации загрязнений, а охранный режим с данной территории сняли в 2009 г. Известно, что ионизирующие излучения вызывают у хирономид в кариотипе разнообразные изменения (Keyl, 1959; Кикнадзе, Сиирин, 1991; Петрова, 1991, 2013; Кикнадзе и др., 1993; Michailova, Petrova, 1994; Петрова и др., 1994; Голыгина и др., 1996; Петрова, Михайлова, 1996; Petrova, Michailova, 1996; Голыгина, 1999; Кикнадзе, Истомина, 2000; Гундерина, 2001; Белянина, 2012, 2014, 2015), способные сохраняться в популяциях через 60–90 поколений после воздействия радиации (Кикнадзе, Истомина, 2000).

В настоящее время бентосная личинка хирономид, подверженная воздействию загрязнений, рассматривается как типичная модель биомониторинга для экологических и токсикологических тестов (Warwick, 1988; Jannssen de Bisthoven et al., 1992). Существует мнение, что вид приспосабливается к обитанию в разнообразных условиях: при разной температуре, в водоемах различной трофности, в районах с разной радиационной обстановкой степень активности значимых локусов подчиняется определенным закономерностям и является важной частью

формирования и поддержания генетической системы вида (Петрова, 2013). Изучение видового состава и хромосомного полиморфизма представителей рода *Chironomus* озер Челябинской области подтверждает значение личинок хирономид для биоиндикации пресных водоемов.

INVERSION POLYMORPHISM OF *CHIRONOMUS PLUMOSUS* (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) LAKE SUNGUL', CHELYABINSK REGION

Filinkova T. N.

Urals State Pedagogical University, Ekaterinburg, Russia

e-mail: *filink_57@mail.ru*

In this work the data are presented on the study of polytene chromosome in sialaden cells in 112 larvae *Chironomus plumosus* of the lake Sungul' (Kasli lakes), Chelyabinsk region. In comparison with the other lakes of the region in the lake Sungul' the higher indicators of *Ch. plumosus* genetic variation were revealed, and also absence of *Ch. entis* larvae. It was hypothesized the relation of the effects observed to radioactive pollution as the result of activity of the experimental department in the production holding «Mayak».

Key words: *chromosomal polymorphism, polytene chromosomes, Chironomus, bioindication.*

ВЛИЯНИЕ РАДИОАКТИВНОГО И ХИМИЧЕСКОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ НА ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОДОРОЖНИКА БОЛЬШОГО

Шималина Н. С.

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

e-mail: *nadia_malina@mail.ru*

На территории Урала расположены промышленные объекты, деятельность которых привела к формированию зон радиоактивного (Восточно-Уральский радиоактивный след — ВУРС) и химического (зона влияния Карабашского медеплавильного завода — КМЗ) загрязнения. Подобные территории являются уникальными природными полигонами для изучения хронического воздействия техногенных факторов различной природы на живые организмы, в частности на популяции растений.

Цель работы — анализ эколого-генетических характеристик подорожника большого (*Plantago major* L.), произрастающего в зонах химического и радиоактивного загрязнения, а также на фоновых территориях. Отбор материала (семена

и листья подорожника большого) проводили синхронно в 11 ценопопуляциях на территории Южного Урала (3 выборки — из зоны ВУРСа, по 4 выборки — из зоны влияния КМЗ и фоновых территорий).

Выполнена оценка качества семенного потомства подорожника большого F_1 -поколения, сформировавшегося в зонах радиоактивного и химического загрязнения, а также F_2 -поколения, полученного путем культивирования растений на выровненном «чистом» агрофоне. Выявлена высокая меж- и внутривопуляционная изменчивость показателей качества семенного потомства во всех зонах. Снижение ростовых характеристик (длины корней и числа проростков с настоящими листьями) в зонах техногенного загрязнения наблюдалось только на участках с наибольшими уровнями техногенной нагрузки. В F_2 -поколении наименьшая длина корней отмечена в выборке из самого загрязненного участка зоны КМЗ.

Анализ генетического разнообразия подорожника большого проводили с использованием 9 микросателлитных локусов. Выявлено снижение генетического разнообразия подорожника большого в зонах техногенного загрязнения по сравнению с фоновыми. В зоне КМЗ наиболее выраженное снижение генетического разнообразия отмечено на самой загрязненной площадке.

Для оценки состояния про- и антиоксидантных систем у семенного потомства, сформировавшегося в условиях техногенного стресса, определяли содержание малонового альдегида (MDA) и активность ферментов супероксиддисмутазы (SOD), каталазы (CAT) и пероксидазы (POX). Сравнение состояния про- и антиоксидантных систем выявило различия в биохимическом статусе семенного потомства подорожника из зон с разными типами загрязнения. В зоне радиоактивного загрязнения обнаружены более высокая активность SOD и содержание MDA, в выборках из зоны химического загрязнения выявлена низкая активность SOD, CAT и более высокая — POX по сравнению с фоновыми растениями.

RADIOACTIVE AND CHEMICAL CONTAMINATION EFFECT ON THE ECOLOGICAL AND GENETIC PARAMETERS OF GREATER PLANTAIN

Schimalina N. S.

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

e-mail: nadia_malina@mail.ru

We analyzed the genetic diversity, the germinating power of seeds, and the state of the pro- and antioxidant systems in Greater Plantain *Plantago major* growing in areas of radioactive and chemical pollution in the Urals.

Key words: *radioactive and chemical pollution, genetic diversity, Plantago major.*

Секция 7

**ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ
И ФИЛОЦЕНОГЕНЕТИКА**

Section 7

**COMMUNITY ECOLOGY
AND PHYLOCENOGENETICS**

ДИНАМИКА ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ЭКОТОНЕ «ЛЕС–ТУНДРА» НА ПРИПОЛЯРНОМ УРАЛЕ

Алесенков Ю. М., Иванчиков С. В.

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: 051946@mail.ru

Цель работы: выявление динамики возобновления и проникновения популяций *Pinus sibirica* в горную тундру. Работы выполнены на Приполярном Урале. Высота проникновения кедра в экотоне «лес — тундра» составляет около 740 м над ур. м. Крупный подрост в экотоне «лес–тундра» отсутствует, что свидетельствует или о недавнем заселении, или об элиминации крупных особей ввиду неблагоприятных условий.

В процессе изучения динамики лесной растительности Горного Урала нами были выполнены некоторые исследования, касающиеся особенностей возобновления кедра сибирского *Pinus sibirica* в градиенте высоты. Известно, что высота поднятия границы леса зависит от ряда факторов, в частности, от крутизны и экспозиции склонов, сыпучести обломочного материала, структуры горной обстановки в том числе от того, как ориентированы хребты по отношению к преобладающим ветрам. Задачей исследования было выявление динамики возобновления и проникновения популяций *Pinus sibirica* в горную тундру.

Работы выполнены в бассейне реки Парнук. Это приток третьего порядка р. Северная Сосьва (Приполярный Урал). Лесная древесная растительность в этом районе Приполярного Урала поднимается по склонам гор почти до 800 м над ур. м. не сплошным фронтом, а «языками» — интразонально по ложбинам стока. Граница леса проходит на высоте 600–650 м над ур. м. Методической основой исследований послужили рекомендации В. Н. Сукачева (Программа и методика ..., 1974 г.). Место исследований — пологий юго-восточный склон г. Рума (1409,5 м над ур. м.), на котором выше границы леса были заложены поперек горного склона 2 профиля (трансекты). Первая трансекта располагалась на высотном уровне 701 м над ур. м., вторая — на уровне 735 м над ур. м. на выходах незаросшего обломочного материала, образовавшего микротеррасу поперек склона. На каждой трансекте были заложены через 5 м площадки 2×2 м, на которых был учтен подрост и охарактеризован субстрат, на котором он поселился. Были выделены травяно-моховой, лишайниковый и литоморфный субстрат, в качестве которого выступал хлоритово-серицитовый сланец в виде плиток. Очень редко попадались пятна суглинка, на котором не было растительности.

Растительный покров представлен арктоусом, брусникой, водяникой, осокой, голушикой ветреницей перистой. В покрове встречались мелкие мхи — (ракоми-

триум) и лишайники (кустистые кладонии). Растительность характерна для ерничково-лишайниковых горных каменистых тундр Приполярного Урала (Горчаковский, 1975). Почвенный разрез (прикоп): A_0 0–1 см — растительный опад; A_1 1–3 см — коричневая разложившаяся подстилка с корнями растений; A_1B 3–10 см — рыхлый, коричневатый суглинок с корнями растений и пластинками сланца; BC 10–20 см — бурый мелкокомковатый суглинок, с блестками слюды, древесной, щебнем; ниже плотный крупнопластинчатый сланец. Проективное покрытие субстрата на трансекте состоит из следующих компонентов: плитняк — 42%, лишайник — 18%, растительный покров, дернина — 40%. На трансекте 2 проективное покрытие состояло из на 25%, травяно-мохового субстрата — на 54% и лишайникового на 21%.

Породный состав подроста — кедр, лиственница и береза карликовая. На трансекте 1 учтено кедров 20916 экз./га, лиственница — 500 экз./га, березы карликовой — 1917 экз./га. В том числе, погибших экземпляров подроста кедров 1834 экз./га. Подрост кедров возобновился как единичными особями, так и «гнездами» — пучками всходов.

Предварительные выводы. 1. Высота проникновения (инвазии) кедров в экотоне лес — тундра составляет около 740 м над. ур. м. 2. Весь учтенный подрост древесных видов визуально отнесен к ослабленному, угнетенному, маложизнеспособному (по: Касимов, 1958; Данилик, 1977). 3. Значительную роль в процессе заселения свободных экотопов подростом кедров играет характер субстрата. Большая часть экземпляров поселившегося подростов приурочена к растительному покрову. Единично встречаются особи на лишайниковом субстрате. 4. На обеих трансектах отсутствует крупный подрост, что свидетельствует или о недавнем заселении, или об элиминации крупных особей ввиду неблагоприятных условий.

DYNAMICS OF FOREST VEGETATION IN ECOTONE «FOREST-TUNDRA» AT SUBPOLAR URALS

Alesenkov Yu. M., Ivanchikov S. V.

Institute: Botanic Garden UB RAS, Ekaterinburg, Russia

e-mail: 051946@mail.ru

Dynamics of recovery and penetration into mountain tundra of *Pinus sibirica* populations was studied in the Subpolar Urals. The height of the cedar penetration in ecotone «forest-tundra» comes to about 740 m above-sea level. There is no big regrowth in the ecotone that suggests either recent colonization or elimination of big individuals under unfavorable conditions.

Key words: upper timberline, *Pinus sibirica*, Subpolar Urals.

РОЛЬ ДОЛГОВРЕМЕННЫХ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ В ДИНАМИКЕ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ В ГОРНЫХ УСЛОВИЯХ

Ананин А. А.^{1,2}

¹ФГБУ «Заповедное Подлесье», г. Улан-Удэ, Россия

²Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, г. Улан-Удэ, Россия

e-mail: a_ananin@mail.ru

Долговременные климатические изменения оказывают влияние как на сроки весеннего прилёта птиц, так и на формирование гнездового населения птиц горно-таежных лесов и местообитаний подгольцового и гольцового поясов, на межгодовую динамику локального обилия и перераспределение гнездящихся видов птиц.

Количественные учеты птиц на постоянных маршрутах выполнены в горно-лесном, подгольцовом и гольцовом поясах западного макросклона Баргузинского хребта (460–1700 м над ур.м.) в 1984–2017 гг. на территории Баргузинского государственного природного биосферного заповедника (54°01'–54°56' с.ш., 109°28'–110°22' в.д.). Общая протяженность пеших маршрутных учетов — 18 990 км, в том числе в гнездовой период — 7960 км. Обилие птиц рассчитано по методу Ю. С. Равкина (1967). Территория заповедника может рассматриваться как эталонная для организации долговременного мониторинга и прогнозирования ответов биоты.

За последние 60 лет на ключевом участке зарегистрированы значительные по масштабам изменения климата, выразившиеся в потеплении весенних и летних месяцев и, как следствие, в увеличении среднегодовой температуры воздуха, что совпадает с общей логикой глобального потепления. Температурный режим зимних (за исключением февраля) и осенних (за исключением сентября) месяцев существенно не трансформировался. В совокупности климатические изменения привели к усилению аридности климата и в некоторой степени к росту его континентальности (Ананин и др., 2001; Ананин, Ананина, 2002; Ананина, Ананин, 2013, 2017).

Весенняя погода как прямо, так и через развитие фенологических процессов в биоценозе влияет на динамику многих биологических явлений в годовом цикле птиц. В Северо-Восточном Прибайкалье метеорологические условия апреля и мая воздействуют на процессы формирования местного населения птиц за счет изменения количества обосновавшихся в районе гнездования особей.

Метеорологические условия весны и начала лета (теплообеспеченность и количество осадков) и весенняя фенологическая обстановка (сроки схода снегового покрова и развития растительности) влияют на наличие и доступность кормовых ресурсов и гнездопригодность местообитаний, а через них — на особенности формирования местного населения птиц. Изменчивость этих параметров служит причиной разнонаправленных изменений обилия мигрирующих и оседлых ви-

дов птиц в различных высотно-поясных выделах и соседних речных долинах в пределах одного пояса растительности, отличающихся по своим экологическим условиям (Ананин, 2011, 2015).

У многих видов наблюдаемое непостоянство локального населения обусловлено сменой предпочитаемых мест гнездования значительного числа особей в зависимости от экологических условий периода миграций и начала гнездования. На процессы формирования гнездового населения в горах оказывают влияние и условия предыдущего года, включающие баланс тепла и влагообеспеченности, определяющие формирование величины биомассы беспозвоночных животных в текущем году как кормовой базы для большинства насекомоядных видов. Количество особей, достигших района гнездования и «осевших» в конкретном местообитании, определяется также обстоятельствами пролонгации весенних миграций, сопровождающимися явлениями «недолёта» или «перелёта», а также изменениями выживаемости на местах зимовок.

Выявлены статистически значимые связи многолетних изменений гнездового обилия птиц высотно-поясных выделов ключевого участка с погодно-климатическими параметрами весны текущего года и весенне-летними значениями теплообеспеченности и величины осадков в предшествующий год. Изменчивость этих абиотических факторов служит причиной как ежегодного перераспределения плотности населения многих видов между высотно-поясными выделами и между соседними речными долинами, так и модификации численности птиц на всем ключевом участке (Ананин, 2006, 2010).

В районе исследований отмечена реакция птиц на климатические изменения в регионе, выражающаяся в форме долговременных сдвигов дат весеннего прилёта. Этот отклик не имеет однозначного характера — отмечены как положительные, так и отрицательные тренды (Ананин, 2002, 2006; Ananin, Sokolov, 2009). Из 54 видов, для которых выявлены тенденции изменения сроков весеннего прилёта в 1939–2017 гг., 28 видов (51.8%) стали прилетать раньше, 15 видов (27.8%) появляются в среднем позднее, а для 11 видов (20.4%) сроки не изменились.

Для ряда перелётных птиц обнаружена связь гнездового обилия вида с датами первой весенней регистрации в районе гнездования. Повышение гнездовой плотности у разных видов может регистрироваться как при более раннем, так и при относительно запоздалом прилёте. Для некоторых видов при раннем прилёте наблюдается повышение обилия на одних участках и его снижение — в других высотных поясах. Такие взаимозависимости сроков прилёта и гнездовой плотности могут определяться связями сроков прилёта птиц с погодно-климатическими условиями весны, а также тем, что формирование местного гнездового населения птиц во многом обуславливается теплообеспеченностью и суммой осадков весной и в начале лета.

Отмеченные сдвиги сроков весеннего прилёта птиц вследствие глобальных изменений климата могут оказывать воздействие на формирование и динамику гнездового населения и также сопровождаться направленными трансформациями локального обилия гнездящихся видов.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУ «Заповедное Подлеморье», а также при частичной финансовой поддержке Программы фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2013–2020 гг., проект № VI.51.1.2 (AAAA-A17-117011810035-6).

ROLE OF LONG-TERM CLIMATE CHANGES IN THE DYNAMICS OF BIRD POPULATION IN MOUNTAINS

Ananin A. A.^{1,2}

¹FSE «Zapovednoe Podlemorye», Ulan-Ude, Russia

²Institute of General and Experimental Biology SB RAS, Ulan-Ude, Russia

e-mail: a_ananin@mail.ru

We recorded the reaction of birds to the climate change in the region which was expressed as long-term shifts of the dates of spring arrival. We identified the statistically significant relationships between the long-term changes of the breeding abundance in the birds of the altitudinal zone parts of the key area and the weather and climatic parameters of the current spring and the spring and summer values of heat supply and precipitation in the previous year.

Key words: arrival, breeding abundance, terms, mountain conditions, the Barguzin Ridge.

НОВЫЙ АТЛАС ЭКОСИСТЕМ МОНГОЛИИ КАК ОСНОВА ДЛЯ ЛАНДШАФТНО-ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА

Андреев А. В.¹, Гунин П. Д.¹, Бажа С. Н.¹, Востокова Е. А.¹,
Петухов И. А.¹, Саандарь М.², Адьяа Я.³

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия

²МонМэп Инжиниринг, Улан-Батор, Монголия

³Институт общей и экспериментальной биологии АНМ, г. Улан-Батор, Монголия

e-mail: monexp@mail.ru

Совместная Российско (Советско)-Монгольская комплексная биологическая экспедиция РАН и АНМ (СРМКБЭ) уже около 50 лет проводит исследования на территории Монголии. В составе экспедиции работали выдающиеся ученые — ботаники, почвоведы, географы, зоологи, экологи и др.

В 1995 г. была издана карта экосистем Монголии масштаба 1:1000000 (Eco-

systems of Mongolia. Map. S. 1:1000000. М.: EKOR, 1995. 14 p.), зафиксировавшая состав, пространственное расположение и состояние экосистем Монголии в 1989 г. Публикация этой карты стала одним из самых значительных научных достижений экспедиции. Проведена огромная работа по накоплению многолетних данных о динамике развития и функционирования основных типов экосистем. Все эти материалы стали исходной базой для создания современного атласа «Экосистемы Монголии».

Атлас «Экосистемы Монголии» является крупным обобщающим картографическим трудом. Большая часть карт посвящена характеристике природных экосистем страны, степени и формам их дестабилизации под воздействием антропогенных факторов. Содержательная основа атласа — это карты современной антропогенной нарушенности экосистем аймаков Монголии, разработанные в результате мониторинга состояния природных экосистем всех аймаков в период с 2010 по 2015 г. и изучения состояния экосистем отдельных сомонов и других модельных территорий.

Масштаб карт, представленных в атласе, в значительной степени зависит от формата печатных листов; в первую очередь это касается мелкомасштабных карт, охватывающих всю территорию Монголии, природно-экономических регионов и крупных аймаков. Масштаб картографирования и авторских вариантов карт территорий аймаков составляет 1:1 000 000; картографирование сомонов, модельных полигонов и больших природоохранных территорий выполнено в масштабе 1:200 000; оригиналы карт ключевых и эталонных участков создавались в крупных масштабах — 1:10 000 — 1:50 000.

Атлас состоит из пяти больших разделов: общего и четырех региональных. Первый общий раздел содержит карты аналитической категории, созданные на основе обработки статистических данных и содержания инвентаризационных карт: карты зонирования (климатического, ландшафтного), типов экосистем, экологической нестабильности, бассейнов рек и болотных экосистем; карты ООПТ и ареалов редких видов диких млекопитающих и птиц. Остальные четыре раздела охватывают карты соответственно четырех природно-экономических регионов Монголии — Западного, Хангайского, Центрального и Восточного. В каждом из региональных разделов представлены карты антропогенной нарушенности экосистем региона, карты природных комплексов (растительность, почвы, животные, леса) и хозяйственно-экономических объектов земельного фонда (пахотные земли, месторождения полезных ископаемых, водопойные колодцы и родники и пр.), сгруппированные для каждого аймака, в том числе крупномасштабные тематические. Большинство этих карт представлено для двух периодов — по состоянию на 1990 г. и 2015–2017 гг.

Все карты в атласе обеспечены соответствующими легендами, проиллюстрированы фотографиями; в атлас включены информационные таблицы и графики, пояснительные тексты. Каждый региональный раздел атласа включает серию общерегиональных карт: административного деления региона, экосистем

(по материалам 1990 г.) и антропогенной нарушенности экосистем по состоянию на 1990 и 2017 гг. с расчетными таблицами запасов пастбищных кормов, территорий заготовки кормов, земельного фонда (по состоянию на 2015 г.), развития туризма (2015 г.), и карты, иллюстрирующие изменения, произошедшие с 1990 до 2015–2017 гг.: плотность населения, поголовье различных видов скота, распространение пахотных земель, добыча полезных ископаемых.

Атлас подготовлен как в бумажном, так и в цифровом форматах, печатается на английском языке. Для карт, вошедших в него, были созданы ГИС. Формат атласа альбомный (А3+). В атласе 261 стр., 256 тематических карт, которые вместе с легендами к ним размещены на 233 стр., информационные таблицы занимают 8 стр., пояснительные тексты — 15 стр. Содержание атласа проиллюстрировано 520 фотографиями.

Атлас дает наглядное представление о масштабных многолетних научных исследованиях, проводимых в рамках СРМКБЭ РАН и АНМ. Он предназначен для широкого круга пользователей, в т.ч. научных работников — исследователей природы Монголии и Южной Сибири, экологов, географов, ботаников, зоологов и др. Информация, содержащаяся в атласе, будет полезной для использования административными, планирующими, природоохранными органами Монголии, а также для промышленных и общественных организаций.

Атлас «Экосистемы Монголии» явился результатом работы большого коллектива исследователей, принимавших участие в изучении и картографировании экосистем Монголии и их компонентов, в оценке степени их антропогенной дестабилизации и современного состояния. В общей сложности в работе по подготовке атласа на разных этапах приняло участие более 100 ученых и специалистов из числа участников экспедиции, а также из различных государственных, образовательных и негосударственных учреждений России и Монголии.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИПЭЭ РАН № 0109–2018–0078.

NEW ATLAS OF THE ECOSYSTEMS OF MONGOLIA AS A BASIS FOR LANDSCAPE ECOLOGICAL MONITORING

Andreev A. V.¹, Gunin P. D.¹, Bazha S. N.¹, Vostokova E. A.¹,
Petukhov I. A.¹, Saandar M.², Adyaa Y.³

¹*Severtsov Institute of ecology and evolution RAS, Moscow, Russia*

²*MonMap Engineering, Ulaanbaatar, Mongolia*

³*Institute of General and Experimental Biology MAS, Ulaanbaatar, Mongolia*

e-mail: monexp@mail.ru

Atlas «Ecosystems of Mongolia» was created. It contains 261 pages, 256 thematic maps, and 520 photos. The most of the maps are assigned to description of natural

ecosystems in the country, to their destabilization forms and degrees under anthropogenic impact. Conceptual foundation of the atlas is the maps of temporary anthropogenic disturbance of ecosystems in aimags (administrative subdivision in Mongolia); these maps were developed by the results of natural ecosystems monitoring from 2010 to 2015.

Key words: *Mongolia, geographical atlas, ecosystems condition, anthropogenic disturbance.*

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ЕЛОВЫХ КУЛЬТУРЦЕНОЗОВ В РАЗНОТРАВНО-ЗЕЛЕНОМОШНОМ ТИПЕ ЛЕСА В СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Андреева Е. М., Терехов Г. Г., Стеценко С. К.

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: *e_m_andreeva@mail.ru*

Цель: оценить санитарное состояние искусственных еловых насаждений в подзоне южной тайги Среднего Урала. Работы выполнены в Невьянском лесничестве на научно-производственных участках *Picea obovata* и *Picea abies* в ельнике разнотравно-зеленомошном. В среднем состояние и продуктивность деревьев *Picea obovata* лучше, чем *Picea abies*. В целом, насаждения находятся в удовлетворительном состоянии.

Проблема лесовосстановления и сохранения хвойных лесов актуальна. Одно из направлений исследований — изучение факторов ослабления еловых насаждений (Крылов, 2018; Селиховкин и др., 2018 и др.), которые на Урале занимают более 4 млн. га, том числе, культуры ели — около 900 тыс. га (Терехов, 2012). Санитарная оценка этих насаждений, особенно искусственных, почти не изучена. Поэтому мониторинг их состояния с целью ранней диагностики заболеваний и выявления возможных очагов вредителей имеет большую теоретическую и практическую значимость.

Цель настоящего исследования — оценить санитарное состояние искусственных еловых насаждений в подзоне южной тайги Среднеуральской низкогорной провинции Уральской горнолесной области.

Методика. Исследования выполнены на территории Починковского участка лесничества Невьянского (ранее Билимбаевского) лесничества на научно-производственных участках ели сибирской (*Picea obovata*) и ели европейской (*P. abies*) в ельнике разнотравно-зеленомошном. Было заложено два участка: первый — на восточном макросклоне в нижней его части на старой (6-летней) вырубке, второй — в нижней части западного макросклона на свежей (однолетней) вырубке. Культуры ели на участках заложены в 1986 г. (из-за разновозрастного

посадочного материала биологический возраст деревьев — 35 и 36 лет). Группа типов почв по режиму увлажнения соответствуют свежим, периодически влажным с наличием верховодки летом. Участки разделены на две секции: опытная, занимающая большую часть территории, и контрольная (без рубок ухода). На каждой опытной секции проведено по два приёма рубок ухода: осветление в 9-летних культурах и прочистка 18-летних культур (удаление всех естественных деревьев и дополнительно изреживание деревьев ели в рядах). Метод и способ уходов на всех участка одинаковый. Текущий состав насаждений на опытных секциях — 10Е, на контрольных — 3ЕЗБЗОс1Пх ед.Е естественная. При сплошном перечёте измеряли диаметр ствола и кроны, высоту ствола и протяжённость кроны, оценивали состояние каждого дерева елей по 6-бальной шкале (Постановление Правительства РФ от 20.05.2017 N 607 «О Правилах санитарной безопасности в лесах»). Рассчитывали средний балл санитарного состояния каждого исследованного насаждения. Одновременно фиксировалось наличие смоляных ран, наросты и раковые образования, а также неинфекционные пороки ствола и ветвей.

Результаты. Ель европейская превосходит ель сибирскую по ряду показателей, но наибольшие различия между видами наблюдаются по диаметру ствола и проекции кроны. Большинство деревьев елей сибирской и европейской на первом участке соответствовало здоровым (у обеих елей средний балл санитарного состояния не превышал 1.5). Однако после штормового ветра, имевшего место в данном районе в начале июня 2017 г., отмечен вывал отдельных групп (до 3–6 деревьев подряд) деревьев ели в рядах. Кроме этого данное насаждение подвергается рекреационной нагрузке в летнее-осенний период сбора грибов.

На втором участке состояние ели сибирской (бал санитарного состояния в разных вариантах составил 1.4–1.6) было лучше, чем у ели европейской (санитарное состояние насаждений без изреживания было 1.9, с изреживанием — 2.2). Учеты показали, что на втором участке значительно выше доля деревьев с различными образованиями на стволах, по сравнению с другими насаждениями. Так, у ели европейской на данном участке наросты, раковые образования и язвы были отмечены в вариантах с изреживанием у 63% деревьев и без изреживания — у 71% деревьев, соответственно. Также были отмечены единично ведьмины метлы и сухие водяные побеги. Одна из возможных причин этого — негативное влияние абиотических факторов. Известно, что систематическое повреждение стволов низкими температурами может приводить к появлению раковых ран (Семенкова, Соколова, 1992), а на данном участке в первые 15 лет после посадки культуры ели подвергались влиянию поздневесенних заморозков (Терехов, 2012). Это оказало большое влияние, в том числе, и на появление технических пороков ствола и древесины. Учеты показали, что количество деревьев с такими пороками как многовершинность, многоствольность, пасынки, наклон и изгиб стволов на данном участке превышает 90%, тогда как на первом участке доля таких деревьев была незначительна.

Заключение. Еловые искусственные насаждения 35–36-летнего возраста в ельнике разнотравно-зеленомошном находятся в удовлетворительном состоянии. По

биологической устойчивости (Мозолевская и др., 2013) эти насаждения относятся преимущественно к 1 классу. Устойчивость их может снижаться под влиянием рекреационной нагрузки и неблагоприятных природных факторов. Насекомые-фитофаги в настоящее время не оказывают значительного влияния на состояние насаждений, лесозащитных мероприятий не требуется, однако проведение мониторинга за состоянием исследованных насаждений остается востребованным.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Ботанического сада УрО РАН.

ASSESSMENT THE STATE OF SPRUCE PLANTATION IN THE MIXTOHERBOSO-HYLOCOMIOSUM FOREST TYPE OF THE SVERDLOVSK REGION

Andreeva E. M., Terekhov G. G., Stetsenko S. K.

Institute: Botanic Garden UB RAS, Ekaterinburg, Russia

e-mail: e_m_andreeva@mail.ru

Estimation of sanitary forest state of 35–36 age spruce plantations is made. Spruce plantations in mixtoherboso-hylocomiosum forest type have satisfactory health. Sustainability of the plantations under the influence of recreational pressure and unfavorable weather conditions is reduced.

Key words: *spruce plantations, forest conditions, sanitary forest state, Picea obovata, Picea abies.*

РАСТЕНИЯ-ИНТРОДУЦЕНТЫ КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЛОВУШКИ ДЛЯ ПОТЕНЦИАЛЬНЫХ ИНВАЙДЕРОВ — НАСЕКОМЫХ И ПАТОГЕНОВ

Баранчиков Ю. Н.¹, Серая Л. Г.²

¹*Институт леса им В. Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН, г. Красноярск, Россия*

²*ВИНИИ фитопатологии, п. Большие Вяземы, Московская обл., Россия*

e-mail: baranchikov-yuri@yahoo.com

Фитотрофные организмы обычно являются непременными составляющими консортивных группировок древесных пород и имеют длительную историю взаимных эволюционных приспособлений, включающих в себя, помимо прочего, и развитые механизмы сдерживания катастрофических колебаний чис-

ленности. Искусственное внесение в сложившиеся экосистемы новых видов животных, микроорганизмов или растений из других частей света может нарушить эволюционно устоявшееся равновесие и нанести существенный урон состоянию сообщества.

В снижении риска заноса и поселения пришельцев существенную роль может сыграть прогноз, позволяющий выделить потенциального инвайдера до его появления в стране. Основным становится вопрос о выделении целевых видов для этого анализа. Ответ на него осложняется тем, что, оказавшись в новом местообитании, практически любой вид лишается своих эволюционно-полученных сдерживающих факторов (паразитов, патогенов, устойчивых растений-хозяев). По этой причине зачастую свои потенциальные возможности к разрушению новых местообитаний реализуют виды, которые «на родине» во «вредителях» никогда не числились.

В 2002 г. Национальный исследовательский совет США предложил использовать для выявления потенциальных вредителей американских видов растений так называемые «деревья-стражники» (sentinel trees) — уже существующие на других континентах посадки древесных растений. Эта идея получила широкий отклик (Eschen et al., 2018) и реализуется в настоящее время, в частности в рамках International Plant Sentinel Network, объединяющей в первую очередь ботанические сады и арборетумы. Европейская и Средиземноморская организация по защите растений (EPPO) в 2018 г. разработала международный стандарт «Sentinel woody plants: concepts and application» (Orlinski, 2018).

Мы продемонстрировали плодотворность этого подхода в ходе наших исследований нескольких видов дальневосточных консументов ясеней и пихт в коллекции Главного ботанического сада РАН в г. Москве.

Сравнение распределения деревьев 18 видов пихт здоровых и атакованных инвазийным тандемом уссурийский полиграф (*Polygraphus proximus*)/пихтовая grosманния (*Grosmannia aoshimae*) (далее УП/ПГ) позволило выявить связь толерантности к инвайдерам с надвидовым таксономическим положением пихт. Так, виды пихт из секции *Abies* (*A. alba* и *A. normanniana*) оказались устойчивыми как к короеду, так и к фитопатогенному грибу, в то время как все виды секции *Balsamea* — как палеарктические (*A. sachalinensis*, *A. gracilis* и особенно *A. sibirica*), так и северо-американские (*A. balsamea*, *A. lasiocampa* и др.) — сильно страдали от нападения. Дальнейшая работа с коллекцией позволила выявить и некоторые возможные факторы устойчивости: отличия в анатомическом строении коры и флоэмы (Астраханцева и др., 2016), а также в составе летучих соединений терпеновой природы (Баранчиков и др., 2018). Результаты этих работ позволяют заключить, что леса Центральной Европы и Кавказа с доминированием пихт из секции *Alba* вряд ли будут освоены инвазийным комплексом УП/ПГ.

Сложнее оказалась ситуация с завезенными консументами ясеней: ясеновой узкотелой златкой (*Agilus planipennis*) (далее ЯУЗ) и халаровым некрозом ветвей

ясеня (патогенный гриб *Hymenoscyphus fraxineus*) (далее НВЯ). Златка, согласно дендрохронологическому анализу, убила первое дерево ясеня в коллекции ГБС в 1979 г. (Baranchikov et al., 2016), а гриб появился в г. Москве сравнительно недавно (Звягинцев и др., 2014). Златка уничтожила или сильно повредила в саду все американские и все три европейских вида ясеней (*Fraxinus excelsior*, *F. ornus* и *F. angustifolia*), не тронув дальневосточные *F. chinensis* и *F. mandshurica* (Баранчиков и др., 2014). Никакой связи устойчивости с таксономическим положением видов не прослеживается, только с географическим происхождением и, значит, с совместной эволюцией. Патоген НВЯ поражает все виды ясеней (Nielsen et al., 2016; Seraya et al., 2017), при этом американский *F. pennsylvanica* поражается им в меньшей степени, чем европейский *F. excelsior*, в то время как у ЯУЗ наблюдается обратная тенденция (Баранчиков и др., 2018).

Наши и немногочисленный пока ряд других работ, обзор которых будет дан в докладе, доказывают полезность подхода к коллекциям интродуцированных растений как к своеобразным «экологическим ловушкам» для потенциальных вредителей и патогенов в регионах-источниках интродукции.

Работа выполнена в рамках государственного задания Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН (тема АААА-А17–117101820002–3), а также при частичной поддержке РФФИ (проекты № 17–04–01765 и 17–04–01486) и проекта ЕС COST (action FP1401 «Global Warning»).

INTRODUCED PLANTS AS ECOLOGICAL TRAPS FOR POTENCIAL INVADERS — INSECTS AND PATHOGENS

Baranchikov Yu. N.¹, Seraya L.G.²

¹*Sukachev Institute of Forest FRC KSC SB RAS, Krasnoyarsk, Russia*

²*Institute of Phytopathology, Bolshyye Vyazemy, Moscow District, Russia*

e-mail: baranchikov-yuri@yahoo.com

Productiveness of sentinel trees application approach was demonstrated in investigation of several Far-Eastern species which are the consumers of ash-trees and firs in the Main Moscow Botanical Garden of Academy of Sciences. It was analyzed the two tandems of Ussurian polygraph (*Polygraphus proximus*) / fir grosmannia (*Grosmannia aoshimae*) in relation to 18 fir species and emerald ash borer (*Agrilus planipennis*) / halar apobiosis (*Hymenoscyphus fraxineus*) of ash limbs in relation to the European and American ash species. Substantiated is the usefulness of approach to the collections of introduced species as to «ecological traps» for potential pests and pathogens in regions that are sources of introduction.

Key words: *sentinel trees, Ussurian polygraph, fir grosmannia, emerald ash borer, halar apobiosis.*

ВЛИЯНИЕ ТИПА МИКОРИЗЫ НА СКОРОСТЬ РАЗЛОЖЕНИЯ СМЕСИ КОРНЕЙ В ЗОЛЬНОМ СУБСТРАТЕ

Бетехтина А. А.¹, Некрасова О. А.¹, Радченко Т. А.¹, Дергачева М. И.²

¹Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия

²Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, г. Новосибирск, Россия

e-mail: betechtina@mail.ru

Техногенные неозокотопы могут служить удобной моделью начальных этапов почвообразования, изучения углеродо- и азотонакопления с нулевой отметки без поправки на влияние предыдущих экосистем. Образование и разложение тонких корней играют важную роль в цикле углерода (С) наземных экосистем (Clemmensen et al., 2013). Несмотря на то, что корневым опадом вносится существенный вклад в углеродонакопление и является источником питательных веществ во многих экосистемах (Clemmensen et al., 2013; Lynch et al., 2013), а тип микориз имеет ключевое значение в соотношении С:N в почве (Averill et al., 2014), влияние типа микоризы на разложение корней в техногенном субстрате, и в частности на скорость разложения корней на начальных этапах почвообразования, ранее не исследовалось.

Целью настоящей работы было изучение скорости разложения смеси корней с разным типом микориз в связи с их разным элементным составом и элементного состава корней после 150-дневного разложения в зольном субстрате.

Для эксперимента отбирали тонкие корни диаметром < 0.5 мм, принимая в расчет обилие вида в конкретном фитоценозе. Для первого варианта опыта (ЭМ) была составлена смесь из тонких корней двух эктомикоризных видов (ЭМ) — *Betula pendula* (0.12 г сухого веса), *Populus tremula* (0.12 г) и одного эрикоидно-микоризного вида (ЭрМ) — *Pyrola rotundifolia* (0.01 г); для второго варианта опыта смесь тонких корней пяти арбускулярно микоризных видов (АМ) — *Poa pratensis* (0.14 г), *Erigeron acris* (0.01 г), *Silene nutans* (0.05г), *Plantago media* (0.03 г), *Pimpinella saxifraga* (0.03 г). Микроскопический анализ показал, что все выбранные виды в условиях самозарастающего золоотвала ВТГРЭС (Верхнетагильской государственной электростанции) успешно формируют микоризы, в том числе *Silene nutans*, который ранее считался немикоризным (Selivanov, 1981; Wang, Qiu, 2006). Предварительно высушенные при 60 °С смеси корней ЭМ и АМ видов в нейлоновых мешочках инкубировали в течение 150 дней в лабораторных условиях в прокаленной золе ВТ-ГРЭС, при поддержании влажности 60% от полной влагоемкости субстрата.

Исходно смесь корней варианта ЭМ содержала в среднем больше N (1.33%) и С (44.86%), чем смесь корней АМ — 1.16% и 42.64% соответственно. Поэтому отношение С:N было закономерно ниже в первом варианте (33.7) по сравнению со вторым (36.8).

В варианте ЭМ после 150 дней инкубации корни разлагались медленнее и потеряли 15.9% от первоначальной массы в отличие от АМ варианта, где потери составили 34.4%. При этом потери углерода смеси корней с АМ микоризой

составили 2.2% против 3.8% в другом варианте. В корнях варианта ЭЭМ, которые первоначально характеризовались более высоким содержанием N, произошло относительное увеличение его содержания на 10%, в то время как в корнях с АМ-микоризой — его снижение на 10% от первоначального количества азота.

Таким образом, в нашем исследовании смесь корней в варианте ЭЭМ разлагалась значительно медленнее, чем в варианте АМ. Это может быть связано с принципиально разным химическим составом тканей корней и грибов АМ и ЭЭМ растений. Основным структурным полимером грибов является хитин, который богат N, достигающим по массе 7%, но при этом устойчивый к разложению (Swift et al., 1979). Корни с ЭЭМ микоризой имеют более высокую долю грибных структур, составляющую 20–40% (Langley, Hungate, 2003), чем АМ корни, в которых на нее приходится лишь 3–17% (Cornelissen et al., 2001; Phillips et al., 2013). ЭМ-гифы имеют более низкие концентрации Са и К, чем АМ-гифы, что косвенно указывает на относительно высокое содержание трудноразлагаемых структур. Кроме того, ЭМ-корни могут быть более устойчивы к разложению из-за плотной структуры грибного чехла (Beidler, Pritchard, 2017).

Полученные данные будут способствовать выявлению закономерностей углеродо- и азотонакопления в техногенном субстрате после разложения корней с разным типом микориз, что требует продолжения исследований на уровне органического вещества, образовавшегося после их разложения.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ в рамках государственного задания № 6.7696.2017/8.9 и РФФИ (проект № 18–04–00714).

TYPE OF MYCORRHIZA IMPACTS ON ROOT MIXTURE DECOMPOSITION RATE IN THE ASH SUBSTRATE

Betekhtina A. A.¹, Nekrasova O. A.¹, Radchenko T. A.¹, Dergacheva M. I.²

¹*Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia*

²*Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS, Novosibirsk, Russia*

e-mail: *betekhtina@mail.ru*

The purpose of this work was to study the rate of decomposition of a mixture of roots with different types of mycorrhiza due to their different elemental composition, and then the elemental composition of the roots after 150-day decomposition in the ash substrate. Despite the high N content and lower C:N ratio, the mixture of roots of the EEM variant (ectomycorrhiza and ericoid mycorrhiza) decomposed more slowly and lost two times less than the initial mass, in contrast to the AM (arbuscular mycorrhiza) variant. At the same time, the loss of carbon and nitrogen of the root mixture differed in different variants.

Key words: *ash dumps, mycorrhiza, carbon, nitrogen, root decomposition rate.*

ИТОГИ ИССЛЕДОВАНИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ АСПЕКТОВ ВОСПРОИЗВОДСТВА СИГОВЫХ РЫБ НИЖНЕЙ ОБИ

Богданов В. Д.

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

e-mail: bogdanov@ipae.uran.ru

Представлены результаты многолетних исследований экологических аспектов воспроизводства сиговых рыб Нижней Оби. В результате ранее проведенных исследований (Богданов и др., 2002, 2005) установлено, что загрязнение воды и грунтов на нерестилищах в уральских нерестовых притоках Оби минимальное и эффективность воспроизводства сиговых рыб определяется в основном масштабами перемерзания нерестовых участков, вызывающих локальные заморы, количеством и качеством нерестящихся производителей. Выявлены основные закономерности воспроизводства сиговых рыб в уральских притоках Нижней Оби:

– Популяции сиговых рыб Нижней Оби едины.

– Гидрологические условия нагула отражаются на размерном составе и плодовитости сиговых рыб в различной степени — наиболее сильно у пеляди, в меньшей степени — у чира и почти не оказывают влияния на тугуна.

– Условия водности поймы Оби в год, предшествующий нересту, могут более сильно влиять на структуру нерестовых стад пеляди и их распределение по нерестилищам по сравнению с условиями водности в год нереста. Подъем большинства рыб на верхние нерестилища возможен только при условиях нагула, обеспечивающих достаточное для длительной миграции накопление энергоресурсов и при возникновении соответствующих экологических условий на местах размножения.

– Относительная численность нерестовых стад в отдельных притоках изменяется по типу «флюктуирующих миграционных потоков» и определяется естественными флюктуациями популяций и промысловой нагрузкой. В масштабах всей репродукционной части ареала также наблюдается закономерное перераспределение производителей — значение северных и южных притоков в воспроизводстве меняется из года в год.

– Миграция репродуктивно-обособленных нерестовых группировок рыб проходит с определенной закономерностью — производители, имеющие большую упитанность, длину и массу тела, продвигаются на нерестилища в числе первых и осваивают в основном дальние, предгорные, нерестилища. В северных притоках (ближних к местам нагула) производители по размерам тела сходны с рыбами, нерестящимися в южном притоке (наиболее удаленном от мест нагула) на нижних, равнинных, нерестилищах. Однако возрастной состав размножающихся рыб, как правило, сходный.

– Размножение большинства особей на верхних нерестилищах создает предпосылку для появления многочисленных генераций, так как выживание икры на них выше.

– В возрастной структуре нерестовых стад пеляди в период роста численности доминируют особи возраста 4+ и 5+ лет, а в период депрессии численности 6+ и 7+ лет, чира — от 5+ до 7+ лет и от 8+ до 10+ лет, сига-пыжьяна — 4+ и 5+ лет и 7+ и 8+ лет соответственно. Рост численности популяций тугуна происходит при значительном преимуществе в относительной численности рыб возраста 1+ (более 80%), а при доминировании рыб возраста 2+ наблюдается спад численности.

В обобщенном виде установлена цепь событий, приводящих к появлению многочисленных генераций пеляди и чира: высокое и длительное стояние воды за год до нереста и в год нереста — повышение темпа весового роста — увеличение популяционной плодовитости — размножение на верхних нерестилищах — повышенное выживание икры — вылупление многочисленного потомства.

Огромное значение для успешности воспроизводства играет выживание в ранние периоды онтогенеза. Выживание икры сиговых рыб Нижней Оби на нерестилищах, расположенных в уральских притоках, может изменяться от 0 до 93%. Основные факторы, определяющие гибель икры, — перемерзание нерестилищ, локальные заморы, выедание хищниками, второстепенные — неполное оплодотворение, паразитарные заболевания (Богданов, 2007). Полная гибель от перемерзания развивающейся икры в нерестовой реке возможна только в маловодных притоках, расположенных в полярных широтах.

Выживание личинок в период покатной миграции на чистых реках определяется генетическими и механическими причинами. В районе нерестилищ от общей численности вылупившихся личинок погибает около 2–3% особей. Гибель личинок особенно высока в периоды шугохода (до 28%). В процессе дальнейшей миграции с нерестилищ к местам нагула численность покатных личинок уменьшается в среднем на 1% за 10 км пути.

В первую декаду нагула в пойменных водоемах гибнет большая часть молоди. Установлено, что высокий паводок, когда вода выходит за пределы границ соров (основных нагульных водоемов) и затопливает окружающий лес, неблагоприятно сказывается на выживании личинок, тогда как при среднем и ниже среднего уровнях воды образуется много мелководных зон с травянистой луговой растительностью, где личинки оказываются наиболее защищенными от штормовых ветров. Очень низкий уровень воды сказывается на выживании личинок так же плохо, как и высокий, поскольку при очень низкой воде личинки больше погибают от штормов, а при очень высокой — от недостатка пищи.

Смертность личинок ниже, если их массовый заход в соры происходит спустя 20–25 суток от начала их затопления. Связь между периодом от залития сора до массового захода в него личинок и их смертностью отрицательная ($r = -0.58$). Как правило, к этому времени устанавливается температура воды выше +10 °C и отмечается резкий подъем численности зоопланктона (Богданова, 1992). Чем выше количество градусо-дней до массового захода личинок и за 10 суток нагула после их массового захода, тем ниже смертность ($p < 0.05$).

Смертность личинок от выедания хищниками ограниченная. Для выживания икры и покатных личинок определяющими всегда являются абиотические, а для выживания нагульных личинок — либо абиотические, либо биотические факторы. Считается, что для каждого вида рыб специфична не только общая величина смертности, но и ее распределение по отдельным этапам развития (Никольский, 1974). У сиговых рыб Нижней Оби наибольшая смертность обычно наблюдается в эмбриональный период развития, но в исключительных случаях (массовый заход личинок в сор сразу после его залития) возможна массовая гибель личинок при переходе на питание внешней пищей.

На основании проведенных исследований жизненного цикла сиговых рыб Нижней Оби нами выделяются три типа стратегии их смертности на ранних этапах развития. При всех типах гибнет 69–98% нагульных личинок за 10-суточный период от начала нагула на мелководьях соров. Стратегия смертности на ранних этапах развития следующая: у группировок рыб (объединения по нерестовым рекам) с более высокой смертностью икры наблюдается повышенное выживание покатных личинок за счет короткого миграционного пути.

Важнейшая популяционная адаптация заключается в том, что уровень естественной смертности должен гарантировать устойчивое воспроизводство (Шатуновский, 1980; Salojarvi, 1987). Механизмы, обеспечивающие обязательное выживание части особей в популяции полупроходных сиговых рыб в первый год жизни и ее устойчивость, следующие: 1) наличие нескольких центров размножения и перераспределение производителей по нерестилищам внутри каждого центра всегда гарантируют выживание определенной части отложенной икры; 2) массовое вылупление за 3–4 суток и скат большинства личинок на места нагула на «гребне» паводковой волны (т. е. с наибольшей скоростью) обеспечивают максимальное выживание покатных личинок; 3) отставание начала нагула личинок от начала вегетации соров обеспечивает достаточное количество кормовых организмов; 4) разновременное массовое вылупление личинок в различных центрах размножения, определяемое их широтной и вертикальной зональностью, приводит к расширению вариабельности личинок. В результате население на местах нагула в масштабах ареала в значительной степени становится разнородным по степени развития (одни начинают, а другие в это же время могут заканчивать личиночное развитие), что повышает выживаемость и устойчивость популяции в целом при разном сочетании абиотических факторов. При продолжающемся снижении численности большинства видов сиговых рыб р. Оби отмечено резкое и существенное повышение роли северных нерестовых притоков в их размножении. Выявленные факты свидетельствуют об отрицательном влиянии глобальных изменений климата на существование пресноводных рыб, относящихся к арктическому фаунистическому комплексу.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, а также при частичной финансовой поддержке Комплексной программы УрО РАН (проект № 18–9–4–28).

RESULTS OF THE RESEARCHES OF ENVIRONMENTAL ASPECTS REPRODUCTION OF WHITEFISHES OF THE LOWER OB

Bogdanov V. D.

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

e-mail: bogdanov@ipae.uran.ru

The results of the long-term study of the ecological aspects of whitefish reproduction are presented. The unity of semidiadromous whitefish populations in the Lower Ob, their survival rate and sustainability in different combinations of abiotic factors were determined. The growing importance of northern spawning Ob tributaries for whitefish reproduction was recorded in the condition of the continuing decrease of the abundance of most whitefish species in the River Ob which indicates the negative impact of global climate change on the existence of the freshwater fish of the Arctic faunistic complex.

Key words: *populations, whitefish, reproduction, ecological factors.*

ОЦЕНКА ЛЕСОВОССТАНОВИТЕЛЬНОГО ПОТЕНЦИАЛА ЭКОСИСТЕМ В ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЕ ЦЕНТРАЛЬНОЙ МОНГОЛИИ

Богданов Е. А.^{1,2}

¹*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия*

²*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия*

e-mail: bogdanov.20191@mail.ru

Наблюдаемые в настоящее время на территории исследования процессы трансформации и/или деградации лесостепных экосистем возникли в результате деятельности человека. В работе представлен новый методический подход для оценки потенциала экосистем для лесовосстановления, в основе которого лежит алгоритм придания количественных величин, определяющие все значимые компоненты экосистем. В качестве оцениваемых величин были выбраны процессы и связи, которые формируют экологический каркас лесных экосистем. Итоговая оценка представляет собой функцию от температурно-влажностных условий приповерхностной части почв, процессов изменения климата, морфолитогенной основы и величины, указывающей на причину трансформации и/или деградации лесных экосистем.

Концептуально методика выделения местоположений для лесовосстановления представляет собой индуктивный метод исследования, в ходе которого поочередно добавляется тот или иной параметр (как качественная величина характеристики компонента) экосистемы. В результате происходит уточнение местоположений (переход от общего к частному). Набор параметров определил эколого-географический характер методики, что связано с выбором местоположений на основе взаимосвязи «внутренних» физиологических особенностей лесообразователей и внешних условий. При этом выбранные параметры располагаются в линейной матрице по степени значимости для роста и развития разных видов, что делает данную методику еще и географически привязанной к внутриконтинентальной Азии.

Выбор величин осуществляется согласно масштабу исследования, экологической значимости и наличия корректных данных и возможностью их получения. Значения каждой величины лежат в пределах от 0 до 1 и определяются по результатам экспедиционных и стационарных исследований на пробных участках, а также методами математической статистики по каждому из 4 видов лесообразователей. Результатом данной операции является создание 4 видоспецифических растров с оценкой местоположений.

Для расчета параметров и построения растровых слоев используются данные ДЗЗ (Landsat 8, полученные данные усредняются за вегетационный период), обработанные при помощи программного пакета ArcMap 10.3.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 17-29-05019).

ESTIMATION OF THE FOREST REPRODUCTION CAPACITY OF THE ECOSYSTEMS IN THE FOREST-STEPPE ZONE OF CENTRAL MONGOLIA

Bogdanov E. A.^{1,2}

¹*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

²*Severtsov Institute of ecology and evolution RAS, Moscow, Russia*

e-mail: bogdanov.20191@mail.ru

We studied the transformation and degradation of ecotonic ecosystems. We present a new methodological approach to the assessment of the forest reproduction potential of ecosystems on the example of the forest-steppe zone of Central Mongolia.

Key words: reforestation, forest steppe, GIS, Mongolia.

ИЗМЕНЕНИЕ ВЕСЕННЕЙ ФЕНОЛОГИИ ВЫЗЫВАЕТ МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ГОДОВОГО ЦИКЛА ПТИЦ

Бурский О. В.

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия

e-mail: obourski@gmail.com

Годовые циклы птиц построены таким образом, чтобы наибольшая потребность птенцов в корме приходилась на сезонный пик изобилия. Ежегодные изменения погоды, однако, велики, и успешность особей, гнездящихся слишком рано или слишком поздно, подвергается значительному риску. Цель исследования — определить механизм согласования годового цикла птиц с ежегодными особенностями сезонных изменений среды. Однажды начатый цикл размножения запускает автономную последовательность стадий гнездования. При изменении обстоятельств их нельзя передвинуть без существенных потерь, поэтому успех размножения зависит от правильно выбранной даты его начала. На модельном участке в Центральной Сибири мы исследовали сроки начала кладки в популяциях многочисленных видов в течение 40 лет (более 7000 гнезд), чтобы установить их связь с изменением погоды.

Даты начала кладки в популяции находятся под воздействием одних и тех же сезонных условий, но популяционная оценка этого воздействия не сводится к средней дате по найденным гнездам. Число находок в отдельные годы слишком различается, а высокая вероятность вторых и повторных кладок смещает оценку на поздние даты. Случайно выбирая по 10 гнезд вида в год, мы установили, что даты начала кладки в 3-м и 4-м гнездах в каждой последовательности из 10 гнезд наиболее устойчивы и сильнее других коррелируют с метеорологическими условиями сезона. На этом основании для каждого вида и года определили популяционную дату начала размножения как день, когда кладки начаты в 35% гнезд, которые по срокам не могут относиться ко второму циклу гнездования.

Начало гнездования отрицательно коррелировало со средней температурой воздуха за предшествующий период, особенно за последние 2 недели, но сила связи (R^2) в среднем не превышала 30%. Известно, что весеннее развитие продуктивных процессов запускается при достижении некоторых пороговых значений, после чего начинается саморазвитие, скорость которого зависит от внешних условий. Для растений эти пороговые значения находятся в диапазоне 0–10 °С, а эффективное воздействие определяется суммой среднесуточных «активных» (надпороговых) температур в последующий период. На этой основе мы построили фенологический показатель, выраженный днями опережения или отставания суммы накопленных температур от календарной нормы. Начало гнездования в популяции коррелиро-

вало с фенологическим показателем сильнее, чем с температурой. Эта связь устанавливалась за 3–4 недели до ожидаемой даты, а к средней дате начала размножения корреляция достигала 0.76 (0.67–0.87 у разных видов). Более того, корреляция начала размножения с фенологией среды обитания держалась на высоком уровне в последующие недели гнездового сезона: если весенние «процессы развития» начинались, например, с опережением, то и летние «процессы плодоношения» с большой вероятностью наступали с опережением нормальных сроков. В результате, если размножение начиналось в соответствии с фенологическим отклонением весны, появление птенцов приходилось на период изобилия кормов, т. е. весенняя фенология позволяла птицам предсказывать период изобилия.

Таким образом, не погода, а фенологическая обстановка перед началом гнездования служит для птиц источником достоверной информации о кормовых условиях в предстоящем сезоне, вплоть до периода выкармливания выводка. Оптимальная дата для начала размножения наступает тогда, когда корреляция фенологии с развитием определенного вида ресурсов выходит на плато: тогда впервые появляется возможность сделать надежный дальний прогноз динамики значимых ресурсов. Естественный отбор, действующий по результатам размножения, фиксирует оптимальную врожденную реакцию популяции на весеннюю фенологию как количественно определенный компромисс между календарными сроками и фенологическим состоянием природы. Календарные сроки определяются по известной зависимости гормонального состояния птиц от фотопериода. Фенологическое состояние природы может опознаваться, например, по доступности кормовых субстратов и обилию корма на них. Комплекс сигнальных факторов фенологии слабо изучен, но наши наблюдения показывают, что актуальные метеоусловия занимают в нем второстепенное место.

Ежегодная фенотипическая реакция на отклонения весенней фенологии компенсирует их примерно на треть (в среднем 0.32 ± 0.03 дня на день отклонения), причем у видов с близкими зимовками она значительно больше, чем у дальних мигрантов. В годы с аномальной весной врожденная реакция достигает предела фенотипической пластичности. Это заставляет птиц в поздние весны приступать к гнездованию, не дожидаясь благоприятных условий, а в ранние весны они упускают выгоду от физической возможности более раннего гнездования. Если фенотипическая пластичность не обеспечивает адаптивный ответ, то климатические изменения могут стать причиной отбора и последующих микроэволюционных изменений. Мы получили ряд фактов в поддержку реальности таких изменений. Вариация сроков гнездования в изученных популяциях за 40 лет объясняется на 2/3 ежегодными фенологическими отклонениями и на 1/3 — уникальным вкладом многолетнего тренда потепления климата. Анализ данных за годы со сходной фенологией весны показал, что норма реакции на фенологию в изученных популяциях сместилась и стала в среднем на 9 дней раньше.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 18–04–00269а).

SPRING PHENOLOGY DRIVES MICROEVOLUTIONARY CHANGES OF THE ANNUAL CYCLE IN BIRDS

Bourski O. V.

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow, Russia

e-mail: *obourski@gmail.com*

It is not the weather but the phenological situation before the nesting season that serves for birds as a source of reliable information about the feeding conditions in the upcoming season up to the period of feeding the brood.

Key words: *annual cycles, egg laying, terms, air temperature*

ВЛИЯНИЕ ХАРАКТЕРИСТИК МЕСТООБИТАНИЯ НА ФОРМИРОВАНИЕ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА В СКАЛЬНЫХ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ (Г. ВОЛДА, АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛ.)

Валекжанин А. А.¹, Тарасова В. Н.², Обабок Р. П.^{2,3}

¹*Северный Арктический федеральный университет им. М. В. Ломоносова, г. Архангельск, Россия*

²*Петрозаводский государственный университет, г. Петрозаводск, Россия*

³*Институт леса КарНЦ РАН, г. Петрозаводск, Россия*

e-mail: *tarasova1873@gmail.com*

Ветреный Пояс — возвышенность вдоль южного побережья Онежской губы Белого моря протяженностью около 200 км и шириной 10–15 км. Исследования выполнены в скальных лесных сообществах горы Волда (высота 330 м) — единственной вершины Ветреного Пояса, находящейся в пределах НП «Водлозерский» (63°30'51.1»с.ш. 36°37'28.2»в.д.). Растительность горы представляет собой разреженные малонарушенные ельники скальные лишайниково-зеленомошные с преобладанием ели (*Picea obovata* Ledeb.) и березы (*Betula* sp.) с давностью нарушения >300 лет. Исследования выполнены на 5 пробных площадях размером 25×25 м, расположенных вдоль геоботанического профиля по склону. Описание напочвенного покрова (НП) выполнено на площадках (1×1 м), на которых выявляли видовой состав и проективное покрытие отдельных видов. На каждой площадке измеряли относительную освещенность, сквозистость, глубину залегания (ГЗ) камней, выполняли описание почвенно-

го профулия. Установлено, что в формировании НП принимают участие 78 видов растений и лишайников. Толщина лесной подстилки (ТП) положительно скоррелирована с ГЗ ($R^2 = 0.23$; $p = 0.001$) и отрицательно — со сквозистостью древостоя ($R^2 = 0.18$; $p = 0.001$).

На основе анализа полученных зависимостей по данным характеристикам было выделено 4 типа местообитаний (МО): маломощные петроземы с небольшим значением ТП (4 см), доминированием бокаловидных и шиловидных видов рода *Cladonia*; МО на петроземах (ГЗ: 6–10 см, ТП: 7 см), для которых характерно преобладание мхов (63%) над лишайниками (24%) и доминирование кустисто-разветвленных видов рода *Cladonia*; МО на петроземах или перегнойных литоземах (ГЗ: 11–20 см, ТП: 9 см), в которых отмечаются высокие значения общего покрытия травяно-кустарничкового яруса (46%) и мхов (49%) и низкие — лишайников (30%); МО на мощных петроземах или подзолистых почвах (ГЗ: 21–60 см, ТП: 10 см), с максимальными значениями общего покрытия травяно-кустарничкового яруса (58%) и мхов (52%), минимальным участием лишайников (2%) в НП.

Выражаем благодарность научному сотруднику Института леса КарНЦ РАН к.б.н. Г. В. Ахметовой за помощь в определении характеристик почвы. Работа выполнена в рамках государственного задания ПетрГУ (№ 5.8740.2017/к, Мин. образ. РФ).

INFLUENCE OF THE HABITAT CHARACTERISTICS ON THE GROUND COVER FORMATION IN ROCK FOREST COMMUNITIES (THE VOLDA MOUNTAIN, THE ARKHANGELSK REGION)

Valekzhanin A. A.¹, Tarasova V. N.², Obabko R. P.^{2,3}

¹Lomonosov Northern (Arctic) Federal University, Arkhangelsk, Russia

²Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Russia

³Forest Research Institute of Karelian Research Center RAS, Petrozavodsk, Russia

e-mail: tarasova1873@gmail.com

We present the results of the study of the impact of different habitat characteristics on the formation of the ground cover in northern taiga rock forest communities in the Arkhangelsk region. We estimated the relative luminance, the rock occurrence depth, the thickness of the forest floor, and other indicators. The crystalline rock occurrence depth and the forest floor thickness have the greatest impact on the ground cover.

Key words: rock forest communities, ground cover, Arkhangelsk region.

БИОЛОГИЧЕСКОЕ СИГНАЛЬНОЕ ПОЛЕ КАК ФАКТОР УСТОЙЧИВОСТИ ЭКОСИСТЕМ

Ванисова Е. А.

Российский университет дружбы народов, г. Москва, Россия

e-mail: vanhelen@mail.ru

Структурой и функционированием экосистем управляют не только вещественно-энергетические, но и коммуникативные процессы (Наумов, 1973), что является фундаментальным положением концепции биологического сигнального поля (далее — сигнальное поле). Развитие экосистем сопровождается в том числе накоплением информации в биогеоценозе. По мере созревания экосистемы возрастает роль гетеротрофов и, как следствие, усложняются информационные процессы в сообществе (Одум, 1975; Маргалеф, 1992). Один из признаков зрелого сообщества — максимально устойчивое и максимально насыщенное информацией сигнальное поле (Никольский, 1999; Ванисова, Никольский, 2012).

Сигнальное поле поддерживает устойчивое функционирование надорганизменных систем прежде всего благодаря устойчивости структуры матрицы стабильных элементов, сформированной многими поколениями животных, населяющих конкретную территорию. Дополнительным компонентом стабильных элементов сигнального поля становится специфическая зоогенная растительность, усиливая их визуальную привлекательность (Наумов и др., 1981; Павлов и др., 2013; и др.).

Матрица стабильных элементов служит основой информационного пространства биогеоценоза. В сигнальном поле можно выделить видовые стабильные элементы и надвидовые, имеющие биоценотическое значение (Ванисова, 2013). Матрица видовых стабильных элементов поддерживает пространственную структуру популяций, отражая особенности экологических ниш, занимаемых конкретными видами животных (например, норы, уборные, маркировочные деревья). Надвидовые стабильные элементы (например, тропы, сигнальные пункты) являются универсальными аттракторами, влияющими на поведение разных видов животных. Матрица надвидовых стабильных элементов организует совместное использование пространства биогеоценоза всем сообществом, поддерживая устойчивое функционирование экологической системы в целом.

В экосистеме сигнальное поле способствует поддержанию пространственной структуры популяций, реализации видами экологической ниши и эффективному использованию территории с находящимися на ней ресурсами популяциями разных видов, внося вклад в поддержание интегрированной структуры всего сообщества живых организмов. Стабильные элементы биоценотического уровня обеспечивают совместное использование пространства биогеоценоза и его ресурсов многовидовым сообществом, поддерживая устойчивое функционирование экосистемы.

Одним из признаков зрелой стадии экологической сукцессии является развитая система магистральных троп, которыми пользуются многие виды млекопитающих. На примере системы троп были рассмотрены принципы организации сигнального поля в заповеднике «Тигровая балка» (Таджикистан) (Ванисова, Никольский, 2013). Тропы связывают главные, биологически значимые для копытных участки территории. Созданная копытными система троп в значительной степени определяет структуру сигнального поля в тугайном биогеоценозе и в конечном итоге — пространственную структуру популяций большинства видов млекопитающих, регулярно перемещающихся благодаря тропам по одним и тем же маршрутам.

Накопление информации в экосистеме и формирование как видовых, так и надвидовых стабильных элементов сигнального поля требует длительного времени и происходит постепенно, по мере усложнения видового разнообразия, освоения животными пространства биогеоценоза и увеличения биологической продуктивности в процессе экологической сукцессии. Пространственную структуру сигнального поля биоценоза формируют прежде всего комплексы (кластеры) аттракторов с наиболее высокой концентрацией следов жизнедеятельности животных. Такие скопления, образуя сгущения сигнального поля, маркируют центры активности животных.

Накопление информации в экосистеме сопровождается усилением запахового поля, что связано с длительным накоплением в биогеоценозе химических следов жизнедеятельности большого числа животных. Тропы животных обладают сильным специфическим запахом, улавливаемым даже человеком. На примере семейного участка степного сурка (Ванисова и др., 2016) было показано, как длительное и неравномерное использования территории животными приводит к такому же неравномерному накоплению органических веществ в почвенном покрове. Также меняется и зрительный образ территории, занятой сообществом живых организмов: визуальные аттракторы становятся более выразительными. Стабильные элементы сигнального поля (например, буганы у нор сурков) могут служить индикатором возраста экосистемы.

Механизм передачи из поколения в поколение накопленной в сигнальном поле информации назван «экологическим наследованием» (Никольский, 2013). Аналогично передается информация и в ряду сообществ, сменяющихся в процессе экологической сукцессии.

Сигнальные поля соседних сообществ не изолированы друг от друга, поддерживая устойчивость экосистем на более высоких иерархических уровнях. Магистральные тропы становятся связующим звеном между локальными экосистемами (например, между тугаем и пустыней), привлекая внимание представителей разных сообществ. Пути миграции животных по определенным маршрутам связывают зональные экосистемы. Морские течения и речные экосистемы обладают не только гидрологическими особенностями, но и определенным сигнальным полем, формируемым и поддерживаемым местными сообществами живых организмов. Такие объекты большой протяженности можно рассматривать как наиболее

высокий (региональный) уровень аттракторов, организующих использование территории или акватории организмами из нескольких сообществ, в масштабах, превышающих размеры локальных экосистем.

Биосфера как глобальная экосистема обладает сигнальным полем, в формировании которого принимают участие многовидовые сообщества разных регионов планеты.

BIOLOGICAL SIGNAL FIELD AS A FACTOR OF ECOSYSTEMS' SUSTAINABILITY

Vanisova E. A.

Peoples' Friendship University of Russia (RUDN University), Moscow, Russia
e-mail: vanhelen@mail.ru

Principles of biological signal field organization were studied. By the example of run system in the nature reserve «Tiger gully» it was shown that the runs connect the main, biologically important for ungulates areas. Investigation of steppe (bobak) marmot (*Marmota bobak*) family range allows conclusion that the stable elements of a signal field («boutans» at burrow-entries) can serve as indicators of ecosystem age.

Key words: *ecosystem, signal field, persistency, species and super-species stable elements*

О ДОЛГОТНЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ФАУН КРОВСОСУЩИХ КОМАРОВ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Вигоров Ю. Л.¹, Некрасова Л. С.^{1,2}, Вигоров А. Ю.³

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

²Уральский государственный лесотехнический университет, г. Екатеринбург, Россия

³Институт органического синтеза им. Я. И. Постовского УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: vig@ipae.uran.ru

Проведен анализ полевого материала, собранного при относительно синхронном (с 17 июня по 13 июля 2013 г.) отлове нападающих кровососущих комаров вдоль северной границы лесостепи и подтайги в четырех областях Западной Сибири. Изучали наличие долготных градиентов в видовом составе, разнообразии и структурах сообществ комаров. Было поймано: 1) 1410 экз. комаров (18 выборок) в разных биотопах Новосибирской обл. на маршруте от г. Колывань через Кудряшов-

ский бор, а также в районе поселков Чулым и Убинское; 2) 1143 экз. (14 выборки) — в Омской обл. в окрестностях г. Тюкалинск, пос. Крутинка, оз. Ик, г. Называевск, д. Михайловка и г. Ишим; 3) 1445 комаров (17 выборки) — в Тюменской обл. в бассейне р. Емуртля и Комиссаровском бору на маршруте от д. Пятково до д. Суклём; 4) 584 экз. (8 выборки) — в Курганской обл. в сосняках к северу от пос. Введенское. Материал о видовом составе имаго распределен по биотопам: сосняки, смешанный лес, осинники, заболоченные берега озер, березовые колки и др.

При выявлении долготных трендов в качестве контроля взяли авторский (Некрасова и др., 2008) материал о видовом составе комаров, нападающих в сосняках Среднего Урала в мае–июне 2005 г., и применили новый авторский прием — сопоставление межрайонных значений индексов доминирования с полумеждуквартильными интервалами. При исследовании разнообразия сообществ использовали общепринятые в биогеоценологии параметры — индекс доминирования (ИД) и индекс встречаемости (ИВ). При расчетах индексов разнообразия и других сравнениях использовали программу PAST 217с (Hammer, 2012), а при оценках доли комаров, известных в Западной Сибири как переносчики возбудителей трансмиссивных болезней, — данные Л. П. Кухарчук (1980) и М. Г. Мальковой с соавт. (2013).

По величинам индексов разнообразия Симпсона и Шеннона и числу видов комаров, найденных в это время года в разных областях Западной Сибири, выявили лишь слабые долготные градиенты, заметные на расстоянии около 1130 км. Так, отметили увеличение числа найденных видов (с 11 до 17; в окрестностях Екатеринбурга 19 видов), индексов Симпсона и, особенно, Шеннона. Величина индекса Шеннона растет с запада на восток от 1.48 в Курганской обл. до 2.13 — в Новосибирской. По-видимому, правильнее говорить о ненаправленных территориальных колебаниях видового разнообразия комаров, нападающих на людей на этих пространствах протяженностью 1400 км.

Гораздо заметнее долготные и биотопические различия проявились в доминантной структуре и видовом составе сообществ нападающих комаров. Так, в Новосибирской области к числу доминантов (ИД от 15.7 до 17.3%) в это время года принадлежат комары *Ochlerotatus cantans*, *Os. punctor*, *Os. intrudens*, *Os. euedes*, к субдоминантам (ИД 2.9–5.9%) — *Os. communis*, *Os. riparius*, *Aedes vexans*, *Os. excrucians* и *Os. dorsalis*, причем ИД остальных видов меньше одного процента. К доминирующим в Омской обл. комарам (ИД от 12 до 36.3%) принадлежит другой набор видов — *Os. intrudens*, *Os. punctor*, *Os. euedes*, *Ae. cinereus* и *Os. flavescens*. В Тюменской обл. к доминирующим видам (ИД от 8.4 до 26.2%) отнесли комаров *Os. cantans*, *Ae. cinereus*, *Os. euedes*, *Os. excrucians* и *Os. intrudens*. В сосновых лесах Курганской обл. доминировали *Os. cantans*, *Os. euedes*, *Os. riparius*, *Os. excrucians* и *Coquillettidia richiardii* (ИД от 7 до 52%). В такое же время года на окраине Западной Сибири, а именно в сосняках Среднего Урала, доминировали *Os. punctor*, *Os. communis*, *Os. cantans*, *Ae. cinereus* и *Os. euedes*, причем большинство доминирующих здесь комаров тоже принадлежит к температурным видам с голарктическим распространением.

Несмотря на разнообразие биотопов, где отловлены комары, некоторые из видов найдены нами только в одной–двух областях: *Os. diantaeus* и *Os. dorsalis* — только в

Новосибирской и Омской, *Oc. sticticus* — в Новосибирской и Курганской, *Ae. vexans* — в Новосибирской и Тюменской, *Oc. caspius* — в Омской, *Culiseta morsitans* — в Тюменской, *Oc. pullatus* — в Новосибирской, а *Oc. mercurator* (редкий вид, известный ранее только из Тюменской обл.; Малькова и др., 2013) обнаружен нами в Тюменской и в Омской обл. С другой стороны, ряд видов найдены во всех 4 областях: *Oc. cantans*, *Oc. euedes*, *Oc. excrucians*, *Oc. flavescens*, *Oc. intrudens*, *Oc. riparius* и *Ae. cinereus*. Несмотря на это, они не везде принадлежат к числу доминантов, например малочисленные в Омской обл. комары *Oc. cantans*, *Oc. euedes*, *Oc. excrucians* и *Oc. riparius*.

Для большинства видов комаров в это время года не выявили таких долготных градиентов относительного обилия, которые охватывали бы все четыре области Западной Сибири, хотя в некоторых местах географические различия обилия заметны. Так, относительное обилие *Oc. excrucians* было выше всего в Тюменской и Курганской, у *Oc. intrudens* — в Новосибирской и Омской, у *Ae. cinereus* — в Тюменской и Омской, *Coq. richiardii* — в Омской и Курганской, а у *Oc. cantans* — в Курганской, Тюменской и Новосибирской областях.

Надо отметить, что у ряда комаров этих видов медиками установлена спонтанная зараженность возбудителями омской геморрагической лихорадки (*Oc. excrucians*, *Oc. flavescens*, *Oc. euedes*), туляремии (*Ae. cinereus*, *Coq. richiardii*, *Oc. flavescens*, *Oc. communis*, *Oc. punctor*, *Ae. vexans*, *Oc. dorsalis*, *Oc. excrucians*). У 15 известных в Западной Сибири видов комаров обнаружены вирусы серогруппы калифорнийского энцефалита. Поэтому комплексное изучение пространственных и ценологических структур сообществ кровососущих комаров в этом регионе и на Урале, изучение единства и местных особенностей очаговых паразитокомплексов, в которые наряду с кровососущими членистоногими (клещами, комарами, слепнями и др.) вовлечены перелетные птицы и мелкие млекопитающие, образующие каналы циркуляции возбудителей в природных очагах инфекций, является важной и малоизученной экологической проблемой, имеет немалое практическое значение.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

ON THE LONGITUDINAL PECULIARITIES OF THE BLOOD-SUCKING MOSQUITOES FAUNA OF WESTERN SIBERIA

Vigorov Yu. L.¹, Nekrasova L. S.^{1,2}, Vigorov A. Yu.³

¹Institute of Plant and Animal Ecology, UB RAS, Ekaterinburg, Russia

²Ural State Forest Engineering University, Ekaterinburg, Russia

³Postovsky Institute of Organic Synthesis, UB RAS, Ekaterinburg, Russia

e-mail: vig@ipae.uran.ru

We investigated the fauna of mosquitoes attacking in the first half of summer on latitudes 55–570 SN from Western Siberia to Kirovsky region, and discussed

belonging of species to different arealogical groups of Holarctic and Palearctic complexes.

Key words: *Culicidae, fauna, area, zoogeography zone.*

АДАПТАЦИИ СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ К СУЩЕСТВОВАНИЮ В ПРИРОДНЫХ ЛАНДШАФТАХ СЕВЕРА

Вольперт Я. Л.¹, Шадрина Е. Г.²

¹Научно-исследовательский институт прикладной экологии Севера СВФУ
им. М. К. Аммосова, г. Якутск, Россия

²Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск, Россия
e-mail: ylv52@mail.ru

Материалы для работы собирали в 1979–2016 гг. в бесснежный период в бассейнах рек Анабара, Лены, Яны, Индигирки и Колымы. Основной метод сбора материала — отлов мелких млекопитающих ловчими канавками с конусами, параллельно проводился отлов давилками Геро. Для оценки показателей сообществ применяли только данные отлова конусами, данные отлова давилками привлекались для сравнительной оценки демографических параметров населения. Отработано более 45 000 конусо-суток, 60 000 давилко-суток и отловлено более 19 000 представителей мелких млекопитающих. Отлов проводился одновременно во всех имеющихся в пределах доступности ландшафтных выделах. При анализе структуры сообществ использовался индекс доминирования (ИД), показатели видового разнообразия и доли редких видов (Животовский, 1980). Для оценки общности сообществ применяли индекс Жаккара-Наумова (ИО).

В процессе исследований установлено, что каждому ландшафту соответствуют специфические сообщества, которые различаются в первую очередь по структуре. При этом для каждого сообщества имеется ограниченное (1–3) число видов-эдификаторов, которые определяют его облик и составляют основу биомассы населения.

В пойме высокой численности достигают две группы видов. Первую группу составляют виды, наиболее приспособленные к переживанию паводка не столько из-за своей амфибионтности, сколько благодаря способности к миграции из низкой поймы в высокую и обратно: это водяная полевка (*Arvicola terrestris*), полевка-экономка (*Microtus oeconomus*) и в меньшей степени тундряная бурозубка (*Sorex tundrensis*). Эти виды представляют постоянное аборигенное население поймы. Вторая группа видов, которую можно назвать «колонистами», состоит из мигрантов, состав которых может существенно меняться в зависимости от флуктуаций численности в ландшафтах, из которых происходит миграция в пойму.

Если не принимать во внимание особенность лесотундровой части долин северных рек, повсеместно в различных вариантах равнинных ландшафтов севе-

ро-востока Сибири доминируют средняя бурозубка (*Sorex caecutiens*) и красная полевка (*Clethrionomus rutilus*), причем порядок доминирования может по сезонам меняться, и крайне редко эти виды образуют бидоминантные сообщества. В лесотундре наблюдаются периодические всплески численности лесного лемминга (*Myopus schisticolor*), когда он составляет до 80% всего населения мелких млекопитающих. Ранее мы считали (Вольперт, Шадрина, 1990), что это явление характерно только для долин рек Колымы и Индигирки, но теперь имеются данные о подъемах численности этого вида в бассейне р. Анабар (Вольперт и др., 2017) и в более западных регионах России (Емельянова, 2015; Бобрецов, 2016).

В группу видов-эдификаторов горно-таежного ландшафтного сообщества входит несколько видов. В первую очередь это красная полевка, затем по частоте встречаемости в качестве доминанта выступает средняя бурозубка. Роль красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus*) неоднозначна: с одной стороны, ее значимость возрастает в восточном направлении, с другой — по мере продвижения на север уровень численности этого вида и, как следствие, роль в сообществе снижается. Как и в предыдущем ландшафте, в горной тайге лесотундровой подзоны периодически отмечается доминирование лесного лемминга.

В тундровых ландшафтах структура сообществ крайне упрощена, основу населения (50–75%) составляет всего один вид — сибирский лемминг (*Lemmus sibiricus*), который является единственным видом-эдификатором тундровых ландшафтов.

Таким образом, в состав видов-эдификаторов различных ландшафтов из 18 видов мелких млекопитающих, зарегистрированных нами в районе исследований, входит только 7 представителей этой группы: средняя и тундряная бурозубки, красная и красно-серая полевки, полевка-экономка, лесной и сибирский лемминги. Эти виды составляют основу биомассы мелких млекопитающих и соответственно млекопитающих в целом.

Характерной особенностью северных таежных сообществ мелких млекопитающих является, во-первых, обедненность видового состава по сравнению с ландшафтами южной тайги, во-вторых, стремление к монодоминантной структуре, которое усиливается по мере продвижения на Север, и, в-третьих, периодическая смена доминантов, благодаря чему северные сообщества весьма динамичны. Предположение о том, что причина монодоминантности северных сообществ заключается в низкой продуктивности угодий, подтверждает факт, что при резких снижениях численности мышевидных грызунов сообщество может становиться полидоминантным. Периодическая смена доминанта позволяет снижать интенсивность возможных конкурентных отношений и достигать в отдельные отрезки времени высоких уровней численности отдельных членов сообщества, что обеспечивает, с одной стороны, возможности расселения, с другой — является важным механизмом поддержания генетического разнообразия популяции.

Указанные выше особенности населения мелких млекопитающих природных ландшафтов — обедненность видового состава, монодоминантность и периодическая смена состава доминантов — необходимо рассматривать как адаптации се-

верных сообществ к обитанию в условиях Севера, а в более общем плане — к существованию в условиях дефицита ресурсов.

Работа выполнена при поддержке государственного задания Министерства образования и науки РФ № 5.8169.2017/8.9 и базового проекта РАН ААА-А-А17-117020110058-4.

ADAPTATIONS OF SMALL MAMMAL COMMUNITIES TO NATURAL LANDSCAPES OF THE NORTH

Vol'pert Ya. L.¹, Shadrina E. G.²

¹*Research Institute of Applied Ecology of the NEFU, Yakutsk, Russia*

²*Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, Yakutsk, Russia*

e-mail: ylv52@mail.ru

Small mammals' adaptations to habitat conditions in structurally distinct natural landscapes of the North were studied. It was found out that the communities are characterized by poor species composition, monodominance, and periodic alteration of dominants that should be considered as adaptations of northern communities to the North conditions habitation, and as a whole as existence in the conditions of resources deficiency.

Key words: small mammals, northern natural landscape, adaptation, monodominance.

ТРАНСФОРМАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ХОДЕ ПРОМЫШЛЕННОГО ОСВОЕНИЯ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Вольперт Я. Л.¹, Шадрина Е. Г.²

¹*Научно-исследовательский институт прикладной экологии Севера СВФУ им. М. К. Аммосова, г. Якутск, Россия*

²*Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск, Россия*

e-mail: ylv52@mail.ru

В XXI в. одним из центральных вопросов обеспечения устойчивого развития является качество прогнозирования трансформации окружающей среды при разных вариантах промышленного освоения. На территории Якутии, как и всего Российского Севера, ведущим антропогенным фактором в настоящее время считается деятельность горнодобывающей промышленности и связанное с ней развитие инфраструктуры. Факторы техногенного воздействия на млекопитающих при этом можно разбить на две группы — прямое и опосредованное. Прямое

воздействие оказывается прежде всего на виды, имеющие потребительскую ценность, опосредованное – на все виды.

Исследования проводили в 1993–2017 гг. в зоне влияния горнодобывающей промышленности. Для изучения населения охотничьих видов закладывали специальные учетные маршруты в снежный период, основным критерием была встречаемость следов на отрезке маршрута. Население мелких млекопитающих изучали в бесснежный период, отлов проводили ловчими канавками, оценивали состав и структуру сообществ и популяционные параметры.

Прямое преследование – официальный и неофициальный промысел. Широко известен факт, что плотность населения объектов промысловой охоты зависит прежде всего от интенсивности преследования. Нами было установлено, что вокруг изолированного промышленного объекта четко выделяется зона влияния около 30 км, в ряде случаев дифференцируемая на 3 подзоны. Для основного охотничье-промыслового вида региона – соболя — ширина зоны, где полностью отсутствуют следы, составляет примерно 6 км, снижение плотности населения на 50% – на расстоянии 15 км, на 25% – до 30 км от промышленного объекта. По копытным зона полного отсутствия простирается на расстояние до 30 км.

Фактор беспокойства. Масштабы действия этого фактора напрямую зависят от интенсивности прямого преследования. Как показали наши учеты в Западной Якутии, численность абсолютного большинства животных находится в прямой зависимости от близости к источнику воздействия. Даже в случае, когда особый режим предприятия не позволяет сотрудникам покидать границы предприятия, следы жизнедеятельности соболя отсутствуют как минимум на расстоянии 2.5 км.

Гибель в технических устройствах имеет слабое воздействие на охотничье-промысловые виды. Под действие этого фактора попадают в основном мелкие млекопитающие, прежде всего склонные к синантропии и предпочитающие открытые пространства.

Фактор техногенного загрязнения. Из промышленных предприятий на территории Якутии самые большие выбросы в атмосферу наблюдаются при добыче угля открытым способом. В зоне основных выбросов большинство охотничьих видов млекопитающих отсутствует, а на численность мелких млекопитающих этот фактор практически не влияет. При этом на популяционном уровне происходит интенсификация размножения, что является свидетельством повышения напряженности взаимоотношений в системе «популяция — среда обитания».

Фактор отторжения территории. В настоящее время в Якутии для всех антропогенных целей преобразовано не более 5% территории, поэтому изменения до настоящего времени носят локальный характер. Нами отмечено, что глубина трансформации населения мелких млекопитающих зависит от интенсивности воздействия и широтной зональности региона. Наиболее тяжелые последствия наблюдаются при макроантропогенном воздействии, когда уничтожается почвенный и растительный покров (Вольперт, Шадрина, 2010). Последствия такого воздействия в среднетаежной, северотаежной подзонах и в лесотундре сходны. Более слабые воздействия в средней тайге приводят в некоторых случаях к повышению показателей

численности и видового разнообразия, а в северном редколесье вызывают снижение анализируемых показателей. Восстановление населения мелких млекопитающих на техногенно-трансформированных территориях также находится в зависимости от ландшафтной зональности. Если на юге среднетаежной подзоны развитие направлено на возвращение к исходному для региона (Егоров, Вольперт, 1996), то на севере таежной зоны восстановление идет медленнее, и только в некоторых случаях характер восстановления позволяет предположить, что со временем естественное население восстановится. В зоне северного редколесья и лесотундре восстановления не происходит (Вольперт, Сапожников, 1998; Вольперт, Шадрина, 2010).

Таким образом, основными факторами, влияющими на население охотничье-промысловых млекопитающих, являются прямое преследование и фактор беспокойства. Виды, не имеющие хозяйственного значения, попадают под воздействие целого ряда опосредованных факторов, из которых наибольшее значение имеет отторжение территории природных ландшафтов. Восстановление населения на посттехногенных территориях в таежной зоне идет очень медленно, а на Крайнем Севере, скорее всего, невозможно. В условиях Севера техногенная трансформация приводит к возникновению зоны пессимума для лесных видов и увеличению площади, пригодной для расселения обитателей открытых пространств. Полученные нами данные позволяют утверждать, что в условиях Севера техногенные воздействия приводят к трансформации населения млекопитающих на территории, которая по площади значительно превышает зону горного отвода и охватывает не только техногенно-трансформированные, но и участки, подверженные косвенному воздействию.

Работа выполнена при поддержке государственного задания Министерства образования и науки РФ № 5.8169.2017/8.9 и в рамках базового проекта РАН АААА-А17-117020110058-4.

TRANSFORMATION OF MAMMAL POPULATION IN THE COURSE OF INDUSTRIAL DEVELOPMENT OF NATURAL TERRITORIES

Vol'pert Ya. L.¹, Shadrina E. G.²

¹*Research Institute of Applied Ecology of the NEFU, Yakutsk, Russia*

²*Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, Yakutsk, Russia*

e-mail: ylv52@mail.ru

The factors, which effect on mammal population in the course of industrial development of natural territories, were studied. It was found out that the game animals are subjected to the impact of direct pursuit and disturbance effect. On the species which are of no practical importance the man-caused factors influence indirectly via transformation of habitat structure.

Key words: *small mammals, man-caused impact, habitat transformation.*

ДОЖДЕВЫЕ ЧЕРВИ-ВСЕЛЕНЦЫ В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Голованова Е. В.

Омский государственный педагогический университет, г. Омск, Россия

e-mail: nilseb@omgpi.ru

Определение и инвентаризацию коллекций дождевых червей проводили в равнинной части Западной Сибири с 2004 г. по 2017 г. Видовую принадлежность устанавливали с помощью определителя Т. С. Всеволодовой-Перель (1997), публикаций по сопредельным регионам Т. С. Перель (1985), R. J. Blakemore (2013) и генетического анализа с актуализацией названий в международной базе.

По данным Т. С. Всеволодовой-Перель (1997), для территории равнинной части Западной Сибири описано 10 видов и 2 подвида: *Eisenia nordenskioldi nordenskioldi*, *E. nordenskioldi pallida*, *E. balatonica*, *E. atlavinyteae*, *E. fetida*, *Allobophora parva*, *Dendrodrillus rubidus tenuis*, *D. rubidus subrubicundus*, *Octolasion tyrtaeum*, *Aporrectodea caliginosa caliginosa*, *Eiseniella tetraedra tetraedra*, *Dendrobaena octaedra*. На основании определения коллекций и материалов, собранных в результате экспедиции, на настоящий момент на территории равнинной части Западной Сибири отмечено 18 видов и 4 подвида. Новыми для территории являются 8 видов и два подвида: *Eisenia tracta*, *E. ventripapillata*, *E. nana*, *E. sibirica*, *Aporrectodea caliginosa trapezoids*, *A. rosea*, *A. longa*, *Eiseniella tetraedra hercynia*, *Lumbricus rubellus*, *L. terrestris*. Впервые для территории России указаны *E. ventripapillata* и *E. nana*; для равнинной части Западной Сибири впервые отмечены *E. tracta*, *E. sibirica*, *A. caliginosa trapezoids*, *A. longa*, *E. tetraedra hercynia*. Генетически доказано наличие *Lumbricus rubellus* и *A. rosea*, находки которых ставились под сомнение Т. С. Всеволодовой-Перель (1997).

Виды-вселенцы можно разделить на три группы: 1) обитатели Рудного Алтая (*E. ventripapillata*, *E. nana*, *E. tracta*, *E. sibirica*); 2) виды — европейские по происхождению (*Aporrectodea caliginosa caliginosa*, *A. caliginosa trapezoids*, *A. rosea*, *A. longa*, *Lumbricus rubellus*, *L. terrestris*, *Allobophora parva*); 3) подвида юга Русской равнины (*E. tetraedra hercynia*).

Ряд вселенцев отмечены единично — *A. longa*, *A. caliginosa trapezoids*, *Allobophora parva*, виды *L. terrestris*, *E. tetraedra hercynia* обнаружены в локализованных местообитаниях, но с высокой численностью. В наибольшей степени распространены европейские вселенцы: *Aporrectodea caliginosa caliginosa*, *A. rosea*, *Lumbricus rubellus*. Выявлено, что распространение видов связано с нарушенностью местообитаний, поймами рек, наличием притоков рек, исток и русло которых лежат в месте обитания видов-вселенцев. Эти виды распространены по всей территории равнинной части Западной Сибири, заходя на север до г. Тобольска. Совместного обитания с нативными видами в одних биотопах не отмечено, но зафиксировано обитание на небольшом расстоянии возможной конкурентной пары — *E. nordenskioldi*

nordenskioldi и *Lumbricus rubellus*, а также совместное обитание нативного вида — *E. nordenskioldi nordenskioldi* с видом-вселенцем *Aporrectodea caliginosa caliginosa*.

Вдоль р. Иртыш от истока до Муромцевского района Омской области распространены виды, которые ранее отмечались только для территории Рудного Алтая Казахстана — *E. ventripapillata*, *E. nana*, *E. tracta* и являются эндемиками данной территории. Их распространение связано с поймами реки или притоками рек, исток и русло которых лежит в месте обитания видов-вселенцев; также данные виды распространены на плакорных местообитаниях на расстоянии 20 км от русла р. Иртыш. На основании анализа многолетних данных о температуре промерзания почв (с 1967 и 1978 гг. по настоящее время) установлена достоверная зависимость распространения чужеродных видов с уменьшением глубины промерзания почв (на 80 см) с 1987 г по настоящее время.

Работа выполнена в рамках государственного задания при поддержке Министерства образования и науки РФ № 6.1352.2017 / ПЧ, а также РФФИ (проект № 18-04-00507).

ALIEN SPECIES OF EARTHWORMS IN WESTERN SIBERIA

Golovanova E. V.

Omsk State Pedagogical University, Omsk, Russia

e-mail: *nilseb@omgpu.ru*

Identification and inventorization for the collections of earthworms in Western Siberia plain were implemented. At present it is recorded 18 species and 4 subspecies, of which 8 species and 2 subspecies are new for Western Siberia plain. On the basis of analysis of long-term data on temperature of frost penetration in soils the significant relationship is ascertained between alien species dispersion and the decrease in frost penetration depth.

Key words: *earthworms, Western Siberia, alien species.*

ВИДОВОЕ БОГАТСТВО РЫБ БАССЕЙНА РЕКИ БАЙДАРАТАЯХА

Горбунов Л. С.

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

e-mail: *gorbunov_LS@ipae.uran.ru*

Актуальность работы связана с изучением видового богатства рыбного населения, эколого-биологических характеристик видов рыб в бассейне р. Байдаратаяхи — малоисследованном районе Полярного Урала.

Установлено, что в реке встречаются 18 пресноводных, эвригалинных и морских видов рыб, которые относятся к 11 семействам: лососевые, сиговые, хариусы, корюшковые, щуковые, карповые, налимовые, колюшковые, рогатковые, тресковые, камбаловые. Наиболее многочисленное семейство — сиговые (6 видов), остальные — представлены 1–2 видами (Богданов и др., 2004, 2017). К морским рыбам относятся полярная камбала, четырехрогий бычок, навага, к проходным — горбуша, проходная форма арктического гольца, щука, хариус, голянь являются туводными. Полупроходные рыбы представлены сиговыми и налимом (Богданов, Кижеватов, 2015).

Пространственно-временное распределение рыб в бассейне реки слабо изучено, в связи с чем в 2017 г. были исследованы три участка реки, в которых были выявлены доминирующие по численности и редко встречающиеся виды рыб. Также были определены физиологическое состояние, биологические показатели и относительная численность рыб в период нагула (экз.сеть/сут).

В двух озерах, из которых вытекает р. Байдаратаяха, обитают только сибирский хариус и речной голянь. На большей части русла верхнего и среднего течения реки в весенне-летний период рыба не концентрируется, поскольку отсутствуют условия для нагула большинства видов, кроме реофила (сибирский хариус). Увеличение численности рыб наблюдается на речных нерестилищах в период нерестовой миграции сиговых рыб. Основной нерестовый участок арктического гольца, горбуши и налима, протяженностью около 4 км, также расположен в среднем течении реки (между устьем р. Малой Хууты и каньоном).

В низовьях реки встречаются пресноводные, эвригалинные и морские виды, заходящие на нагул из Байдарацкой губы. На этом участке более отчетливо прослеживается смена качественного и количественного состава видов рыб. Относительная численность рыб в летний период изменялась от 4.2 до 46.8 экз.сеть/сут, что связано с нагульными и нерестовыми миграциями. Так, ближе к осени в русле не встречается щука, но появляются голец и горбуша, увеличивается относительная численность пеляди и чира и уменьшается — сига-пыжьяна.

По нашим данным, плотность рыбного населения в разные сезоны колебалась в реке и озерах бассейна в 11 раз. Численность рыб в реках и озерах бассейна р. Байдаратаяхи зависит от принадлежности вида к экологической группе (жилье, проходные и полупроходные), от фазы жизненного цикла рыб (нагул, нерестовая миграция, нерест, зимовка), пространственно-временной структуры их популяций (возрастной состав и соотношение полов в период нагула и нереста) и физиологического состояния особей.

Видовое разнообразие рыбного населения в р. Байдаратаяхе определяется естественными факторами (основной из которых — перемерзание участков русла в зимний период) и промыслом.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, а также частично поддержана Комплексной программой Президиума УрО РАН (проект № 18–9–4–24).

FISH BIODIVERSITY IN THE BAYDARATAYAKHA RIVER BASIN

Gorbunov L. S.

*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia*e-mail: *gorbunov_LS@ipae.uran.ru*

The species diversity of the fish population is determined by the seasonal migrations of fish of different ecological groups. The species diversity increases along the stream, and whitefish predominate.

Key words: *fish population, ecological groups, fish migrations, Baydaratayakha.*

ЗАПАС И СТРУКТУРА НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ ЮЖНЫХ СУБАРКТИЧЕСКИХ ТУНДР В РАЙОНЕ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ Р. ЕРКАТАЯХА

Горбунова А. М.

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия*e-mail: *anastasiya_psu1991@mail.ru*

Актуальность работы связана с необходимостью оценки многолетней динамики растительности южных субарктических тундр. Основная цель — оценка запасов и структуры надземной фитомассы южных субарктических тундр полуострова Ямал в окрестностях стационара «Еркута». Решали следующие задачи: 1) исследовать растительные сообщества на тех участках, которые на карте вегетационного индекса PVI отмечены разными цветами (голубой, зеленый, желтый, оранжевый); 2) оценить состояния растительных сообществ (структура, запасы фитомассы). Исследования проводили на научно-исследовательском стационаре «Еркута» летом 2017 и 2018 гг. в бассейне р. Еркатаяха в подзоне кустарниковых тундр.

В 2017 г. оценивали запас фитомассы на предположительно деградированных участках южных субарктических тундр, выявленных с помощью анализа вегетационных индексов. Было выполнено 16 геоботанических описаний (10Ч10 м). Запас надземной фитомассы определяли методом укусов с трех площадок 25Ч25 см на каждом участке. 45 укусов были взяты с 15 площадок. Пробы разбирали на фракции: злаки и осоки; разнотравье; кустарнички; кустарники; мхи; лишайники. Массу определяли в воздушно-сухом состоянии. В 2018 г. выполнено 24 описания (заложены 4 трансекты в градиенте от уреза воды до плакора). Укусы были взяты с 5 площадок (16 укусов).

На всех участках, исследованных в 2017 г., представлены сильно деградированные тундры. Запасы фитомассы на них по сравнению со средними оценками фитомассы в южных субарктических тундрах в 1990-е гг. (Магомедова и др., 2006)

были значительно меньше: кустарников — в 4.1 раза; разнотравья, осок и злаков — в 7–8 раз; мхов и лишайников — в 12.3 раза.

В 2018 г. на предположительно недеградированных участках запасы фитомассы были значительно выше, чем в 2017 г., но по сравнению со средними оценками фитомассы в южных субарктических тундрах в 1990-е гг. были ниже: разнотравье — в 3.1 раза; осоки и злаки — в 1.6 раз; лишайники — в 2.7 раз. Запасы кустарников и кустарничков в 2018 г. по сравнению с 1990-ми гг. изменились мало. По сравнению с 1990-ми гг. в структуре фитомассы значительно уменьшилась доля разнотравья (в 27.5 раз), лишайников (в 2.1 раза), возросла доля кустарников (1.6 раза) и кустарничков (в 2.1 раза). В целом структура и запасы фитомассы в южных субарктических тундрах значительно изменились в течение 20–30 лет, что говорит о высокой скорости трансформации тундровой растительности в современных условиях.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН и поддержана Комплексной программой УрО РАН (проект №18–9–4–22).

STOCK AND STRUCTURE OF THE ABOVE-GROUND PHYTOMASS OF THE SOUTHERN SUBARCTIC TUNDRAS IN THE LOWER REACHES OF THE RIVER ERKATAYAKHA

Gorbunova A. M.

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

e-mail: anastasiya_psu1991@mail.ru

We present the first results of the analysis of the stock and structure of the above-ground phytomass of the southern subarctic tundra in the lower reaches of the River Erkatayakha on the Yamal Peninsula.

Key words: above-ground phytomass, subarctic tundras, River Erkatayakha.

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ДРЕВОСТОЕВ ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЫ ЛЕСА В ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ПЛАТО ПУТОРАНА

Григорьев А. А.¹, Дэви Н. М.¹, Кукарских В. В.¹, Галимова А. А.¹,
Вьюхин С. О.², Моисеев П. А.¹, Фомин В. В.¹

¹*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия*
²*Уральский государственный лесотехнический университет, Екатеринбург, Россия*

e-mail: grigoriev.a.a@ipae.uran.ru

Выявление и количественная оценка трансформации и биологической продуктивности горных лесных экосистем — одни из актуальных задач экологии,

роль которых значительно повышается на фоне современного изменения климата. Общеизвестно, что древесная растительность, произрастающая в экстремальных условиях, в частности на верхнем пределе, чутко реагирует на изменения условий среды и поэтому имеет индикаторное значение (Дендрохронология, 2008). В последние десятилетия проведены обширные исследования, направленные на выявление и оценку изменений в составе, структуре и высотном положении древостоев верхней границы леса во многих регионах мира (Harsch et al., 2009). В центральном секторе Российской Субарктики подобного рода исследования в основном проводили в равнинной части (Харук и др., 2002).

Цель работы — исследование структуры, продуктивности и высотной позиции древостоев различной сомкнутости в переходной полосе между лесами и горными тундрами, а также изучение особенностей локальных условий мест их произрастания на склонах массива Сухие горы (западная часть плато Путорана).

Исследование выполнялось на основе использования методов высотных профилей (Hagedorn et al., 2004), сравнения разновременных топокарт и спутниковых изображений (Фомин и др., 2007; Фомин, 2009) и оценки фитомассы деревьев и древостоев (Дэви, 2008).

Результаты наших исследований показали, что в западной части плато Путорана в течение XX в. произошли существенное продвижение лесов выше в горы и увеличение их продуктивности. В зависимости от типа лесного массива данный процесс имел свои отличительные особенности. Заселение более высоких гипсометрических уровней началось во второй половине XX в. и продолжается в настоящее время, доказательством чего служит закономерное уменьшение среднего возраста ныне растущих древостоев лиственницы, а также различия в степени покрытия исследуемой территории сомкнутыми лесами на исторических топографических картах и современных спутниковых снимках.

Установлено, что на массиве Сухие горы наибольшей высоты верхняя граница лесов (ВГЛ) достигает на склонах южной экспозиции (610 ± 60 м над ур. м.), а наименьшей — на северной (348 ± 65 м над ур. м.), что объясняется большим прогреванием южных склонов, которое определяет более раннее стаивание снега и увеличение вегетационного сезона по сравнению с северными, а также более высокую теплообеспеченность в летнее время года подобных мест произрастаний. Это способствует лучшей приживаемости проростков и всходов деревьев и развитие древостоев в целом.

Различия в средней высотной позиции верхней границы леса на восточных и западных склонах (461 против 537 м над ур. м.), которые освещаются солнцем в летние месяцы и прогреваются относительно одинаково, обуславливаются тем, что на восточных склонах из-за преобладания юго-западных и западных ветров в течение зимы накапливается большее количество снежных масс. Это приводит к более позднему их стаиванию и тем самым сокращению вегетационного периода по сравнению с западными склонами, что подтверждают и данные о высотных сдвигах ВГЛ на склонах различных экспозиций: так же, как и высотная позиция ВГЛ, их средние величины последовательно уменьшаются от южных (111 ± 74 м) к западным (86 ± 62 м), восточным (78 ± 50 м) и северным (59 ± 56 м) склонам.

Наблюдаемая в течение последних столетий экспансия древесной растительности в западной части плато Путорана на склонах различной экспозиции, крутизны, каменистости, увлажнения и снежности свидетельствует о влиянии на эти процессы общих для всей территории факторов, которыми, по нашему мнению, могут быть только климатические. Анализ данных гидрометеостанции Дудинка, расположенной в 180 км западнее района исследований и имеющей наиболее длинный ряд наблюдений (с 1906 г.) в этом районе Субарктики, показал, что в течение последних 110 лет наблюдалось общее увеличение температуры воздуха (1.5–2.5 °C), особенно в начале вегетационного периода (июнь–июль). В целом изменения климата привели к заметному росту продолжительности вегетационного периода (на 4–7 дней) в связи с его более ранним началом и теплообеспеченности, что крайне важно для роста и развития древесных растений, особенно в период их интенсивного роста, а также к смягчению условий выживания в холодный период года (повышению температур воздуха и почвы).

В работах, выполненных группами исследователей в других субарктических регионах, показано климатогенное увеличение продуктивности древостоев во второй половине XX в., однако в них говорится о спаде темпов накопления фитомассы в начале XXI в. (Muneni et al., 1997; Houghton R.A., 2005; Bunn A.G., et al., 2007). Результаты наших исследований свидетельствуют о сохранении устойчивого роста темпов накопления фитомассы, особенно выраженного в верхней части современного экотона.

Таким образом, в последние столетия в западной части плато Путорана на фоне повышения ранних летних температур на 1.5–2.5 °C и увеличения продолжительности вегетационного сезона (на 4–7 дней), а также повышения зимних температур и количества твердых осадков изменилось высотное положение (на 64 м высоты) и продуктивность древостоев верхней границы леса. Наиболее значительные продвижения лесов выше в горы произошли на склонах южной и юго-западной экспозиции во второй половине XX в.

Исследование полностью выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 17–14–01112).

STRUCTURE AND DYNAMICS OF THE TREE STANDS ON THE UPPER FOREST BOUNDARY IN WESTERN PART IN THE PUTORAN PLATEAU

Grigoriev A. A.¹, Devi N. M.¹, Kukarskikh V. V.¹, Galimova A. A.¹,
Vyuhin S. O.², Moiseev P. A.¹, Fomin V. V.¹

¹*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

²*Ural State Forestry Engineering University, Ekaterinburg, Russia*

e-mail: grigoriev.a.a@ipae.uran.ru

Changes in the height position of the upper forest line in the western part of the Putorana Plateau (Sukhie Mountains) were established. We have analyzed the age

structure of 495 trees and 91 undergrowth of Gmelin larch (*Larix gmelinii* Rupr.), which grow on an area of 0.72 ha. We also have carried out comparisons of topographic maps and satellite images for this territory, taken at different times. The most significant changes occurred on the slopes of the southern and south-western exposures. We have discovered relationships between the diameters of the trunks and the phytomass of trees and their fractions based on the analysis of 40 model larch trees. The course of changes in the structure and phytomass of forest stands of the upper forest line ecotone in recent centuries has been reconstructed. Forest expansion was favored by climate change.

Key words: *Gmelin larch, upper forest line, ecotone, phytomass, climate change, Putorana Plateau*

ОБ УСЫХАНИИ СОСНЫ В БАРГУЗИНСКОЙ КОТЛОВИНЕ

Гунин П. Д.¹, Бажа С. Н.¹, Убугунов В. Л.², Дробышев Ю. И.¹,
Убугунова В. И.²

¹Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия

²Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, г. Улан-Удэ, Россия

e-mail: monexp@mail.ru

Изучение лесных насаждений было нацелено на выявление последствий катастрофической засухи 2015 г. и включало визуальное обследование древостоев и анализ прироста выживших экземпляров сосны обыкновенной *Pinus sylvestris*. Работа являлась продолжением исследований, выполнявшихся в Баргузинской котловине летом 2016 г., когда после катастрофической засухи наблюдалось массовое усыхание сосны.

На полигоне «Ина» были протаксированы 2 пробные площади в сосняках злаково-разнотравных размером 10×20 и 20×20 м. Первая площадь (N 53°44'18", E 110°15'34", *h* = 492 м) заложена на склоне СЗ экспозиции крутизной около 18°. Древостой естественного происхождения, разновозрастный, старшее поколение порядка 50 лет: средняя высота 17.5 м, средний диаметр 15.8 см, полнота 0.6–0.8, бонитет III. В подлеске — разреженный кизильник, подрост не наблюдается. Следов антропогенного воздействия не прослеживается. Есть признаки старого слабого низового пожара. Отмечается усыхание деревьев различных возрастных групп, предположительно вследствие засухи, так как иных причин не выявлено. Отпад преимущественно низовой, т.е. в первую очередь гибнут угнетенные деревья низших классов Крафта. В данном лесном массиве, однако, погибают и хорошо развитые деревья, что происходит главным образом по периферии. Из 63 учтенных деревьев 45 живых и 18 сухих.

Вторая площадь (N 53°44′23″, E 110°14′39″) заложена также в естественном сосновом насаждении около 50 лет к северу от дацана в так называемом «Саду камней». Рельеф представляет собой ровную долину. Древоустой одновозрастный, размещение случайное: средняя высота 12.5 м, средний диаметр 17.1 см, полнота 0.5–0.6, бонитет III. Подлесок и подрост отсутствуют. Из 28 учтенных деревьев 27 усыхающих и усохших недавно и 1 — старый сухостой. Наблюдаются выпасы, наличие бытового мусора. Здесь причина гибели деревьев не вызывает сомнений — это засуха.

На полигоне «Верхний Куйтун» выполнено измерение годичных приростов латеральных побегов сосен за 2015–2018 гг. с четырех сторон (южная, западная, северная, восточная)²⁰ на точках постоянных наблюдений ВК-12 и ВК-13а. На точке ВК-12 обследовались одиночные сосны близ язвы дефляции, на точке ВК-13а — уцелевшие деревья в полосе разновозрастного соснового леса шириной около 40 м. На точке ВК-12 средняя высота сосен 4.1 м, средний диаметр 8.8 см, возраст около 13 лет; на точке ВК-13а — 2.5 м, 3.8 см и 21 год соответственно.

На первой точке было исследовано 10 деревьев, на второй — 5. Результаты измерений усредняли по четырем обмерам, затем выводили среднее значение для всех деревьев. В сезоне, следующем за засушливым 2015 г., прирост боковых побегов сосны резко затормозился, причем в условиях достаточно густого древостоя на точке ВК-13а он упал до нуля (ни один из обследованных побегов там не дал прироста в 2016 г.), затем началось постепенное восстановление темпов роста, которое на точке ВК-12 даже превысило значения, наблюдавшиеся в 2015 г. Выявленная разница в реакции древостоев сосны на водный стресс может объясняться, по-видимому, существенными различиями в условиях водного питания. Если на точке ВК-12 деревья растут на песчаной гриве достаточно далеко друг от друга (порядка 20–30 м и более), то на точке ВК-13а полнота древостоя достигает 0.8, а местами и выше. Отсюда, видимо, проистекает и гораздо большая сохранность деревьев на точке ВК-12.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 17–29–05019).

ON PINE TREES' DRYING OUT IN THE BARGUZIN HOLLOW

Gunin P. D.¹, Bazha S. N.¹, Ubugunov V. L.², Drobyshev, Y. I.¹,
Ubugunova V. I.²

¹ Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, Russia

² Institute of General and Experimental Biology SB RAS, Ulan-Ude, Russia

e-mail: monexp@mail.ru

We implemented a detailed analysis of the consequences of the impact of catastrophic drought on the stands and the growth of shoots of Pine *Pinus sylvestris*

²⁰ Оценить величину прироста за более ранние годы можно было только приблизительно, ввиду чего от этой оценки пришлось отказаться.

in the Barguzin Hollow. The results of the taxonomic studies of the stand drying up effects on test sites are reported.

Key words: Pinus sylvestris, Barguzin Hollow, drought.

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ГОРНО-ТАЕЖНЫХ КЕДРОВНИКОВ ИДАРСКОГО БЕЛОГОРЬЯ (ВОСТОЧНЫЙ САЯН)

Данилина Д. М.

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, г. Красноярск, Россия

e-mail: dismailova@mail.ru

Изучение структуры и современного состояния ненарушенных таежных лесов в горных ландшафтах представляет значительный интерес. Северо-восточная часть Идарского Белогорья (Восточный Саян), где сохранились массивы девственных горных кедровников, представляющих собой эталон их состава, структура оставалась неизученной в силу своей труднодоступности. Цель работы — выявить эколого-ценотическую структуру коренных горно-таежных кедровников Идарского Белогорья.

Район исследования расположен на северо-востоке хребта Идарское Белогорье и охватывает среднегорную часть бассейна р. Большой Агул (левобережная часть с притоками рек Тайба, Горелая, Обшивка) на высотах 650–1200 м над ур. м. Климат резко континентальный, почвы подзолистого типа (Горбачев, 1978). Изучаемые лесные экосистемы расположены в горно-таежном высотном поясе Манско-Канского округа Восточносаянской горной лесорастительной провинции (Типы лесов гор Южной Сибири, 1980) и относятся к группе влажной циклонической климатической фации (Поликарпов и др., 1986).

Структура видового разнообразия кедровников охарактеризована по соотношению обилия эколого-ценотических групп видов (ЭЦГ) травяно-кустарничкового яруса (Молокова, 1992; Назимова и др., 2012). Выделено 11 ЭЦГ: луговое и лугово-лесное разнотравье и злаки; лугово-лесное крупнотравье; крупные лесные папоротники; теневые травы; борово-таежная; таежная; травяно-болотные виды; мохово-болотная; приручейная; субальпийско-луговая; эфемероиды. Состав и ценотическая роль видов кустарничкового яруса даны по ценоэлементам (Крылов, 1984). Номенклатура сосудистых растений и мхов приведена в соответствии со сводками С. К. Черепанова (1995) и М. С. Игнатова с соавт. (Ignatov et al., 2006).

Для горно-таежных кедровников северо-восточной части Идарского Белогорья характерно преобладание лесов зеленомошной группы на почвах подзолистого типа. В кедровниках чернично-зеленомошных и багульниково-чернич-

но-зеленомошных подлесок редкий (сомкнутость 0.1–0.2), встречаются *Sorbus sibirica*, *Lonicera altaica*, изредка *Rubus matsumuranus*. В кедровниках с пихтой и елью крупнотравно-папоротниковых, приуроченных к хорошо увлажненным ложбинам стока, подлесок более развит (сомкнутость 0.2–0.35): первый подъярус разреженный (высотой 2–6 м) из *Padus avium*, *Sorbus sibirica*; второй подъярус слабо развит, высотой 0.6 м: *Rubus idaeus*, *Ribes nigrum*, *Ribes atropurpureum*. Распределение подлеска носит диффузный характер. По составу и ценоотической роли в кустарниковом ярусе преобладают мезофильные таежные (*Sorbus sibirica*, *Ribes atropurpureum*, *Rubus matsumuranus*, *Lonicera altaica*) и мезофильные умеренные (*Padus avium*, *Rubus idaeus*) виды. Подгольцовый ценоэлемент *Rhododendron aureum* — мезопсихрофит, произрастает в кедровниках верхних частей склонов горно-таежного пояса, изредка отмечается по водоразделам на выходах материнских пород.

Эколого-ценоотическая структура травяно-кустарничкового яруса чернично-зеленомошных кедровников сходна с составом зональной темнохвойной тайги зеленомошного типа. Выявлены высокие значения обилия видов таежной группы (*Vaccinium myrtillus* (60–80%), *Carex iljinii* (5–15%), *Calamagrostis obtusata*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*, *Oxalis acetosella*, *Aegopodium alpestre*, *Trientalis europaea*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum bifolium*, *Stellaria bungeana*, *Mitella nuda*). В кедровниках багульниково-чернично-зеленомошных наряду с *Vaccinium myrtillus* (ПП 60–75%) содоминируют виды мохово-болотной группы (*Ledum palustre* — 20–30%, *Vaccinium uliginosum* — 5–7%). Моховой покров (ПП 70–95%) образуют *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis* с участием *Polytrichum commune*.

Наиболее разнообразны по видовому составу и спектру ЭЦГ (11 групп видов) кедровники с пихтой вейниково-крупнотравно-папоротниковые. Доминируют виды лугово-лесного крупнотравья (*Aconitum septentrionale* (15–35%), *Geranium albiflorum* (3–5%), *Lilium pilosiusculum*, *Milium effusum*, *Pleurospermatum uralense*), крупных папоротников (*Dryopteris expansa*, *Athyrium filix-femina*, *Diplazium sibiricum*), таежных видов (*Calamagrostis obtusata* (25–35%), *Phegopteris connectilis*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Stellaria bungeana*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella* и др.). Заметна роль гигрофитов, гигропсихрофитов, мезопсихрофитов из группы приручейных видов (*Cardaminem acrophylla*, *Verratrum lobelianum* (3–10%), *Saxifraga aestivalis*, *Caltha palustris*). Моховой ярус менее развит (ОПП — 10–40%).

Эколого-ценоотический состав видов травяно-кустарничкового яруса, ценоэлементов подлеска и ЭЦГ мохового яруса в кедровых лесах Идарского Белогорья свидетельствует о доминировании таежной флоры. В целом для большей части территории характерно слабое развитие подлеска и однообразие травяно-кустарничкового и мохового ярусов. Обильны виды борово-таежной, таежной, мохово-болотной групп растений. В отличие от более влажных и менее континентальных районов Центрального Саяна (истоки р. Кизир), где произрастают высокобонитетные пихтово-кедровые леса крупнотравно-папоротнико-

во-зеленомошные, в северо-восточной части горно-таежного пояса Идарского Белогорья с нарастанием континентальности климата широко распространены низкобонитетные кедровники чернично-зеленомошной группы (IV–V бонитета). Локально, в местообитаниях с более благоприятными эдафическими условиями и увеличением проточного увлажнения, произрастают кедровники с участием пихты вейниково-зеленомошные и вейниково-крупнотравные (III бонитета), в которых возрастает фитоценотическая роль видов лугово-лесного крупнотравья и крупных папоротников.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 18–05–00781 А).

ECOLOGICAL-COENOTICAL STRUCTURE OF SPECIES DIVERSITY OF MOUNTAIN TAIGA CEDAR FORESTS IN IDARSKOE BELOGORIE (EAST SAYAN MOUNTAIN)

Danilina D. M.

Sukachev Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

e-mail: dismailova@mail.ru

The ecological-coenotical structure of mountain taiga cedar forests (East Sayan Mountain, Idarskoe Belogorie) is presented. It is similar in composition to the zonal dark coniferous taiga of the green moss type. The species groups (ECG) of pine poor soils-taiga, taiga, moss-bog groups of plants are dominant.

Key words: *mountain taiga cedar forests, composition and structure, ecological-cenotical groups of species (ECG), Eastern Sayan Mountains*

ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ КРУПНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИХ РЕСУРСОВ В ПРЕДУРАЛЬЕ

Дворников М. Г., Ширяев В. В., Сафонов В. Г.

Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства им. профессора Б. М. Житкова, г. Киров, Россия

e-mail: Dvornikov50@mail.ru

В целях исследования динамики сообществ крупных млекопитающих за период от мезолита до современности проводили изучение структурно-функциональной организации средне-, южнотаежных и лесостепных биогеоценозов

(БГЦ) в регионе, ограниченном 51–63° с.ш. и 43–65° в.д. Были изучены многолетние данные о структуре фито- и зоомассы, биологической продуктивности, потоке энергии и круговороте химических элементов. Показана специфика БГЦ, в том числе изменение структуры и динамики сообществ промысловых млекопитающих (ПМ) под воздействием различных факторов среды и охоты.

Осуществлена реконструкция динамики БГЦ на основе известных палеоботанических, палеозоологических и археологических сведений и инвентаризация современной биоты. Оценивали структуру и продуктивность фито- и зоомассы; параметры биологического круговорота, свойственные зональным малонарушенным БГЦ, прослеживали и динамику использования человеком ресурсов ПМ (Рябова, 1965; Петренко, 1984; Дворников, 2007; Косинцев, 2008; Дворников, Чашин, 2010). Известные археологические памятники расположили на карте (с учетом их радиоуглеродных дат) в соответствии с колебаниями климата, предполагаемой динамикой границ экосистем (Маркова, ван Кольфсхотн и др., 2008; Дворников и др., 2012; Дворников, Ширяев, 2013, 2015), провели анализ изменения фаунистических комплексов в БГЦ от мезолита до современности.

Установлено, что: 1) фаунистические комплексы формировались динамично и векторизованно, в соответствии с зональными природными условиями; 2) современные эталонные фаунистические комплексы заповедников распределены зонально; 3) составы флористических и фаунистических комплексов малонарушенных экосистем заповедников имеют сходство с таковыми, характерными для суббореальных и субатлантических природных условий голоцена. При глобальных природных преобразованиях экосистем в голоцене происходило смещение их границ, а также фаунистических комплексов. На малонарушенных участках устойчиво сохранялись их структура и плотность населения, характерная для зональных типов экосистем. В последние 100 лет, в связи с интенсивным антропогенным воздействием на БГЦ, увеличилось количество таксонов во вторичных таежных и смешанных лесных формациях, ныне составляющих более 52% лесных и лесостепных территорий региона. Плотность зверей здесь меньше, чем на эталонных участках. Высокая плотность наблюдается только у отдельных видов, к примеру у лося в начале сукцессии на вырубках. Предложенный подход основан на том, что природная зональность является важнейшим фактором эволюционных преобразований и распространения видов, популяций, сообществ и экосистем.

Многие виды млекопитающих в составе БГЦ были и являются объектами охоты. Вместе с тем динамика прошлых и современных воздействий человека на популяции и местообитания млекопитающих в конкретных природных зонах и провинциях изучена недостаточно. Следует подчеркнуть, что эталонная функция заповедников состоит в том, что индикаторные природные объекты длительное время сохраняют свое значение для зональных территорий, и их состояние нужно считать оптимальным. Длительное время в регионе (до преобразований человеком местообитаний) обеспечивалось развитие и сбалансированное состояние

малонарушенных экосистем на основе оптимального функционирования популяций, сообществ и БГЦ.

Полученные нами экспериментальные данные по структуре фито- и зоомассы, первичной и вторичной продуктивности и вещественно-энергетическим процессам в зональных БГЦ позволили проследить динамику видов в сообществах и рассчитать их плотность и биомассу. Восстановленная нами расчётная плотность и биомасса зверей (количество и соотношение костного материала в кухонных отложениях древних людей, с учетом массы и плотности зверей в заповедниках) соответствовала их зональным значениям, т.е. экологической ёмкости среды обитания. Возрастающий спрос на пушнину привел к снижению ресурсов бобра и других животных, а некоторые виды стали редкими. Анализ состава сообществ показал, что видовое богатство возрастает в направлении «ранний голоцен» — «современность». Древние люди в основном добывали 6 видов, в наше время промысловыми являются 22 вида. Изменения в составе сообществ ПМ происходили лишь на рубеже раннего-среднего голоцена и в позднем голоцене в течение последних 2–3 столетий. В то же время анализ видового состава, количества и процентного соотношения костных остатков добываемых видов ПМ выявил их заметную неоднородность. Интенсивным воздействием охотников было на популяции бобра, лося, северного оленя, медведя. Наибольшее разнообразие добываемых видов ПМ характерно для середины и конца среднего голоцена. Это подтверждает сведения о динамичном, и в иные хроноперіоды истощительном, использовании ресурсов млекопитающих. Увеличению воздействия охоты способствовал рост народонаселения в регионе. На исторических и экспериментальных материалах установлена зависимость масштабов использования ресурсов от совершенствования технологии охоты. В начале XX в. охотник для пропитания малого рода добывал 45–60 лосей ежегодно, бригада современных охотников уже в 7 раз эффективнее добывала одного лося, а в охотхозяйствах, обеспечивающих индивидуальные охоты (с малым фактором беспокойства животных), этот показатель выше еще в 3–5 раз. Усиление браконьерства происходит в периоды кризисов государства. В России, на рубеже XX–XXI вв., вследствие деградации охотничьей отрасли и охотнадзора браконьерство резко уменьшило численность ПМ. В современных условиях добывание должно учитывать плотность животных, характерную для соответствующих эталонных комплексов, а сезон охоты должен быть коротким и с низким уровнем фактора беспокойства. Эти принципы применяются в охотхозяйствах, развивающихся на основах комплексного природопользования. Анализ плотности и общей биомассы сообществ ПМ в этих хозяйствах и заповедниках, расположенных в одном лесорастительном районе, показал высокое сходство видового состава и плотности населения ПМ. В итоге отметим, что подход, основанный на принципах комплексного природопользования, обеспечит устойчивое использование и восстановление утраченного биоразнообразия.

LARGE MAMMAL COMMUNITY DYNAMICS AND THE USE OF THEIR RESOURCES IN THE PRE-URALS

Dvornikov M. G., Shiryaev V. V., Safonov V. G.

All-Russian Research Institute of Game Biology and Fur Farming named after Professor
B. M. Zhitkov, Kirov, Russia
e-mail: Dvornikov50@mail.ru

We studied the dynamics of large mammal communities of middle taiga, south taiga and forest steppe biogeocenoses from the Mesolithic to the present. We show the changes in the structure and dynamics of the communities under the influence of various environmental factors and hunting. We found out that the faunistic complexes formed in accordance with the zonal environment; the modern faunistic complexes of nature reserves are distributed zonally; the composition of the floristic and faunistic complexes of low-disturbed ecosystems is similar to those typical for the subboreal and subatlantic natural conditions of the Holocene.

Key words: community dynamics, large mammals, forest steppe, hunting.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ УССУРИЙСКОГО ПОЛИГРАФА И ЧЁРНОГО ПИХТОВОГО УСАЧА ПРИ ПОСЕЛЕНИИ НА ПИХТЕ СИБИРСКОЙ

Демидко Д. А., Петько В. М., Пашенова Н. В., Бабичев Н. С.,
Ефременко А. А., Перцовая А. А., Баранчиков Ю. Н.

Институт леса им В. Н. Сукачева СО РАН, г. Красноярск, Россия
e-mail: sawer_beetle@mail.ru

Чёрный пихтовый усач *Monochamus urusovi* (Coleoptera, Cerambycidae) и уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) относятся к экологической группе насекомых-ксилофагов. Их личинки, а у *P. proximus* и взрослые жуки, развиваются под корой деревьев, питаются тканями флоэмы. Оба вида в качестве кормового объекта предпочитают деревья рода пихта (*Abies*), хотя способны селиться и на других хвойных (Исаев и др., 1988; Кривец и др., 2015). Первый из них является автохтоном Сибири, второй — инвайдером, завезенным с юга Дальнего Востока предположительно железнодорожным транспортом (Кривец и др., 2015).

До начала инвазии полиграфа уссурийского на территорию Сибири наиболее активным и вредоносным ксилофагом пихты являлся *M. urusovi*. Благодаря способности ослаблять здоровые деревья при дополнительном питании, а потом

заселять их, этот вид неоднократно образовывал очаги массового размножения в пихтовых древостоях (Исаев и др., 1988). Однако такой же способностью обладает и *P. proximus*. Предварительно оба вида заселяют ослабленные другими факторами и ветровальные деревья, поднимая таким образом начальную численность популяции.

Сходные требования к кормовым объектам позволяют охарактеризовать взаимоотношения *M. urusovi* и *P. proximus* как конкурентные (Кривец и др., 2015). С учетом того, что лёт *P. proximus* начинается на 1.5–2 месяца раньше, а полное развитие занимает чуть более месяца (в отличие от года–двух для усача), в пихтовых древостоях короед должен получать решительное преимущество над *M. urusovi*. Выделяемый втачивающимися короедами агрегационный феромон привлекает других особей этого вида, что обеспечивает быстрое и плотное заселение практически всей поверхности ствола (Баранчиков и др., 2018).

Предположение о конкурентной природе взаимоотношений между *P. proximus* и *M. urusovi* была проверено при исследовании погибшего древостоя пихты в старом очаге уссурийского полиграфа (окрестности п. Козулька Красноярского края). Все сухостойные деревья спилили, измерили их диаметр, определили возраст, с помощью дендрохронологических методов датировали год гибели, на поверхности ствола от комля до вершины учитывали наличие следов деятельности *P. proximus* и *M. urusovi*.

Анализ сопряженности поселения этих двух видов с помощью критерия точной вероятности Фишера показал, что, несмотря на конкуренцию за корм со стороны *P. proximus*, чёрный пихтовый усач тяготеет к совместному поселению с этим видом (уровень значимости $p = 0.0009$). На первый взгляд, такой результат указывает на наличие комменсализма или даже мутуализма, но никак не конкуренции между *P. proximus* и *M. urusovi*.

Известно, однако, что усач заселяет деревья с диаметром от 8 см, а наиболее охотно — 16 см и более (Исаев и др., 1988). Более мелкий полиграф уссурийский, по нашим наблюдениям, может селиться даже на подросте диаметром 3 см. Это заставило нас предположить, что тяготение *M. urusovi* к совместному поселению с *P. proximus* объясняется не выгодой, односторонней или обоюдной, а частичным совпадением экологической ниши. Действительно, парные сравнения по методу Вилкоксона–Манна–Уитни показали, что средний диаметр деревьев с поселениями усача (26.0 см) статистически значимо ($p < 0.0001$) отличается от диаметра деревьев, на которых они отсутствуют (14.5 см). *P. proximus* также предпочитает более крупные деревья (средний диаметр заселенных — 20.4, незаселенных — 12.6 см), но у него это предпочтение выражено слабее. Сравнение деревьев, имеющих следы поселений полиграфа, но при этом не заселенных *M. urusovi*, с деревьями, которые не заселялись ни одним из этих видов, показало отсутствие статистически значимых различий между их средними диаметрами ($p = 0.146$).

Результаты, изложенные в предыдущем абзаце, позволяют скорректировать наши предположения о наблюдаемой связи между поселениями уссурийского

полиграфа и чёрного пихтового усача. Исследование предпочтения этими видами кормовых объектов в зависимости от их размеров показало, что экологическая ниша (в той ее части, которая определяется свойствами заселяемых деревьев) *P. proximus* несколько обширнее ниши *M. urussovi* и полностью включает ее в себя. Следовательно, тяготение чёрного пихтового усача к поселению на одних деревьях с *P. proximus* лучше всего объясняется одинаковыми требованиями этих видов к корму. Необходимо также добавить, что основные грибные фитопатогены из родов *Grosmannia* и *Leptographium*, ассоциированные с этимиксилофагами, не антагонистичны по отношению друг к другу (Пашенова и др., 2018), и, более того, полиграф в Южной Сибири уже включил грибы-ассоцианты усача в свой микокомплекс.

Таким образом, отношения этих видов между собой парадоксальным образом сочетают конкуренцию и комменсализм. Хотя уссурийский полиграф в значительной степени вытесняет чёрного пихтового усача из его экологической ниши (Кривец и др., 2015), он в то же время облегчает его поселение на пихте, ослабляя ее и делая доступной для развития личинок выступающего комменсалом *M. urussovi*. В пользу такой интерпретации этих взаимоотношений говорит тот факт, не менее половины деревьев пихты, погибших в очагах массового размножения *P. proximus*, обрабатываются ими совместно, что показано как нами, так и С. А. Кривец с соавт. (2015).

Работа выполнена в рамках государственного задания Институт леса им В. Н. Сукачева СО РАН (тема АААА-А17-117101820002-3), а также при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 17-04-01765).

INTERACTIONS OF FOR-EYED FIR BARK BEETLE AND FIR SAWYER BEETLE DURING SIBERIAN FIR COLONIZATION

Demidko D. A., Pet'ko V. M., Pashenova N. V., Babichev N. S.,
Efremenko A. A., Pertsovaya A. A., Baranchikov Yu. N.

Sukachev Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

e-mail: sawer_beetle@mail.ru

The subject considered in the work is interrelations of for-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) and fir sawyer beetle *Monochamus urussovi* (Coleoptera: Cerambycidae) at their joint colonization on Siberian fir trunks. It is revealed that the interrelations of the two species combine competition and commensalism. Generally for-eyed fir bark beetle extrudes fir sawyer beetle out of its ecological niche, but in the same time facilitates its colonization of Siberian fir.

Key words: *competition, commensalism, Polygraphus proximus, Monochamus urussovi, colonization.*

СОВРЕМЕННЫЕ СУКЦЕССИИ ВОДОРΟΣЛЕВЫХ СООБЩЕСТВ ЕВРО-АРКТИЧЕСКОГО РЕГИОНА В МЕНЯЮЩИХСЯ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ

Денисов Д. Б.

*Институт проблем промышленной экологии Севера ФИЦ «Кольский НЦ РАН»,
г. Апатиты, Россия*

e-mail: proffessuir@gmail.com

Состояние, динамика и таксономическое разнообразие сообществ водорослей и цианопрокариот — показатель экологической обстановки и качества среды в целом и информативный маркер стабильности экосистем. Пресноводные альгоценозы высоких широт чувствительны ко всем изменениям факторов среды, включая динамику климатической системы и антропогенную нагрузку. Водорослевые сообщества находятся в начале цепей питания, определяя структурно-функциональную организацию экосистем. Их развитие напрямую определяется гидрохимическими, температурными, гидродинамическими и климатическими факторами, а видовой состав отражает условия окружающей среды. Водоросли и цианопрокариоты способны в той или иной степени регулировать химический состав вод, что особенно проявляется при их массовом развитии. Доминирующие в составе альгоценозов виды зачастую определяют ход различных круговоротов вещества и энергии в водной экосистеме, вносят вклад в процессы самоочищения водоемов. Информация о структурно-функциональных показателях альгоценозов необходима для понимания закономерностей сукцессий водных экосистем, оценки динамики продукционных процессов, трофического статуса, наличия загрязнения и выявления регулирующих развитие водных объектов факторов.

Спецификой альгоценозов высоких широт является способность развиваться в условиях низких температур, при малом содержании азота и фосфора. Сформировавшиеся у водорослей Арктики и Субарктики адаптационные механизмы позволяют им максимально эффективно использовать благоприятные для развития условия в течение сравнительно короткого гидробиологического лета, включая сочетание метеорологических, гидрохимических и прочих факторов. Некоторые виды водорослей и цианопрокариот региона изначально обладают потенциалом к массовому развитию, которое наблюдается при появлении дополнительных факторов, например при дополнительном источнике биогенных элементов в зонах, подверженных антропогенному эвтрофированию (Денисов, Кашулин, 2016; Ylikorkko et al., 2015).

Многолетние комплексные исследования водорослей Кольского полуострова различных ландшафтов (с 1992 г. по 2018 г.) свидетельствуют о том, что прес-

новодные альгоценозы характеризуются значительным таксономическим разнообразием. Формирование и развитие водорослевых сообществ происходит под влиянием антропогенной нагрузки, связанной преимущественно с деятельностью промышленных предприятий. Другим значимым фактором являются глобальные и региональные климатические изменения, наиболее ярко проявляющиеся в высоких широтах. Потепление климата, наблюдаемое в последние десятилетия (Демин и др., 2017), стало важнейшим фактором увеличения максимальных количественных показателей фитопланктона (Kashulin et al., 2017). Отражением глобальных процессов трансформации водорослевых сообществ служит увеличение доли Chlorophyta и Cyanobacteria в фитопланктоне наряду со снижением характерных для олиготрофных арктических вод Charophyta (Desmidiaceae) и Crysophyta.

На примере крупнейшего водохранилища Мурманской области — оз. Имандра — показаны современные направления сукцессии экосистемы. После снижения токсической нагрузки в 90-е годы прошлого века произошла некоторая стабилизация гидрохимических условий. В настоящее время наблюдается устойчивая динамика снижения приоритетных токсичных загрязнителей (Моисеенко, Шаров, 2011) наряду с сохраняющейся на прежнем уровне концентрацией биогенных веществ. Стабильный трофический статус вод на уровне эвтрофно-мезотрофного (Терентьева и др., 2017) позволил сформироваться адаптированным к этим условиям планктонным сообществам. В сложившихся условиях возросло число положительных аномалий количественных показателей фитопланктона, проявляющихся в течение сезона. Так, в эвтрофируемых участках акватории регулярно наблюдается массовое развитие цианопрокариот (*Dolichospermum lemmermannii*), возможно, вследствие потепления климата (Денисов, Кашулин, 2016). В сезонной динамике фитопланктона наиболее значимым стал весенний пик биомассы (свыше 20 г/м³), обусловленный развитием диатомовых (*Aulacoseira islandica*), — такой сценарий типичен для мезотрофных озер (Трифоновна, 1990).

В реке Паз (Патсойоки) впервые для Евро-Арктического региона было зафиксировано массовое развитие *Didymosphenia geminata*, резко снижающее ресурсный потенциал поверхностных вод вследствие трансформации грунтов, радикальных изменений структурно-функциональных характеристик водных экосистем, снижения их рекреационной привлекательности, ухудшения условий нереста ценных промысловых сиговых и лососевых видов рыб. Явления массового развития *D. geminata* («Didymo») сравнительно хорошо описаны и изучены в мире, в первую очередь в США (Bergey et al., 2009), Канаде (Lavery et al., 2014), Новой Зеландии (Kilroy, Bothwell, 2012) и Польше (Noga et al., 2012). Первый факт массового развития *D. geminata* в Мурманской области является свидетельством продолжающейся общемировой экспансии этого вида.

Разработка и совершенствование систем биоиндикации на основе водорослевых сообществ актуальны в связи с мощным развитием промышленности и освоением стратегических ресурсов Арктической зоны РФ. Перспективными представляются исследования водорослевых сообществ, развивающихся в условиях техногенной нагрузки. На примере малых озер, расположенных в зоне влияния медно-никелевого комбината (Мончегорская площадка Кольской ГМК), было показано, что одним из факторов устойчивости планктонных организмов к токсической нагрузке следует считать избыток биогенных элементов. При этом экстремальные концентрации токсикантов замедляют процессы эвтрофирования, что демонстрирует низкий трофический статус озер по показателям фитопланктона (Денисов и др., 2018).

Таким образом, альгоценозы Евро-Арктического региона реагируют на все происходящие изменения: формируются новые адаптационные механизмы, меняются продукционные характеристики сообществ и экологические предпочтения отдельных видов. Это приобретает определяющее значение для биоиндикации качества среды и задач гидроэкологического мониторинга, что актуально для разработки адекватных систем управления и рационального использования водных ресурсов.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН, а также при частичной финансовой поддержке РФФИ-Арктика (проект № 18-05-60125).

MODERN ALGAE COMMUNITIES SUCCESSIONS UNDER CHANGING ENVIRONMENT OF THE EURO-ARCTIC

Denisov D. B.

Institute of the North industrial environmental problems — the division of Federal research center «Kola Science Center RAS», Apatity, Russia

e-mail: professuir@gmail.com

Modern algaecenoses successions of the Euro-Arctic are analyzed. An increase of the phytoplankton biomass and abundance as a result of climate warming along with anthropogenic eutrophication has been observed and algae blooms becomes regularly. The proportion of Chlorophyta and Cyanobacteria in phytoplankton communities is increasing, against the background of decreasing of typical arctic oligotrophic Charophyta: Desmidiaceae and Crysophyta. The one of the toxic-resistance factor of the plankton algae is an excess of nutrients.

Key words: *Arctic, freshwater ecosystems, bioindication, algaecenoses*

СОПРОВОЖДАЕТСЯ ЛИ ИНВАЗИЯ *ACER NEGUNDO* L. ГОМОГЕНИЗАЦИЕЙ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ?

Дубровин Д. И.^{1,2}

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

²Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: denisizmariupolya@gmail.com

Снижение разнообразия растительных сообществ считается одним из негативных последствий внедрения инвазивных видов (Hejda et al., 2009). Важный инвазивный вид в России и на Среднем Урале — занесенный в Чёрную книгу флоры Средней России (Виноградова и др., 2009) североамериканский клен *Acer negundo*. Он был интродуцирован в Россию в XIX в., а в настоящее время активно расселяется в полуестественных и сильно нарушенных сообществах. Установлено, что внедрение данного вида клена в аборигенные растительные сообщества сопровождается заметным снижением б- и г-разнообразия (Дубровин, 2018). Однако неизвестно, каким образом инвазия клена ясенелистного отражается на гомогенности растительных сообществ. Есть свидетельства, что при нарушениях растительных сообществ в-разнообразие может и снижаться (Chen et al., 2013), и повышаться (Трубина, Воробейчик, 2012). Целью работы было оценить в-разнообразие между растительными сообществами с доминированием инвазивного *Acer negundo*.

В 2017–2018 гг. на территории г. Екатеринбурга, пос. Кольцово и г. Арамилы выполнены 24 геоботанических описания в зарослях инвазивного *Acer negundo* L. и 24 — в зарослях других видов деревьев. Анализ в-разнообразия выполнен для древесных и травянистых видов, а также для сообществ в целом с помощью нескольких индексов: Уиттекера, Чекановского-Сьеренсена, Брая-Кёртиса, Мориситы-Хорна.

При оценке гомогенности установлено, что при учете обилия видов (индексы Брая-Кёртиса и Мориситы-Хорна) в-разнообразие между сообществами зарослей *Acer negundo* ниже, чем между сообществами зарослей других деревьев. При учете только видового богатства (индексы Уиттекера и Чекановского-Сьеренсена) значимых изменений в-разнообразия сообществ в зависимости от доминанта древостоя не выявлено. Таким образом, наши материалы не позволяют однозначно утверждать, что инвазия североамериканского *Acer negundo* сопровождается гомогенизацией растительных сообществ.

IS THE ACER NEGUNDO L. INVASION ACCOMPANIED BY PLANT COMMUNITY HOMOGENIZATION?

Dubrovin D. I.^{1,2}

¹*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

²*Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia*

e-mail: *denisizmariupolya@gmail.com*

We found out that in terms of species abundance the β -diversity of woody and herbaceous species communities is higher in thickets of the invasive species *Acer negundo* than in thickets of other trees. In terms of species richness, the dominant tree species does not affect the β -diversity of communities significantly.

Key words: *Acer negundo*, abundance, invasive species, plant community

ДИНАМИКА ВЫСОКОГОРНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ УРАЛА НА ФОНЕ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА В ПОСЛЕДНЕМ СТОЛЕТИИ

Ерохина О. В.¹, Григорьев А. А.¹, Соковнина С. Ю.¹, Шалаумова Ю. В.²

¹*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия*

²*Институт промышленной экологии УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия*

e-mail: *erokhina@ipae.uran.ru*

С середины XX в. отмечается динамика растительности высокогорий, обусловленная глобальными изменениями климатической обстановки на Земле: продвижение верхней границы сомкнутых древостоев, экспансия кустарников в горные тундры и изменение состава и структуры горно-тундровых растительных сообществ. П. Л. Горчаковский и С. Г. Шиятов (1986) одними из первых подчеркивали индикаторное значение высокогорных экосистем для понимания происходящих динамических процессов, обусловленных изменениями климата. Нами впервые для Уральского региона дано представление о климатогенной динамике высокогорной растительности с применением комплекса наземных и дистанционных методов. Актуальность работы обусловлена уязвимостью горных тундр Северного и Южного Урала из-за их незначительных площадей (Горчаковский, 1975). При сохранении современной тенденции продвижения верхней границы леса, отмеченной в последнее столетие (Harsch et al., 2009; Myers-Smith et al., 2011; Моисеев, и др., 2016), может произойти утрата гено- и ценофонда горно-тундровых экосистем.

Исследования проведены на Северном и Южном Урале: на Северном Урале — на г. Зырянковка (хр. Чувальский Камень) и хр. Кваркуш; на Южном — на горах Большой (Северный) Нургуш (хр. Нургуш), Поперечная (хр. Зигальга) и Иремель (горный массив Иремель) во второй половине июня — первой половине июля 2016–2018 гг. Работа выполнена с применением наземных (метод одновременных ландшафтных фотоснимков, метод изучения возрастной структуры *Juniperus sibirica* Burgsd. и геоботанические методы описания и изучения травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов растительных сообществ) и дистанционных методов (сравнительный анализ космо- и аэроснимков 1958 г. и 2012 г. соответственно с использованием (ГИС) ArcGIS 10.1. (ESRI Inc., США)).

Анализ изменения растительного покрова с использованием топографических карт и спутниковых изображений на хребтах Кваркуш и Зигальга позволил выявить и оценить вертикальный сдвиг и горизонтальное продвижение сплошной границы редколесий. Общая площадь продвижения границы редколесий на хр. Кваркуш за период 1959–1985 гг. составила 10.019 км², за период 1985–2016 гг. — 27.476 км². На хр. Зигальга общая площадь продвижения границы редколесий значительно меньше — 2.287 км². Наибольшие изменения в распределении лесопокрываемых площадей произошли на относительно пологих, хорошо дренированных, с присутствием мелкозема и почвы участках склонов. Это подтверждается также на одновременных ландшафтных фотоснимках.

Поднятие верхней границы древесной растительности выше в горы произошло на фоне климатических изменений. Инструментальные исследования на метеостанциях «Златоуст» и «Чердынь» показали, что в последнем столетии климат как на Южном Урале, так и на Северном Урале стал более теплым и влажным. Наиболее существенные изменения в температурном режиме и режиме осадко-накопления произошли в зимние месяцы.

Помимо еловых редколесий, вверх в горы продвигаются кустарники, в частности, *J. sibirica*, появление которого наблюдается в экстремальных условиях — на перевалах гор. Это подтверждается в изменении возрастных, морфометрических и площадных характеристик кустов *J. sibirica* в зависимости от высоты его произрастания над уровнем моря. На хр. Кваркуш разрастание кустов *J. sibirica* началось с середины XIX в., массовое расселение происходило с 1920-х по настоящее время. На хр. Зигальга этот процесс начался в начале XIX в., активизировался в XX в., особенно после 1960-х гг. Внедрение *J. sibirica* преобразует горно-тундровые растительные сообщества Урала и приводит к изменению видового состава сосудистых растений и структуры горных тундр вне зависимости от широтного (географического) положения. Наблюдаемые тенденции для сообществ сосудистых растений не связаны с высотной приуроченностью. В растительных сообществах Северного и Южного Урала эта перестройка проявляется по-разному. Наибольшие изменения в экологической структуре показаны для растительных сообществ Северного Урала. На Южном Урале наиболее выражены изменения цено-экологической структуры.

Таким образом, зафиксированы начальные этапы формирования новой формации растительности — зарослей *J. sibirica* на месте существовавших горных тундр. Состав лишеносинузий не зависит от доли участия *J. sibirica* в составе горно-тундровых сообществ, при этом демонстрирует зависимость от абсолютной высоты над ур. м.

Наличие значительного количества эндемичных и реликтовых видов, незначительные площади горных тундр свидетельствуют о высокой научной и природоохранной ценности изученных высокогорных экосистем. Дальнейшее зарастание горных тундр *J. sibirica* и направленное продвижение верхней границы леса может привести к их исчезновению.

DYNAMICS OF HIGHMOUNTAIN VEGETATION ON THE URALS UNDER CLIMATE CHANGE INFLUENCE DURING THE LAST CENTURY

Erokhina O. V.¹, Grigor'ev A. A.¹, Sokovnina S. U.¹, Shalaumova Yu. V.²

¹ *Institute of plant and animal ecology UB RAS*

² *Institute of industrial ecology UB RAS*

e-mail: erokhina@ipae.uran.ru

The features of the upward shift of woody and shrub vegetation in highmountains in the Northern and Southern Urals were studied using terrestrial and remote methods. The rate of vertical upper limit shifts in the Northern Urals is higher than in the Southern Urals. *Juniperus sibirica* advancement to the mountains has been activated since second part of XX century under the climate conditions of winter. Changes of ecological and coenotical structures of mountain tundra plant communities in the Northern and Southern Urals have some features.

Key words: *mountain tundra, GIS, Juniperus sibirica Burgsd., species composition and structure of plant communities.*

ВЕСЕННИЙ АСПЕКТ НАСЕЛЕНИЯ ГЕРПЕТОБИОНТНЫХ ПАУКОВ (ARANEI) ЗАПОВЕДНИКА ШАЙТАН-ТАУ

Есюнин С. Л.

*Пермский государственный национальный исследовательский университет,
г. Пермь, Россия*

e-mail: Sergei.Esyunin@psu.ru

Наши знания о весеннем аспекте фауны и населения пауков крайне ограничены, несмотря на то, что в Приуралье именно весенние группировки ха-

рактируются наибольшим своеобразием видового состава (Есюнин, Шумиловских, 2003). Пауки заповедника Шайтан-Тау (Оренбургская обл.) ранее не изучались.

В первой декаде мая 2018 г. были обследованы 14 биотопов для выявления видового состава и изучения структуры населения пауков. Исследованные биотопы в целом репрезентативно отражают их разнообразие на межгорном профиле вдоль поймы р. Сакмара: от мезофитных широколиственных лесов на северных склонах до горных степей на южных склонах и вершинах гор. Материал собран почвенными ловушками (пластиковые стаканчики объемом 250 мл с фиксатором — 4%-ный формалин).

Всего выявлено 69 видов из 15 семейств. В фаунистическом плане интерес представляют 11 видов: *Eresus bifasciatus* (Eresidae), *Drassodes lutescens*, *Haplodrassus kulczynskii* (Gnaphosidae), *Glyphesis nemoralis*, *Walckenaeria kazakhstanica* (Linyphiidae), *Alopecosa fabrilis*, *A. kazakhstanica*, *A. schmidtii*, *Pardosa masurae* (Lycosidae) и *Xysticus kempeleni* (Thomisidae). Большинство из них обнаружено в горных степях (7 видов); по два вида выявлено на приречных галечниках (*P. masurae*, *W. kazakhstanica*) или в широколиственных лесах (*G. nemoralis*, *X. kempeleni*).

Пробы населения пауков из степных биоценозов значительно отличаются от прочих, демонстрируя лишь незначительное сходство с луговыми (индекс сходства Чекановского-Сёренсена, I_{CS} варьировал от 0.12 до 0.16). Специфические черты весеннего аспекта населения пауков степей заповедника следующая: 1) значительное количество степных видов (примеры приведены выше); 2) высокие для незональных степей видовое разнообразие и доля пауков из сем. Gnaphosidae (от 5 до 7 видов в пробе; 34–36% от общего количества особей в пробе); 3) высокое общее видовое разнообразие (15–18 видов на пробу); 4) доминирование паука-скакунчика *Asianellus festivus*. Попадаемость пауков в степях варьировала от 67 до 97 экз/100 лов.-сут.

Пробы пауков из прочих биотопов демонстрировали значительное сходство друг с другом — связный граф (Андреев, 1980) формируется на уровне 40% сходства проб. Максимальным сходством отличались пробы из лесов на северных склонах ($I_{CS} \geq 0.70$). Попадаемость пауков высокая — 92–128 экз/100 лов.-сут. В пробах наиболее многочисленны были пауки-балдахинники и пауки-волки (Linyphiidae — 30–56%; Lycosidae — 39–54%), однако видовое разнообразие их невысокое: ликозиды представлены 2–3, линифиды 1–4 видами на пробу. Доминируют стратобионтный тенетник *Ceratinella brevis* и ходячий охотник *Trochosa terricola*.

Пробы из пойменного и надпойменного ильмово-тополевого леса, ксерофитной дубравы, берегового галечника и лугов сходны с пробами из мезофитных лесов по составу доминантного комплекса. При этом перечисленные выше группировки не формируют устойчивых кластеров при различных методах анализа, т.к. каждая из обследованных группировок пауков имеет существенные особенности своей структуры.

Группировки галечников характеризуются наибольшей попадаемостью (235 экз/100 лов.-сут.) и видовым разнообразием (21 вид на пробу), резким преобладанием пауков сем. Lycosidae (70%), трехвидовым доминантным комплексом (третий вид — *Pardosa lugubris*), а также присутствием пауков из рода *Pachygnatha*. Последний род также характерен для пойменного ильмово-тополевого леса, но попадаемость здесь ниже (136 экз/100 лов.-сут.), и не выявлены пауки из сем. Gnaphosidae (многочисленные в других биотопах).

В ксерофитных лесах доминантный комплекс трехвидовой (третий вид — *Zelotes subterraneus*), попадаемость самая низкая (45–57 экз/100 лов.-сут.), основу населения слагают пауки-волки (55–68%), что характерно для луговых группировок пауков. Луговые группировки по попадаемости (47–98 экз/100 лов.-сут.), разнообразию и составу видов близки к ксерофитным лесам, но отличаются от них незначительной долей пауков сем. Linyphiidae ($\leq 10\%$) и странным для лугов составом доминантного комплекса, который формируют два лесных мезофитных вида — *T. terricola* и *P. lugubris*.

Весенние группировки пауков степных биоценозов Шайтан-Тау по видовому составу и доминирующему виду не имеют аналогов среди изученных ранее приуральских группировок пауков зональных степей и степоидов (Esyunin, 2009). Структура населения и фауна лесных группировок в целом типична для приуральских суббореальных лесов (Есюнин, 2006), специфику весеннего аспекта изученных проб составляет высокая численность *S. brevis*. Структура весеннего лугового населения группировок пауков, по-видимому, имеет временный характер, т.к. типичные для лугов виды, например *Alopecosa pulverulenta*, в период исследования представлены в основном неполовозрелыми особями.

SPRING ASPECT OF THE HERPETOBIONT SPIDERS (ARANEI) POPULATION OF THE SHAITAN-TAU RESERVE

Esyunin S. L.

Perm State University, Perm, Russia

e-mail: Sergei.Esyunin@psu.ru

Vernal phenological aspect of fauna and abundance of spiders (Aranei) population in the natural reserve Shaitan-Tau was analyzed. By means of soil traps 69 spider species of 15 families were found out. The vernal assemblages of spiders in steppe biocenoses of Shaitan-Tau have no analogues in species compound and dominations among earlier studied Cis-Urals spider assemblages of zonal steppes and steppeoids.

Key words: spiders, fauna, Cis-Urals, Shaitan-Tau.

СКОРОСТЬ ИЗМЕНЕНИЙ ДРЕВОСТОЯ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ В ОЧАГЕ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ ПОЛИГРАФА УССУРИЙСКОГО

Ефременко А. А

Институт леса им. В. Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН, г. Красноярск, Россия

e-mail: efremenko2@mail.ru

Инвазийный короед полиграф уссурийский *Polygraphus proximus* в Южной Сибири становится вторым по важности после сибирского шелкопряда вредителем древостоев пихты сибирской *Abies sibirica* (Кривец и др., 2015). Только в Красноярском крае действующие очаги массового размножения этого вида в 2018 г. зарегистрированы на площади 163 тыс. га. Целью данной работы является изучение временной динамики отпада деревьев пихты в очаге массового размножения полиграфа, знание которой позволило бы оценить скорость изменений, происходящих в повреждаемых короедом древостоях.

Материал собран в очаге *P. proximus* в Емельяновском районе Красноярского края. Для погибших деревьев пихты устанавливали наличие в прошлом поселений *P. proximus* по характерным ходам, после чего с них брали спилы. Для построения контрольной хронологии с живых деревьев пихты брали керны, а у свежего ветровала — спилы.

Образцы высушивали, шлифовали и сканировали с разрешением от 1200 до 4800 dpi, после чего измеряли ширину годичных колец с помощью программы Coorecorder (Cybis Dendrochronology, 2018). Для установления года гибели дерева полученные древесно-кольцевые ряды подвергали перекрёстному датированию в программе CDendro (Cybis Dendrochronology, 2018). Низкочастотные колебания предварительно удаляли с помощью процедуры нормализации средствами, встроенными в CDendro, что обеспечивало корректность датирования (Methods of Dendrochronology, 1992).

Установлено, что наиболее интенсивно пихта отмирала в течение 6 лет: начальный этап образования очага массового размножения *P. proximus* занял 3 года, максимум его прироста — 2 года, затухание вспышки произошло в течение одного года. Эти данные хорошо согласуются с результатами, полученными ранее при исследовании очага полиграфа уссурийского в Козульском районе Красноярского края (Баранчиков и др., 2014), что указывает на существование общих закономерностей временной динамики массовых размножений этого вида.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект № 17–04–01765); участие в конференции поддержано Красноярским краевым фондом науки. Автор благодарен Д. А. Демидко за помощь в сборе и обработке материала.

RATE OF SIBERIAN FIR STAND CHANGES IN A FOCUS OF MASS REPRODUCTION OF THE FOUR-EYED BARK BEETLE

Efremenko A. A.

Sukachev Institute of Forestry SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

e-mail: *efremenko2@mail.ru*

We assessed the rate of changes in the stand of Siberian Fir *Abies sibirica* in a focus of mass reproduction of the invasive Four-eyed Bark Beetle *Polygraphus proximus* in the south of the Krasnoyarsk region. We studied the temporal dynamics of the tree loss. In order to compose a control chronology, we took core samples from living trees and saw cuttings from fresh windthrown trees. We identified that Siberian Fir died most intensively within 6 years: the initial stage of the formation of the focus of mass reproduction of *P. proximus* took 3 years, the maximum of its growth lasted 2 years, and the decrease of the outbreak lasted one year.

Key words: *Abies sibirica, Polygraphus proximus, invasive species, tree loss.*

ЭКОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЕДИНИЦЫ И ПРОБЛЕМА ОХРАНЫ РЕДКИХ ВИДОВ

Животовский Л. А.¹, Османова Г. О.²

¹*Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН, г. Москва, Россия*

²*Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола, Россия*

e-mail: *levazh@gmail.com*

Изучение редких видов является частью исследования общего биологического разнообразия (Злобин, 2013). На территории Республики Марий Эл более полутора сотен видов растений занесены в региональную или национальную Красные Книги. Представляется важным определить места совместного обитания редких видов, чтобы обеспечить их одновременную охрану. Для этого следует выявить агрегации этих видов, основываясь на накопленной информации об их распространении и адаптации к условиям их местообитаний. Выделение единиц методологически должно бы основываться на данных обо всём спектре наследуемых признаков, обуславливающих адаптацию популяций данного вида к условиям своей среды обитания. Однако на сегодня такие данные недостижимы. В качестве выхода из этой ситуации была предложена концепция *экогеографических единиц* (ЭГЕ, или EGU — ecogeographic unit), выделяемых для данного вида по доступным данным о градиентах среды обитания и миграционных осо-

бенностях (генных потоках), а затем тестируемых по показателям генетического сходства с помощью ДНК-маркеров (Zhivotovsky et al., 2015; Животовский, 2016, 2017). Данный подход был применен при выделении единиц запаса, редких форм и популяций у лососевых рыб — кеты, и других видов.

Мы предложили распространить этот подход на популяции растений, учитывая важные для растений характеристики среды обитания — почвенные условия, типы растительности, особенности климата, и др. — с помощью их картографического описания, а также иных методов, в т.ч. геоботанических (Животовский, Османова, 2018). Согласно предложенному подходу, *экогеографическая единица* данного вида растений выделяется как совокупность географически близких ценопопуляций, которые занимают территорию относительно однородную по важным для существования вида характеристикам среды, либо связаны друг с другом потенциальными генными потоками. (Под «потенциальным» генным потоком понимается возможность обмена между популяциями за одно или несколько поколений; для приблизительной оценки дальности потенциального генного потока мы условно выбираем величину, кратную радиусу разноса пыльцы и диаспор (семян, плодов, спор и др.), известную из полевых наблюдений.)

Объектами исследования были выбраны 38 редких видов растений разных жизненных форм из 23 семейств, причём только те, основные местообитания которых в Республике Марий Эл были известны. Данные по распространению вида в Республике Марий Эл взяты из Красной книги (2013) и других материалов. В качестве меры связности местообитаний одного вида возможными генными потоками в чреде поколений мы выбрали пятикилометровый радиус вокруг каждого местообитания исследованных нами видов. При описании среды обитания подробно анализировали характеристики условий среды, в частности картографические данные по типам почв, рельефу и охраняемым природным территориям. Для подразделения территории на однородные участки использовали ГИС-технологию анализа тематических географических карт (Quantum GIS, 2017).

Используя наш подход (Животовский, Османова, 2018), для каждого из 38 видов мы выделили экогеографические единицы (ЭГЕ). Расположенные территориально близко друг к другу и находящиеся в сходных почвенных и иных условиях, эти ЭГЕ можно объединить в экогеографические агрегации (ЭГА) редких видов. Всего нами выделено 11 многовидовых ЭГА. Возникает вопрос, с какими условиями среды обитания связана тесная пространственная кластеризация экогеографических единиц разных видов, позволяющая объединить их в экогеографические агрегации? Большинство ЭГА сконцентрированы в зоне Марийско-Вятского увала. Здесь отмечены карбонатные почвы и близкое залегание мергелей, что является предпочтительным для включенных в эти агрегации видов, и привело к группированию ценопопуляций указанных видов на одних и тех же участках. Следует отметить, что далеко не все из этих участков входят в существующие или планируемые природоохранные зоны, несмотря на то, что обширная географическая сеть особо охраняемых природных территорий Республики Марий Эл охватывает основные типы ландшафтов — лесные, луговые, водные и болотные.

Выделенные нами участки территории, занимаемые многовидовыми экогеографическими агрегациями редких видов растений, можно рассматривать как кандидатов на создание новых охраняемых природных территорий в Республике Марий Эл. Особенно это важно для входящих в агрегации видов, находящихся на грани исчезновения — как, например, для водных растений *N. major*, *N. flexilis*, *Z. repens* и *T. natans*: загрязнение и эвтрофикация водоемов привели к резкому сокращению популяций этих видов. Добавим, что, помимо многовидовых экогеографических агрегаций, внимания требуют и те редкие виды, которые не вошли ни в одну из выделенных ЭГА, как, например, *A. altaica*, — для них необходима организация видовых заказников.

Реализация нашего подхода к выделению экогеографических единиц (ЭГЕ) растений и экогеографических агрегаций (ЭГА) редких видов основывается на информации, полученной из тематических географических карт и Красных книг. Определение экогеографических агрегаций редких видов позволяет подойти к выделению ООПТ научнообоснованными методами. Например, на территории Республики Марий Эл мы предлагаем расширить границы существующих и проектируемых ООПТ с включением в их состав сопредельных территорий, на которых выделены экогеографические агрегации, и создать новые ООПТ, включающие другие ЭГА (с учетом имеющихся коммуникаций, сельскохозяйственных угодий и других ограничений).

Работа выполнена при финансовой поддержке государственной темы «Генетические технологии в биологии, медицине, сельскохозяйственной и природоохранной деятельности (Эколого-генетическая структура вида)», Программы фундаментальных исследований президиума РАН № 41 «Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России» (ГЗ «АААА-А18-118111590073-3») и РФФИ (грант № 18-016-00033).

ECOGEOGRAPHIC UNITS AND RARE SPECIES CONSERVATION

Zhivotovsky L. A.¹, Osmanova G. O.²

¹*N.I. Vavilov Institute of General Genetics RAS, Moscow, Russia*

²*Mari State University, Yoshkar-Ola, Russia*

e-mail: levazh@gmail.com

The concept of ecogeographic units characterizing a species by data on the habitat gradients and migration characteristics (gene flows) is proposed to identify aggregations of protected plant species of the Republic of Mariy El. We studied 38 rare plant species of different life forms from 23 families and identified 11 multi-species ecogeographic aggregations (EGA). We suggest using the EGA method on rare species as a scientific justification for the establishment of new protected areas and the expansion of the existing ones on the basis of the obtained data.

Key words: *ecogeographic units, protected species, protected areas.*

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ И ПРОДУЦЕНТЫ В НАРОЧАНСКИХ ОЗЕРАХ: ОТ ЭВТРОФИРОВАНИЯ К БЕНТИФИКАЦИИ ЭКОСИСТЕМЫ

Жукова А. А.

Белорусский государственный университет, г. Минск, Беларусь

e-mail: hannazhukava@gmail.com

Озера Нарочь, Мястро и Баторино, расположенные на северо-западе Беларуси, представляют собой систему из трех водоемов, имеющих общую водосборную территорию и соединенных между собой протоками. Озера — полимиктические, различающиеся по морфометрическим и гидрологическим характеристикам. Верхнее в цепочке оз. Баторино — слабоэвтрофный водоем площадью 6.3 км², со средней глубиной 2.4 м, максимальной — 5.5 м. Для мезотрофного оз. Мястро и олиго-мезотрофного оз. Нарочь аналогичные показатели составляют соответственно 13.1 км², 5.4/11 м и 79.6 км², 8.9/24.8 м.

Системные гидроэкологические исследования ведутся на Нарочанских озерах с 1946 г., когда на оз. Нарочь была основана биологическая станция Белорусского государственного университета. Круглогодичный ежемесячный мониторинг озер проводится по единой программе с 1978 г. За период наблюдений выделено несколько этапов в эволюции экосистемы. Активное сельскохозяйственное производство и, как следствие, усиление биогенной нагрузки на водосбор привели к эвтрофированию водоемов в 1970-х гг. В дальнейшем существенное влияние на Нарочанские озера оказали два внешних фактора: 1) реализация с 1981 г. Государственной программы комплексного использования и охраны водных и земельных ресурсов бассейна оз. Нарочь, в результате которой внешняя биогенная нагрузка на экосистему снизилась на треть (Жукова, Остапеня, 2000); 2) вселение и массовое развитие моллюска-фильтратора *Dreissena polymorpha* Pallas. В озерах Баторино и Мястро дрейссена впервые была отмечена в 1984 г., в оз. Нарочь — в 1989 г. (Остапеня и др., 1993; Бурлакова, 1998). Показано, что в течение 2 лет после обнаружения дрейссены начинает существенно влиять на экосистемные процессы (Burlakova et al., 2006). Под действием дрейссены начинается следующий этап эволюции Нарочанских озер (с 1990-х гг.), получивший название «бентификация». В ходе этого этапа в водоемах происходит перераспределение потоков вещества и энергии в пользу донных сообществ (Zhu et al., 2006; Остапеня и др., 2012). На этапе бентификации более весомыми продуцентами в экосистеме становятся донные и прикрепленные автотрофные организмы при заметном снижении вклада фитопланктона в суммарную первичную продукцию.

Для определения первичной продукции сообществ применяли общепринятые подходы: для планктона, перифитона и микрофитобентоса — скляночный метод в кислородной модификации (Винберг, 1960), продукцию макрофитов оце-

нивали по максимальной массе, применяя соответствующие Р/В-коэффициенты (Распопов, 1973; Экосистема..., 1985).

Исследования показали, что практически все основные показатели трофического статуса в толще воды Нарочанских озер изменились в период бентификации в несколько раз по отношению к периоду антропогенного эвтрофирования (Адамович и др., 2017). В оз. Нарочь в период бентификации прозрачность воды увеличилась в среднем на 1.5 м (на 30%), при этом содержание в воде общего фосфора снизилось с 34.3 до 14.5 мкг/дм³, хлорофилла *a* — с 4.7 до 1.4 мкг/дм³, взвешенного вещества — с 1.8 до 0.9 мг/дм³, биомассы фитопланктона — с 1.4 до 1.1 мг/дм³. В оз. Мястро в период бентификации прозрачность воды увеличилась с 1.6 до 4 м, содержание в воде общего фосфора снизилось с 58.9 до 34.3 мкг/дм³, хлорофилла *a* — с 24.4 до 4.5 мкг/дм³, взвешенного вещества — с 6.4 до 2.2 мг/дм³, биомассы фитопланктона — с 6.8 до 2.7 мг/дм³. В оз. Баторино прозрачность воды возросла с 1.7 до 1.2 м, содержание в воде общего фосфора снизилось с 90.0 до 36.5 мкг/дм³, хлорофилла *a* — с 58.0 до 9.3 мкг/дм³, взвешенного вещества — с 16.8 до 7.8 мг/дм³, биомассы фитопланктона — с 19.5 до 9.5 мг/дм³.

Суммарная первичная продукция в оз. Нарочь фактически не изменилась в период бентификации по сравнению с периодом эвтрофирования. Одновременно со снижением продукции планктона в расчете на единицу объема воды произошло увеличение трофогенного слоя озера (за счет роста прозрачности воды). Масса и соответственно продукция погруженных и полупогруженных макрофитов в оз. Нарочь в период бентификации увеличились в 2 и 4 раза. Макрофиты — основной субстрат для развития перифитона в озере, и появление большей площади для обрастаний компенсировало снижение удельной первичной продукции перифитона. С учетом появления дополнительной продукции перифитона на раковинах дрейссены суммарный уровень продукции перифитона в озере также сохраняется близким в оба периода. Донные микроводоросли достигают значительного развития только в штилевую погоду на мелководных участках открытой воды и приносят не более 5% в суммарный пул продукции в экосистеме. Для озер Мястро и Баторино наблюдается схожая ситуация с продукцией планктона: резкое уменьшение удельных величин при возрастании трофогенного слоя привело к сохранению суммарного уровня продукции. Площади зарастания, масса и, как следствие, продукция макрофитов и развивающегося на них перифитона увеличились. Продукция микрофитобентоса в озерах незначительна. Итак, в период бентификации уровень суммарной первичной продукции в Нарочанских озерах не уменьшился в сравнении с периодом эвтрофирования, но произошло перераспределение вклада в суммарную продукцию между фитопланктоном и «бентическими» (донными и прикрепленными) продуцентами. В оз. Нарочь в период эвтрофирования на фитопланктон приходилось более 60% суммарной первичной продукции, в период бентификации — менее 50%. Более существенны изменения в озерах Мястро и Баторино, где вклад фитопланктона составлял соответственно 83 и 90% суммарной первичной продукции, а в настоящее время он снизился до 50–60%. Существенную роль в суммарной первичной продукции играют макрофиты, особенно полупогруженные (пояс тростниковых зарослей).

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований.

PRIMARY PRODUCTION AND PRODUCERS IN NAROCH LAKES: FROM EUTROPHICATION TO BENTIFICATION OF THE ECOSYSTEM

Zhukova H. A.

Belarusian State University, Minsk, Belarus

e-mail: *hannazhukava@gmail.com*

The systematic hydroecological studies conducted on the Narochn Lakes since 1946 allowed to identify different stages of the evolution of the ecosystem. The increased biogenic load onto the watershed area led to the eutrophication of the waterbodies in the 1970s. The following decrease of the load combined with the introduction of the filter-feeding mollusc *Dreissena polymorpha* Pallas caused the process of benthification. The volume of total primary production in the lakes did not diminish in comparison with the eutrophication period, but the contribution of the phytoplankton and the benthic and attached producers into the production rearranged.

Key words: *waterbody eutrophication, primary production, phytoplankton, macrophytes, Dreissena polymorpha, Narochn Lakes.*

ПАТТЕРН ЛИШАЙНИКОВО-ЗЕЛЕНОМОШНЫХ СОСНЯКОВ ЗАПАДА ПОДЗОНЫ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ: МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ И ДИНАМИКИ

Загидуллина А. Т., Тиходеева М. Ю.

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

e-mail: *asiya-z@yandex.ru*

Пространственная структура (паттерн) играет важную роль в функционировании лесных экосистем. Вместе с другими факторами она определяет основные процессы, протекающие в сообществе, — развитие, отпад и возобновление особей (модулей) автотрофных компонентов леса. Нами проведен анализ паттернов и дана оценка взаимодействий между данными компонентами, происходящих на разных стадиях послепожарной и послерубочной сукцессии в лишайниково-зеленомошных сосняках западных районов средней тайги.

При анализе влияния окружающих компонентов сообщества на определенную особь (или ее модуль) возникает необходимость измерения данного влияния

для любой точки пространства. Это может быть выполнено путем определения показателя ценотической напряженности, вычисленного на основании гипотезы об аддитивном характере суперпозиции индивидуальных фитогенных полей компонентов сообщества. Анализ взаимодействий проводится на основании оценок влияния i -компонента и реакции j -компонента на данное воздействие.

Данные для работы были собраны в Карелии и северной части Карельского перешейка, в лишайниково-зеленомошных сосняках естественного происхождения. Исследования проведены в лесах с давностью пожара или сплошной рубки от 6 до 80 лет, произрастающих на бедных песчаных отложениях. На пробных площадях (27 пробных площадей размером 30×30 м) были полностью закартированы и измерены напочвенный покров, возобновление и древостой (включая возраст всех особей и параметры крон особей выше 1.5 м), а также древостой вокруг периметра пробной площади на полосе шириной 5 м.

Скорость роста и размеры особей сосны (деревьев и подроста) в большой степени определяются окружающим древостоем. По мере роста особи в ее развитии усиливается роль окружающего древостоя и снижается роль прочих факторов (напочвенного покрова и пр.). Показано, что состояние особей сосны (объем кроны, диаметр ствола) и модулей их крон (скорость роста веток), помимо особенностей индивидуального развития, в значительной степени определяется ценотической напряженностью, складывающейся в древостое. В частности, с возрастом древостоя (старше 50 лет) проявляется отрицательная зависимость между параметрами полога и плотностью насаждения за счет снижения среднего объема кроны, происходящего в результате смещения баланса прироста и отмирания в кронах при сниженном светообеспечении.

Траектория восстановления напочвенного покрова после нарушения зависит от фоновой ценотической напряженности: в разреженных, особенно разновозрастных сосняках хорошо выражены стадии постпирогенных видов: *Polytrichum*, *Cladonia* sp., которые впоследствии замещаются кустистыми лишайниками *Cladonia uncialis*, а позднее *Cladonia arbuscula* и *C. rangiferina*. Далее начинаются поселение и развитие зеленых мхов, увеличивается покрытие брусники.

Ход сукцессии в одновозрастных сосняках под сомкнутым пологом иной — на начальных этапах преобладает мертвопокровник, выпадает стадия *Cladonia uncialis*, а через 20–30 лет происходит восстановление сплошного ковра из зеленых мхов, которые формируют мощную подстилку.

В пределах стадии сукцессии мозаика напочвенного покрова развивается в условиях совместного влияния полога древостоя и опада. На локальном уровне частота доминирования разных видов напочвенного покрова зависит от совместного действия данных факторов. Влияние подроста из-за небольших размеров особей незначительно. В свою очередь, условия микроместообитания (состав напочвенного покрова) определяют приживаемость проростков, а окружающий древостой регулирует формирование паттерна возобновления, в том числе опосредованно — через напочвенный покров. Различие хода возобновления прежде всего обусловлено разницей в возможности поселения проростков. Для прижи-

ваемости подроста оптимален напочвенный покров начальных стадий сукцессии — *Polytrichum*, мертвопокровник без подстилки. *Cladonia arbuscula* и *C. uncialis* также благоприятны для поселения подроста. Зеленомошный покров препятствует укоренению проростков (Zagidullina, Tikhodeeva, 2006).

Пространственное распределение возобновления, формирующееся на месте сплошных нарушений (вырубок), имеет случайный или группой характер, что связано с неоднородностью субстрата. Одновозрастный древостой до 70–80 лет характеризуется случайным распределением, а более старый — близким к регулярному. В зрелых и старых одновозрастных древостоях возобновление малочисленно, и его распределение носит случайный характер. Численность возобновления под пологом таких древостоев низка, а его группы формируются в прогалинах полога. В разновозрастных сосняках возобновление наиболее многочисленно, характеризуется высокой пространственной гетерогенностью и в значительной мере приурочено к деревьям старшего поколения. Мы предполагаем возможное совместное действие нескольких факторов: разреженный древостой способствует выживаемости возобновления, т. к. стабилизирует микроклиматические условия; под пологом деревьев под влиянием опада формируется особый напочвенный покров с доминированием *Cladina rangiferina* и мертвопокровника, на котором возможно поселение подроста на поздних стадиях сукцессии; под кронами происходит более полное выгорание опада и лишайников, чем выгорание зеленых мхов (Zagidullina, Tikhodeeva, 2006)

Таким образом, на уровне выдела строение напочвенного покрова, а также количество и распределение возобновления обусловлены режимом пожаров (рубок) и характером полога древостоя. Эти факторы определяют фоновые условия развития сообщества. Локальные распределения подроста и древостоя являются ключевыми для определения и идентификации факторов, регулирующих процессы возобновления, которые определяют долговременную динамику сообщества. Сукцессионные траектории и возобновительный процесс в сухих сосняках зависят как от нарушений, так и от совместного влияния всех компонентов сообщества.

SPATIAL PATTERNS OF DRY SCOTS PINE FOREST IN WESTERN PART OF MIDDLE TAIGA: THE MECHANISMS OF DEVELOPMENT AND DYNAMICS

Zagidullina A. T., Tikhodeyeva M. Yu.

Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russia

e-mail: asiya-z@yandex.ru

The analysis was undertaken of spatial structure and interactions between woody plant individuals of variant age in the course of pyrogenic and post-felling successions

in lichen pine forests in western part of middle taiga. In dry pine forests the succession trajectories and the restoration process depend on both disturbance and joint effect of all components in a community.

Key words: boreal forest successions, spatial structure, reforestation, community composition.

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЭКСТРАЗОНАЛЬНЫХ СТЕПЕЙ ЮЖНОГО УРАЛА

Золотарева Н. В., Подгаевская Е. Н.

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

e-mail: nvr@ipae.uran.ru

В последние десятилетия на Урале и в Забайкалье отмечено сокращение площадей степной растительности в пределах бореальной зоны вследствие замещения лесной растительностью (Золотарева, Золотарев, 2016; Сизых, Воронин, 2013). В свете происходящих климатических изменений, выражающихся на территории Южного Урала в возрастании среднегодовой температуры и количества осадков (Шкляев, Шкляева, 2011), экстразональные степи Урала имеют большое значение для изучения динамических тенденций современного растительного покрова в области взаимоотношений лесных и степных сообществ. Цель исследования — выявление изменений видового состава и структуры сообществ экстразональных степей Южного Урала, а также состояния популяций доминирующих в них видов, произошедших в период 1999–2014 гг. на примере степей Ильменского заповедника.

Исследования проводили в северной части Южного Урала на территории Ильменского заповедника (восточный макросклон Урала, бореально-лесная зона). Основной массив степей расположен в восточных предгорьях Ильменского хребта — на Демидовских сопках, сложенных серпентинитами, северные склоны которых покрыты лиственнично-сосновым редколесьем, а южные и юго-западные — комплексом степных фитоценозов. Самые крутые, сухие и прогреваемые части склонов заняты петрофитными степями с доминированием *Artemisia commutata*, *A. frigida*, *Centaurea sibirica*, *Echinops crispus*, *Dianthus acicularis*, *Festuca valesiaca*. Эти фитоценозы были выбраны в качестве ключевых для осуществления фитомониторинга. Изученные степные фитоценозы являются коренными, их местообитания характеризуются условиями, экстремальными для древесной растительности: жесткий радиационный режим, неглубокий почвенный профиль, постоянный смыв мелкозема.

В 1999 г. через 7 ключевых фитоценозов от вершины к подножию степных склонов были заложены профили. В 1999 и 2014 гг. для каждого фитоценоза, отмеченного на профиле, выполнены геоботанические описания. В 1999 г., а затем в 2009 и 2014 гг. для каждого из 7 ключевых сообществ на 24 пробных площадках размером 50×50 см выявлено проективное покрытие каждого вида, определен коэффициент участия вида в растительном сообществе (Понятовская, 1964). Также трехкратно в ключевых сообществах исследованы ценопопуляции четырех видов, доминирующих в петрофитных степях: *Artemisia frigida*, *Centaurea sibirica*, *Echinops crispus*, *Dianthus acicularis*. Ценопопуляционные исследования выполнены по общепринятым методикам (Работнов, 1950; Ценопопуляции растений..., 1976, 1988).

Как на Среднем Урале (Золотарева, Золотарев, 2016), так и на рассматриваемой территории отмечено проникновение лесной растительности на степные участки: во время первого обследования подрост сосны (*Pinus sylvestris*) в ложбинах и микропонижениях на склонах имел высоту не более 100 см и изреживался в результате усыхания. При повторном обследовании в 2009 г. небольшие ложбины по склонам заросли сосной, которая в 2014 г. достигала высоты 5–6 м. В 2014 г. массовое появление сосны отмечено в степных фитоценозах на вершинах сопок; у подножия степных склонов сформировался молодой сосновый лес возрастом 18–23 года.

Наибольший интерес представляют изменения, произошедшие в ключевых сообществах петрофитных степей, существующих в условиях дефицита увлажнения. За 15 лет отмечено значимое сокращение видового богатства ключевых фитоценозов — в среднем на 16%. Сокращение происходило за счет малолюбивых видов с низкой встречаемостью, что привело к перераспределению видов по классам встречаемости: по сравнению с 1999 г. в 2014 г. доля видов I–II классов в среднем уменьшилась в 1.3 раза, а III–V — увеличилась в 1.5 раза, все изменения значимые. Видовая насыщенность возросла в 2009 г., но в 2014 г. вернулась к показателям 1999 г., что укладывается в рамки флуктуаций. За исследованный период в каждом из фитоценозов как в 2009 г., так и в 2014 г. произошла смена одного или двух содоминантов, однако если в 1999 и 2009 гг. содоминантами были петрофитно-степные виды, то в 2014 г. в трех сообществах содоминантами стали степные и лугово-степные виды. Результаты 2014 г. свидетельствуют о значимом уменьшении коэффициента участия петрофитно-степных видов во всех ключевых сообществах и направленных изменениях.

Ценопопуляционные исследования за прошедший период выявили сокращение плотности ценопопуляций четырех изученных видов почти во всех ключевых сообществах, при этом ценопопуляции трех видов — *Artemisia frigida*, *Centaurea sibirica*, *Echinops crispus* — являются нормальными и сохраняют способность к возобновлению. Ценопопуляция *Dianthus acicularis* в одном из ключевых сообществ за прошедшие 15 лет из нормальной превратилась в регрессивную — максимум

в возрастном спектре сместился на постгенеративную группу, а возобновление практически прекратилось.

Многолетние наблюдения на постоянных пробных площадях в условиях происходящих климатических изменений позволили выявить взаимосвязь таких форм динамики растительности, как флуктуации и сукцессии. Изменения, отмеченные в видовом составе и структуре фитоценозов петрофитных степей за первые 10 лет наблюдений, укладывались в рамки флуктуаций — наряду с сокращением видового богатства и возрастанием гомогенности фитоценозов доминантами в них оставались петрофитно-степные виды. Еще через 5 лет стало очевидным, что большинство отмеченных изменений носит направленный характер — продолжилось сокращение видового богатства, существенно изменилось количественное соотношение видов: характерные для данных сообществ петрофитно-степные виды сократили свое участие и на доминирующие позиции вышли степные и лугово-степные элементы, что можно рассматривать как признаки сукцессионных смен. Изменения, отмеченные в структуре ценопопуляций доминирующих видов, представлены популяционными волнами и соответствуют флуктуационной динамике, но постепенное уменьшение проективного покрытия и плотности ценопопуляций *Dianthus acicularis* во всех исследованных сообществах свидетельствует о происходящих сукцессионных сменах.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

DYNAMIC OF VEGETATION OF EXTRAZONAL STEPPES IN SOUTH URAL

Zolotareva N. V., Podgaevskaya E. N.

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

e-mail: nvp@ipae.uran.ru

On the territory of Ilmenskiy natural reserve the study of steppe vegetation has been carried out since 1997. In 2014 pine thicket substituted the steppe meadows at the foothill of steppe slopes. Appreciable change was remarked in petrophyte steppe communities: partial or total replacement of dominants has happened — petrophyte-steppe species reduced, but steppe and meadow-steppe plants have come dominating. The observed mesophytization of petrophyte steppe can be related with increasing average amount of precipitations registered at South Urals since 50th years of XX century.

Key words: *steppe vegetation, South Urals.*

ВУЛКАНИЗМ И БИОРАЗНООБРАЗИЕ ОСТРОВА ХАРЕ-ЗИРЯ (БУЛЛЫ) В КАСПИЙСКОМ МОРЕ

Исаева Н. С.¹, Юсифов Э. Ф.², Кулиев И. С.¹.

¹*Институт нефти и газа Национальной академии наук Азербайджана, г. Баку,
Азербайджан*

²*Институт Зоологии Национальной академии наук Азербайджана, г. Баку,
Азербайджан*

e-mail: inaza76@gmail.com

Представлена информация о рельефе, расположении, ландшафтной характеристике, вулканизме, флоре и фауне острова Харе-Зиря (Булла) — одном из островов Бакинского архипелага Каспийского моря, расположенном в 13 км от побережья. Площадь острова составляет 3.5 км², длина 3.4 км, ширина 2.6 км. Остров вулканического происхождения. Первое зафиксированное извержение вулкана относится к 1810 г.

Полевой материал собран во время экспедиции 12–14 августа 2017 г.

Внутренняя дифференциация ландшафта территории зависит от особенностей его рельефа. Рельеф территории отличается водоразделами, холмистыми склонами и межхолмистыми понижениями. На поверхности в больших количествах повсеместно распространены брекчии. Ландшафт острова образован из пород различного возраста, вышедших на поверхность в результате грязевулканической деятельности. По возрастной категории условно можно выделить свежий, новый и старый покровы брекчии, каждая группа которых породила уникальное разнообразие ландшафтов — сформированные на свежих, молодых и старых покровах.

Центральная часть острова находится примерно на высоте 41 м над ур.м, юго-западная часть осложнена возвышенностями и имеет расчлененный рельеф. Некоторые части прибрежных районов каменисто-скалистые. Самая высокая точка территории расположена в северо-восточной части острова. Песчаная коса, выходящая от западного побережья на водную поверхность, простирается на глубину 5 м. Выходящие на поверхность воды скальные породы образуют небольшие островки на мелководных участках. В северной и северо-восточной частях района грязевулканическая брекчия охватывает большие площади.

Воспламенение газа с образованием столба пламени, являющегося характерной чертой извержения вулкана, наблюдалось на острове в 1940 г. С 1993 г. на острове было зафиксировано 3 извержения вулкана. Активность грязевого вулкана в условиях аридного климата привела к образованию специфических засоленных ландшафтов, а также сформировала содовые солончаки и засоленные почвы. У подножия вулкана, особенно в нижних областях временных потоков, наблюдается повторная сборка солей из вулканических склонов. Во время извержения грязевых вулканов на поверхность вместе с водой и щелочными брекчиями выходят также и некоторые микроэлементы.

Начиная со стороны порта и, частично, по направлению к центру остров подвергался сильному антропогенному воздействию.

Флора и растительный покров острова. Растительный покров слабо развит. В песках прибрежных районов широко распространены аргузия сибирская (*Argusia sibirica*), вьюнок персидский (*Convolvulus persicus*) и морская горчица (*Cakile euxina*). Далеко от побережья верблюжья колючка (*Alhagi pseudalhagi*) создает обширные формации. Центральная часть острова состоит из кустарника солянки древовидной (*Salsola dendroides*). В некоторых местах встречается гребенщик Мейера (*Tamarix meyeri*).

Основные представители фауны. Прежде всего можно отметить джейранов (*Gazella subgutturosa*). В 1965 г. 35 особей джейрана были выпущены на остров, потом их численность возросла. В 1980 г. 129 особей были возвращены на материк. Сегодня на острове остались 18 особей.

Территория богата представителями класса насекомых (Insecta). Здесь встречаются виды отрядов Odonata, Neuroptera, Coleoptera и Araneae. Герпетофауна представлена такими видами, как водяной уж (*Natrix tessellata*), быстрая ящурка (*Eremia velox*) и каспийский геккон (*Cyrtopodion caspius*). На острове акклиматизировались дикий кролик (*Oryctolagus cuniculus*) и пассивный мигрант — домовая мышь (*Mus musculus*). Во время экспедиции отмечено несколько видов летучих мышей (*Pipistrellus kuhlii*, *Pipistrellus pipistrellus*, *Barbastella leucomelas*) и джейран.

В прибрежных водах острова отмечены 10 видов и подвидов рыб: большеглазый пузанок — *Alosa saposchnikowii*; вобла — *Rutilus rutilus caspicus*; шемая каспийская — *Chalcalburnus chalcoides*; рыбцы — *Vimba vimba persa*; кефаль-сингиль — *Liza aurata*; остронос — *Liza saliens*; каспийская атерина — *Atherina boyeri caspia*; игла-рыба каспийская пухлощекая — *Syngnathus nigrolineatus caspius*; бычок-песочник — *Neogobius fluviatilis*; бычок головац каспийский — *Neogobius kessleri gorlap*.

Выражаем благодарность сотруднику Института ботаники НАН А. В. Керимову, сотрудникам Института зоологии НАН А. А. Алиеву, С. Бунятовой, А. Ахиеву, Э. Аскерову и Н. Гасанову.

VOLCANISM AND BIODIVERSITY OF KHARA-ZIRA (BULLA) ISLAND ON THE CASPIAN SEA

Isayeva N. S.¹, Yusifov E. F.², Kuliyyev I. S.¹

¹Institute of Oil and Gas of the National Academy of Sciences of Azerbaijan, Baku, Azerbaijan

²Institute of Zoology of the National Academy of Sciences of Azerbaijan, Baku, Azerbaijan

e-mail: inaza76@gmail.com

Information is presented on relief, location, landscape characteristic, flora and fauna of volcanic island Khara-Zira (Bulla), located in Baku archipelago of the Caspian Sea. The vegetation cover is underdeveloped. *Argusia sibirica*, *Convolvulus persicus* и *Cakile*

euxina affect abundantly in coastal sand. Far from the coast there are vast formations of *Alhagi pseudalhagi*. *Salsola dendroides* tangle covers the central part of the island. Of insects the species of orders Odonata, Neuroptera, Coleoptera occur. Herpetofauna is represented by 3 species, mammals — 6 species.

Key words: *island biota, volcanic islands, biodiversity.*

РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ ЗЛАКОВ СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Кайбелева Э. И.¹, Юдакова О. И.¹, Архипова Е. А.¹, Лысенко Т. М.^{2,3}

¹Саратовский национальный исследовательский государственный университет
им. Н. Г. Чернышевского, г. Саратов, Россия

²Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, Россия

³Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти, Россия

e-mail: kaybeleva-elmira@mail.ru

Злаки — крупное семейство покрытосеменных. Его виды играют значительную роль в сложении растительных сообществ. Семенная репродукция у злаков реализуется в форме амфимиксиса и апомиксиса; вегетативное размножение — в форме сарментации (посредством подземных корневищ) и вивипарии. Вопрос о влиянии способа репродукции на адаптивные возможности растений и их значение в сложении сообществ остается дискуссионным. Так, приуроченность апомиктичных видов к северным широтам и большим высотам (географический партеногенез) (Vandel, 1928; Stebbins, 1950; Richards, 1997; Bierzychudek, 1985; van Dijk, 2003) объясняют, исходя из диаметрально противоположных представлений об адаптивных особенностях апомиктов. Одни авторы считают, что географический партеногенез обусловлен высокой толерантностью апомиктичных видов к биотическим и абиотическим факторам (Lynch, 1984), другие — низкой конкурентоспособностью апомиктов (Van Valen, 1973). Более того, у гипотезы географического партеногенеза есть оппоненты (Asker, Jerling, 1992), которые утверждают, что количество апомиктичных видов увеличивается в северных регионах только по отношению к видам конкретной флоры, тогда как в целом обилие апомиктов, напротив, уменьшается в направлении с юга на север. Выявление закономерностей географического распределения половых и апомиктичных форм и их участия в сложении фитоценозов может способствовать решению вопросов, касающихся эволюции системы репродукции растений, происхождения апомиксиса и его эволюционной ценности. Цель данного исследования — оценка значения злаков с разным способом репродукции в сложении степных фитоценозов Саратовской области.

Исследовали 42 вида злаков (24 рода). Способ семенной репродукции устанавливали на основе результатов цитозембриологического анализа. В местах естественного произрастания популяций в разгар цветения осуществляли сбор и фиксацию соцветий.

тий ацетоалкоголем (3:1), из зафиксированных цветков готовили препараты семязачатков и пыльников (Herr, 1971; Юдакова и др., 2012). Проанализированы данные по 152 степным фитоценозам из 10 административных районов Саратовской области. Описание сообществ проводили по стандартной методике. Обработка геоботанических описаний и интерпретация полученных материалов проведены с позиций эколого-флористического подхода (Braun-Blanquet, 1964; Weber et al., 2000).

В Саратовской области зарегистрировано 132 вида злаков, среди которых эмбриологические признаки апомиксиса ранее были описаны у видов *Agrostis stolonifera* L., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Festuca rubra* L., *Koeleria glauca* (Spreng.) DC., *Poa palustris* L., *P. remota* Forsk. (Шишкинская и др., 2004; Болтаг, 2010). По результатам проведенного нами цитоэмбриологического анализа 42 видов злаков факультативный апомиксис обнаружен у *Agrostis gigantea* Roth, *Dactylis glomerata* L., *Festuca altissima* All., *F. gigantea* (L.) Vill., *F. pratensis* Huds., *F. valesiaca* Gaudin, *F. polesica* Zapal., *Hierochloa repens* (Host) P. Beauv., *H. odorata* (L.) P. Beauv., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *K. sabuletorum* (Domin) Klockov, *Poa pratensis* L., *P. angustifolia* L., *P. bulbosa* L., *P. compressa* L., *P. nemoralis* L. Таким образом, список апомиктических злаков флоры Саратовской области на сегодня включает 22 вида. Его нельзя считать окончательным, поскольку не все виды флоры изучены эмбриологически. Однако даже если виды, у которых не диагностирован способ семенной репродукции, условно принять за облигатно половые, доля апомиктических злаков в изучаемой флоре составляет 16.6%.

На основании показателя проективного покрытия выявлено доминирование злаков в 109 (71%) из 152 изученных степных фитоценозов. Анализ участия злаков с разным способом семенной репродукции в сложении фитоценозов показал, что в 57 доминируют облигатно половые виды, в 52 — факультативно апомиктические виды. Видовое разнообразие облигатно половых злаков на территории Саратовской области значительно больше по сравнению с апомиктическими злаками, но при этом доминантами и субдоминантами в одном и более сообществах являются 43% половых видов и 62% апомиктических. Среди апомиктиков не доминируют ни в одном из изученных фитоценозов только *Dactylis glomerata*, *Poa bulbosa*, *P. compressa*, *Hierochloa odorata* и *H. repens*.

Установлена незначительная, но статистически значимая связь между проективным покрытием и способом репродукции (критерий Манна-Уитни значим на уровне $p < 0.05$). Доминантные половые виды характеризуются большим проективным покрытием в изученных фитоценозах. По индексам Шеннона и Симпсона достоверных различий между половыми и апомиктическими доминантными злаками не выявлено.

Все доминантные виды злаков, наряду с семенным воспроизведением, характеризуются способностью к вегетативному размножению (большинство видов является плотнoderновинными либо длиннокорневищными). Не обнаружено достоверной зависимости между способом вегетативного размножения растений и их способом семенной репродукции, а также способом вегетативного размножения и значениями индекса Шеннона и Симпсона.

Таким образом, репродуктивная стратегия злаков, доминирующих в степных фитоценозах, строится на сочетании семенного и вегетативного размножения. Широкое распространение апомиктичных злаков и большая частота их среди доминантов и субдоминантов степных сообществ позволяют констатировать, что переход на апомиктичный способ репродукции не снижает адаптивного потенциала и конкурентоспособности этих видов.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке бюджетных тем БИН РАН № 0126–2016–0002 и ИЭВБ РАН № АААА–А17–117112040040–3, РФФИ (проект № 16–04–00747а), Минобрнауки России в рамках базовой части государственного задания № 6,8789,2017/БЧ.

REPRODUCTIVE STRATEGIES OF CEREALS OF STEPPE COMMUNITIES OF THE SARATOV REGION

Kaibeleva E. I.¹, Yudakova O. I.¹, Arkhipova E. Yu.¹, Lysenko T. M.^{2,3}

¹*Saratov State University, Saratov, Russia*

²*Komarov Botanical Institute RAS, Saint-Petersburg, Russia*

³*Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS, Togliatti, Russia*

e-mail: kaybeleva-elmira@mail.ru

On the basis of cyto-embryologic analysis, the mode of seminal reproduction was studied for 42 cereal species of 24 genera in Saratov region. By the results of integrating of original and published data it was established that the apomictic cereals list of Saratov region included 22 species. Widespread distribution of apomictic cereals and their high occurrence among dominants and subdominants of steppe communities, evidence that the transition to apomictic reproduction mode does not reduce adaptability and competitiveness.

Key words: *cereals, apomixic, reproduction mode, domination factors.*

ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ПОДХОД В ИЗУЧЕНИИ СТРУКТУРНО- ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ И ДИНАМИКИ ФИТОЦЕНОЗОВ

Каплин В. Г.

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

e-mail: ctenolepisma@mail.ru

На примере растительных сообществ первичной псаммогенной сукцессии Восточных Каракумов обоснован ценопопуляционный подход к выяснению

структурно-функциональной организации и динамики псаммофитно-кустарниковых фитоценозов.

Под ценопопуляцией понимают совокупность особей вида в пределах фитоценоза (растительного сообщества), занимающего определенное местообитание (Работнов, 1950; Уранов, 1977). Общим свойством фитоценозов является их пространственная неоднородность, обусловленная неоднородностью условий местообитания, численности и возрастного состава доминирующих ценопопуляций, получившая название мозаичности, обуславливающей формирование микрофитоценозов (Ярошенко, 1958, 1960). Любой фитоценоз представляет собой закономерное сочетание микрофитоценозов, которое определяет его пространственные границы. Микрофитоценоз — элементарная единица растительного сообщества, включающая все основные ярусы (Разумовский, 1981). Совокупности особей доминирующих видов растений в микрофитоценозах представляют собой микроценопопуляции (Каплин, 1978).

Микроценопопуляции доминирующих видов — основной критерий при выделении микрофитоценозов в полевых условиях, а закономерное сочетание последних — при выделении пространственных границ фитоценозов. Ценопопуляции по размерам значительно меньше генетических популяций. В дефинитивных доминирующих ценопопуляциях в связи с пространственной неоднородностью условий существования и возобновления их микроценопопуляции испытывают волновой характер развития и переходят в пространстве и во времени из одной группы в другую, что является основой устойчивого существования ценопопуляции в целом. В сукцессионных ценопопуляциях также происходит волнообразная смена возрастности в их микроценопопуляциях, но в результате каждой новой волны вслед за изменением условий обитания меняются и микроценопопуляции, не возвращаясь к состоянию, близкому к исходному, что ведет к изменению ценопопуляции в целом.

Структурно-функциональную организацию растительных сообществ изучали в Восточных Каракумах на территории Репетекского биосферного заповедника в первичной псаммогенной сукцессии, где среди эдификаторов древесно-кустарникового яруса псаммофиты первого, второго и третьего порядка, соответственно *Calligonum borescens*, *C. caput-medusae* и *Haloxylon persicum*, сменяют друг друга по мере закрепления субстрата (Кандалова, 1982, 1983, 1992). Доминирующих травянистых многолетников псаммофитов первого порядка *Stipagrostis karelinii* и *S. pennata* сменяет псаммофит второго порядка *S. minor*, затем третьего порядка *Carex physodes*, нарастает режим замкнутости фитоценозов.

Пространственное распределение древесных и полудревесных растений и кустовых многолетних трав с указанием их номера на плане, а также границ микрофитоценозов, распределение корнеотпрысковых травянистых многолетников, песчаной осоки, однолетников, пустынного мха, образующих корочку напочвенных водорослей отмечали на планах миллиметровой бумаги в масштабе 1:200 на трансектах шириной 10–20 м поперечно простиранию мезоформ рельефа, а также на пробных участках площадью 1 га с обозначением на них кольями площадок 10×10 м. В журнале по указанным на плане номерам растений указывали их

высоту, размер кроны, площадь ее проекции, возрастное и жизненное состояние растений. В каждом из микрофитоценозов проводился также учет численности и проективного покрытия корнеотпрысковых многолетних трав, осоки, однолетников на площадках по 0.25 м² в 4–6-кратной повторности. Общая длина трансект составила около 18 км, площадь — около 20 га. Было также заложено и описано 5 пробных площадок по 1 га (100×100 м).

В растительных сообществах *Calligonum borescens–Stipagrostis karelinii* + *S. pennata* выявлено 14 типов и подтипов микрофитоценозов, образующих пять типов фитоценозов; *Calligonum caput-medusae–Stipagrostis minor* — 22 и 6; *Haloxylon persicum–Stipagrostis minor–Anisantha tectorum* — 21 и 6; *Haloxylon persicum–Carex physodes* — 14 и 4; *Haloxylon persicum–Carex physodes–Anisantha tectorum–Cyanophyta* + *Chlorophyta–Tortula desertorum* — 9 и 3. Последняя группа растительных сообществ в псаммогенной сукцессии относится к завершающей. Для каждого из типов растительных сообществ получены закономерные сочетания и динамика образующих их типов микрофитоценозов, соотношения занимаемых ими площадей, показатели численности, сумм площадей проекций крон деревьев, кустарников, кустовых многолетних трав, возрастных состояний и спектров их микроценопопуляций и ценопопуляций.

Сукцессионный процесс связан прежде всего с возвратно-поступательным развитием микрофитоценозов, обусловленным чередованием в них противоположно направленных экзогенных, под влиянием ветра, и экогенетических смен, связанных с изменением условий в результате зарастания подвижных песков и снижения степени подвижности субстрата, и некоторым преобладанием вторых над первыми. По мере полного задернения песков, увеличения режима замкнутости фитоценозов, приближения сукцессии к завершающим стадиям развитие микрофитоценозов приобретает колебательный характер. Ведущим фактором почти уравнивающих друг друга экзогенных и экогенетических смен становится динамика микроценопопуляций эдификаторов и соэдификаторов, прежде всего кустарников.

18-летний мониторинг динамики состава и структуры растительных сообществ *Haloxylon persicum–Carex physodes–Tortula desertorum* — завершающей стадии псаммогенной сукцессии — на постоянном пробном участке площадью 1 га показал, что за указанный период не произошло изменения типов микрофитоценозов и фитоценоза, изменились лишь расположение микрофитоценозов и занимаемые ими площади в 1.1–1.7 раза. Переход микрофитоценозов чаще происходил из одного соседнего по степени закрепленности субстрата типа в другой и наблюдался главным образом в мелких по площади микрофитоценозах или по окраинам более крупных.

Популяционный подход к изучению пространственной структуры и динамики растительных сообществ перспективен также для исследования структурно-функциональной организации биогеоценозов, границы которых определяются границами фитоценозов (Сукачев, 1947) и растительному компоненту принадлежит ведущая роль в формировании их горизонтальной структуры.

POPULATIONAL APPROACH TO THE STUDY OF STRUCTURAL-FUNCTIONAL ORGANIZATION AND DYNAMICS OF PLANT COMMUNITIES

Kaplin V. G.

All-Russian Institute of Plant Protection, Saint-Petersburg, Pushkin, Russia

e-mail: *ctenolepisma@mail.ru*

By the example of primary succession plant communities in the East Kara Kum the coeno-population approach was substantiated for analyzing of psammophyte-dumetous phytocoenoses dynamics. The succession process is related to microphytocoenoses development and caused by effects of exogenic (wind) and ecogenic alterations. The latter is evoked by condition change as the result substrate mobility decrease due to overgrowing with plants.

Key words: *psammogenic succession, the East Kara Kum, succession mechanisms.*

**ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И СОСТОЯНИЕ ФАУНЫ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ЛАПЛАНДСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ
И МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ**

Катаев Г. Д., Катаева Р. И.

Лапландский государственный природный биосферный заповедник, г. Мончегорск, Россия

e-mail: *kataev105@yandex.ru*

Лапландский заповедник расположен на Кольском полуострове за Полярным кругом в подзоне северной тайги. Центральная часть заповедника лежит на водоразделе бассейнов Белого и Баренцева морей. Териофауна Мурманской области насчитывает 41 вид, 32 из них обитают в заповеднике. Региональной особенностью для многих зверей является существование на северной границе их видовых ареалов. В горных тундрах четко выражена вертикальная поясность растительности, что способствует широкому распространению животных. Анализировали изменения в сообществе млекопитающих, происшедшие за период с 1930 г.

Состав фауны наземных млекопитающих за период наблюдений изменился незначительно. Группа мелких млекопитающих пополнилась двумя видами — выявлены новые местообитания для равнозубой и крошечной землероек-бурозубок. С 1956 г. водяная полевка перестала регистрироваться на территории

области, а в заповеднике еще раньше — уже с 1949 г. С сопредельных территорий в природный комплекс проникли косуля (с 1968 г.) и американская норка (с 1955 г.). Реинтродуцирован с 1934 г. речной бобр, акклиматизирована с 1931 г. ондатра.

Произошли количественные изменения и популяционные перестройки в населении ряда видов. Среди лесных полевок изменилось соотношение видов — с 1946 г. доминирование от рыжей полевки перешло к красно-серой. В населении норвежских леммингов нарушилась регулярность циклов: характерный 4-летний цикл, состоящий из четко выраженных двухлетних подъемов и депрессий численности, после 1946 г. сбился; при сохранении двухлетних массовых размножений вида возникли длительные глубокие депрессии протяженностью от 7 до 12 лет. У лесного лемминга также наблюдаются депрессионные паузы, максимум 16 лет. Его массовые размножения на Кольском полуострове происходили в 1933/34, 1937/38, 1958/59, 1969/70, 1982/83, 1998/99, 2002, 2011/12 и 2015 гг. Отдельные вспышки численности вида затрагивают южные (1982–1983 гг.) или северные (2011–2012 гг.) районы Мурманской области.

Наиболее значительным колебаниям среди копытных животных подверглась численность северного оленя: 99 голов — в 1929 г., 942 — в 1940 г., 12 640 — в 1966 г. и около 1500 — в настоящее время. В последние 15–20 лет неуклонно сокращается население бобров и ондатры в заповеднике. Существование бобров к настоящему времени неустойчиво, вид занесен в Красную книгу Мурманской области — это единственный регион в европейской части России, где вид находится на грани исчезновения. Одна из причин — территориальная изолированность от сородичей и отсутствие семейных поселений на протяжении длительного времени.

Однозначно причину выявленных преобразований обосновать трудно, не исключено влияние трансформации климата. Анализ данных, полученных за многолетний (с 1936 г.) мониторинг численности красно-серой полевки, показал, что происходит удлинение на 1–2 года ее популяционных циклов. Для выявления причин сбоя в динамике численности и снижения обилия норвежского лемминга исследовали воздействие температуры и снежного покрова на животных. В частности, для норвежского лемминга в период, когда его численность была высока и имела 4-летнюю цикличность, характеристика оптимума составляла 0.35 °C и 415.34 мм осадков. Позднее (1999–2008 гг.) сравниваемые параметры изменились: 0.97 °C и 563.13 мм осадков. Видовым признаком для норвежских леммингов Фенноскандии является стойкая количественная структура популяций — обилие грызунов длится два смежных года. На второй год их массового размножения, как правило, происходят процессы миграции, наступает резкий спад их численности. В динамике численности вида наметились нарушения — все чаще наблюдаются периоды длительных депрессий. Заметим, что подобные процессы коснулись этих животных и в соседнем регионе — Норвегии и Финляндии. В жизненном цикле леммингов факт их массового

появления можно рассматривать как специфическую реакцию вида на исключительно благоприятные экологические условия, которые на Кольском Севере происходят не часто. В огромной амплитуде колебаний численности лемминговых популяций в качестве нормы следует рассматривать их малочисленность как основу стабильности существования вида на северной окраине ареала. В пространственной структуре норвежского лемминга биотопы горно-тундрового пояса играют роль стаций переживания, центров исходной численности вида. При изменении условий среды верхних поясов горных массивов возможно ухудшение условий обитания арктического грызуна. Ведущим признаком в распределении леммингов в горных ландшафтно-неоднородных условиях являются мезоклиматическая и кормовая обстановка, в связи с чем в сопредельных регионах уровни численности грызунов могут не совпадать.

Обнаружение на Кольском полуострове крошечной и равнозубой бурозубок связано с расширением территории поиска с использованием ловчих канавок — методики, до 1974 г. здесь не применявшейся. Относительно водяной полевки и ондатры можно предположить, что данные виды пострадали от хищнической деятельности американской норки. Редкими в заповеднике остаются северный кожанок, рысь, волк, кутора обыкновенная, малая бурозубка, лесной лемминг, темная полевка. Единично регистрируются косуля, песец, бурозубки равнозубая и крошечная. С прилегающей к заповеднику территории возможны заходы енотовидной собаки, канадского бобра, летяги. Стабильно население таких видов, как бурозубки средняя и обыкновенная, полевка-экономка, горноста́й, ласка, лесная куница, бурый медведь, росомаха, лось, лисица, заяц-беляк и обыкновенная белка.

SPECIES DIVERSITY AND CONDITION OF MAMMAL FAUNA IN THE LAPLAND NATURE RESERVE AND IN THE MURMANSK REGION

Kataev G. D., Kataeva R. I.

Lapland state natural biosphere reserve, Monchegorsk, Russia

e-mail: kataev105@yandex.ru

On the whole the analysis of mammal fauna composition in the Lapland nature reserve and Murmansk region for the period since 1930 till now has not revealed essential change. Quantitative changes and population transformations were found out in the population of some species. Most profound fluctuations among ungulates were displayed by the reindeer numbers.

Key words: *species richness, mammals, community composition, the Lapland natural reserve.*

ВЗАИМОВЛИЯНИЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПОЧВЫ И ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ В ОМСКОЙ ОБЛАСТИ

Князев С. Ю., Бабий К. А., Цвирко Е. И.

Омский государственный педагогический университет, г. Омск, Россия

e-mail: labinvert@omgpu.ru, statusomgpu@gmail.com

Процессы жизнедеятельности почвенной мезофауны, связанные с добычей пищи и биотурбацией, влияют на динамику структуры почвы, ее химические показатели и циклы веществ. Соответственно почвенная мезофауна участвует в регуляции экологических функций почвы и экосистемных услуг (Lavelle et al., 2006; Birkhofer et al., 2008).

Среди представителей мезофауны главными почвенными инженерами являются дождевые черви (Jones et al., 1994, 1997) из-за способности модифицировать среду обитания (Lavelle, 1997; Jouquet et al., 2006). Функции экосистемы регулируют и другие почвенные мезопедобионты, например личинки жуков (Nichols et al., 2008; Brown et al., 2010; Badorreck et al., 2012) и многоножки (Toyota et al., 2006; Fujimaki et al., 2010). Однако по сравнению с дождевыми червями, воздействие этих организмов мало изученно.

Цель исследования — узнать, каким образом меняются показатели почвы в зональном широтно-климатическом и меридионально-климатическом аспектах, и определить, существует ли взаимосвязь этих показателей с показателями почвенной мезофауны.

В 2018 г. на территории Омской области пробы почвенной мезофауны собирали по протоколу TSBF, который используется для количественных почвенных исследований: берется пять проб размером 25×25×30 см на расстоянии 10 м друг от друга вдоль трансекты, мезофауну собирают послойно через 10 см и фиксируют в спирте. В полевых условиях послойно измеряли следующие показатели: температура, уплотнение почвы, pH, электролитическая проводимость, влажность. Катионный и анионный состав почвы измерялся камерально в лаборатории СиЭБ «ОмГПУ» с помощью компьютеризированной системы капиллярного электрофореза Капель 104Т.

В ходе анализа полученных данных выявлены вертикальные различия по слоям почвы для всех показателей. Существуют различия в вертикальном распределении показателей почвы, которые согласуются с зональным делением территории Омской области. Возможной причиной такого характера распределения показателей почвы является вертикальная локализация почвенных организмов. При этом температура и влажность определяют вертикальный характер распределения мезопедобионтов.

Различия между значениями показателей почвы и мезофауны при зональном делении меньше, чем при меридиональном. Это объясняется нали-

чием крупной речной системы р. Иртыш, которая делит территорию области на две части.

Показатель уплотненности почвы отрицательно коррелирует с численностью и биомассой дождевых червей. Сильное различие между значениями показателей почвы и почвенной мезофауны обнаружено у более удаленных друг от друга территорий, например южная лесостепь и южная тайга.

Показатель температуры почвы наиболее стабильный для всей территории Омской области. По основным провинциальным округам разница температуры почвы по слоям отличается всего на 1–2°.

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России (№ 6.1352.2017 / ПЧ) и при финансовой поддержке РФФИ (проект № 18–04–00507).

INTERDEPENDENCE OF THE DISTRIBUTION OF THE SOIL INDICATORS AND THE SOIL MESOFAUNA OF THE OMSK REGION

Knyazev S. Yu., Babiy K. A., Tsvirko E. I.

Omsk State Pedagogical University, Omsk, Russia
e-mail: labinvert@omgpu.ru, statusomgpu@gmail.com

We present materials on the distribution of the soil indicators and the soil mesofauna in the latitudinal climatic and meridional climatic zonal aspects. We evaluated the mutual influence of the soil indicators and the mesofauna of the Omsk region on each other.

Key words: *soil, soil mesofauna, Omsk region.*

ИЗУЧЕНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ХЛОРОФИЛЛА «А» В БЕРИНГОВОМ МОРЕ НА ОСНОВЕ СПУТНИКОВЫХ ДАННЫХ

Колбина Е. А., Абакумов А. И.

Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, г. Владивосток, Россия
e-mail: pavlova@iacp.dvo.ru

Одним из параметров, позволяющих оценить состояние экосистем океана, является концентрация хлорофилла «а» — основного пигмента клеток фитопланктона, обеспечивающего процесс фотосинтеза. От его количества и интенсивности функционирования зависит величина фотосинтетической первичной продукции — скорости продуцирования органического вещества в процессе фотосинтеза, которая определяет общую биопродуктивность океана.

Для наблюдения фитопланктона (точнее хлорофилла «а») и его пространственного распределения из космоса разработаны специальные датчики — сканеры цвета моря, как например SeaWiFS (Sea-viewing Wide Field-of-View Sensor) на спутнике Seastar, а также спектрорадиометры MERIS (Medium Resolution Imaging Spectrometer) на ИСЗ Envisat и MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectrometer) на ИСЗ Aqua и Terra.

Регулярность сбора данных по всей площади Мирового океана позволяет выделять особенности динамики хлорофилла «а» на различных акваториях, проводить их сравнение, выявлять многолетние тенденции изменения. Результаты спутникового мониторинга не содержат прямой информации о фитопланктоне, но дают возможность судить о его состоянии на основе показателей содержания хлорофилла в верхнем водном слое океана. Мониторинг распределения концентрации хлорофилла имеет важное практическое значение для рыболовства, поскольку фитопланктон — кормовая база зоопланктона и рыб.

Для исследования выбран открытый район Берингова моря, ограниченный координатами 45–75° с.ш., 160° в.д.–155° з.д., чтобы проанализировать закономерности формирования нижних трофических уровней морской экосистемы. Берингово море богато питательными веществами для фитопланктона, в отдельных районах моря обильны разные виды рыб.

Из спутниковых данных используются концентрация хлорофилла, температура и освещенность на поверхности моря. Обработаны данные за май 2014 г. Размер пространственной ячейки (точки) — 4×4 км, временной интервал — 1 сут. Построены усреднения спутниковых характеристик по времени и пространству (поверхности моря). Если усреднения по пространству обладают малой вариабельностью по времени, то усреднения по времени высокодинамичны в зависимости от пространственных координат.

При районировании Берингового моря выделены следующие районы:

I. Анадырский и Олюторский заливы. От мыса Олюторского до мыса Чукотского и по Северный полярный круг. Квадрат, ограниченный координатами 60–66.56° с.ш., 170° в.д.–173° з.д.

II. Карагинский залив. От мыса Камчатский до мыса Олюторского. Квадрат, ограниченный координатами 56–60.7° с.ш., 160° в.д.–170° в.д.

III. Открытое море. Квадрат, ограниченный координатами 50–60° с.ш., 170° в.д.–170° з.д.

IV. Залив Нортон. Квадрат, ограниченный координатами 60–66.56° с.ш., 173° з.д.–160° з.д.

V. Бристольский залив. Квадрат, ограниченный координатами 52.5–60° с.ш., 170° з.д.–155° з.д.

Построены усредненные спутниковые характеристики по пространству (поверхности моря) в этих районах, которые сравниваются с подобными данными в Охотском и Японском морях. Предполагается переход к оценкам биопродуктивности Берингова моря по спутниковой информации с применением математических моделей динамики планктона.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (проект № 18-01-00213).

STUDY OF THE SPATIAL AND TEMPORAL CHLOROPHYLL «A» DISTRIBUTION IN THE BERING SEA ON THE BASIS OF SATELLITE DATA

Kolbina E. A., Abakumov A. I.

Institute of Automation and Control Processes FEB RAS, Vladivostok, Russia

e-mail: *pavlova@iacp.dvo.ru*

The results of satellite monitoring allowed us to assess the state of phytoplankton on the basis of the indicators of the chlorophyll «a» content in the upper water layer and the rate of organic matter production in the process of photosynthesis on the ocean surface. We assessed the bioproductivity of the Bering Sea using satellite data with the allocation of 5 areas by the concentration of chlorophyll «a», temperature and luminance on the surface of the water area.

Key words: *trophic level of ecosystem, primary production of phytoplankton, chlorophyll «a», bioproductivity, Bering Sea.*

ВИДОВОЙ СОСТАВ СМЕШАННЫХ СИНИЧЬИХ СТАЙ В ЛЕСАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ МЕЩЁРЫ

Косякова А. Ю.

Национальный парк «Мещёра», г. Гусь-Хрустальный, Россия

e-mail: *Ainsel@list.ru*

Исследования выполняли в осенне-зимние периоды 2010–2017 гг. в национальном парке «Мещёра» (Рязанская область) и его окрестностях. Всего было зарегистрировано 901 встреч стай. Под стаей понимали группу из 2 птиц и более. Чаще всего встречались одно- и двухвидовые стаи (59.2% и 23.6% случаев). Реже были отмечены стаи, состоящие из трех (10%), четырех (4.3%), пяти (2.6%) и шести видов (0.3%).

В хвойных лесах в состав стай входили буроголовая гаичка (*Parus montanus*; 30%), хохлатая синица (*Parus cristatus*; 24%), большая синица (*Parus major*; 17%) желтоголовый королёк (*Regulus regulus*; 11%), московка (*Parus ater*; 11%), длиннохвостая синица (*Aegithalos caudatus*; 4%). Лазоревка (*Parus caeruleus*) не встречалась в чистых

хвойниках, ее единичные особи были отмечены в сосняках с примесью березы (3%). В смешанных (хвойно-лиственных) участках отмечались буроголовая гаичка (30%), большая синица (23%), хохлатая и длиннохвостая синицы (по 11%), лазоревка (10%). В березняках с подростом ели нами обнаружены московка и желтоголовый корольк (по 7.5%). В лиственных лесах чаще всего регистрировались стаи, образованные большой синицей (27%) и буроголовой гаичкой (27%), лазоревкой (11%), длиннохвостой синицей (11%). На участках с примесью хвойных пород отмечались стаи с участием хохлатой синицы (11%), москочки (9%) и желтоголового королька (4%).

Большую синицу в хвойных лесах регистрировали в стаях с буроголовой гаичкой (37%; $n = 234$), хохлатой синицей (23%), москочкой (16%), желтоголовым корольком (11%), реже с лазоревкой (7%) и длиннохвостой синицей (6%). В хвойно-лиственных лесах большая синица образовывала стаи с буроголовой гаичкой (40%; $n = 82$), лазоревкой (20%) и длиннохвостой синицей (17%), реже с хохлатой синицей (10%), желтоголовым корольком (7%) и москочкой (6%). В лиственных лесах она наиболее часто образовывала стаи с буроголовой гаичкой (30%; $n = 37$), лазоревкой (27%) и длиннохвостой синицей (16%), в отдельных случаях с москочкой (11%), желтоголовым корольком (8%) и хохлатой синицей (8%).

Лазоревку в хвойных лесах отмечали в стаях с большой синицей (34%; $n = 47$), буроголовой гаичкой (27%), хохлатой синицей (13%), москочкой (11%), длиннохвостой синицей (11%) и желтоголовым корольком (4%), в хвойно-лиственных — с большой синицей (41%; $n = 39$), буроголовой гаичкой (31%); реже она образовывала стаи с длиннохвостой синицей (13%), москочкой (5%), хохлатой синицей (5%) и желтоголовым корольком (5%). В лиственных лесах лазоревку регистрировали с большой синицей (59%; $n = 17$) и буроголовой гаичкой (18%), длиннохвостой синицей (18%). Единично осенью была отмечена в стае с москочкой.

Буроголовая гаичка в хвойных лесах наиболее часто встречалась с хохлатой (39%; $n = 382$) и большой (23%) синицами, реже с желтоголовым корольком (13%), москочкой (16%), длиннохвостой синицей (6%) и лазоревкой (3%). В смешанных лесах гаичку отмечали преимущественно с большой (32%; $n = 106$), хохлатой (19%) и длиннохвостой (16%) синицами, а также в стаях с желтоголовым корольком (11%), москочкой (11%) и лазоревкой (11%). В лиственных лесах ее наиболее часто регистрировали с большой синицей (34%; $n = 33$), реже вместе с хохлатой (18%) и длиннохвостой (15%) синицами, желтоголовым корольком (12%), москочкой (12%) и лазоревкой (9%).

Хохлатую синицу наиболее часто регистрировали в хвойных лесах вместе с буроголовой гаичкой (48%; $n = 311$), а также она была отмечена в стаях с большой синицей (17%), желтоголовым корольком (14%), москочкой (13%) и длиннохвостой синицей (6%). Наиболее редко отмечали с лазоревкой (2%). В смешанных лесах она образовывала стаи с буроголовой гаичкой (44%; $n = 46$), большой (17%) и длиннохвостой (17%) синицами, москочкой (11%), лазоревкой (4%) и желтоголовым корольком (7%). В лиственных лесах хохлатая синица регистрировалась с буроголовой гаичкой (37%; $n = 16$), большой (19%) и длиннохвостой (19%) синицами, москочкой (19%), единожды с желтоголовым корольком.

Московку в хвойных лесах чаще всего отмечали в стаях с буроголовой гаичкой (33%; $n = 177$), хохлатой (24%) и большой (21%) синицами, реже — с желтоголовым корольком (12%), длиннохвостой синицей (7%) и лазоревкой (3%). В смешанных лесах она образовывала стаи с буроголовой гаичкой (39%; $n = 31$), большой (16%) и хохлатой (16%) синицами, длиннохвостой синицей (13%), желтоголовым корольком (10%) и лазоревкой (6%). В лиственных лесах ее отмечали с буроголовой гаичкой (24%; $n = 17$), большой синицей (24%), желтоголовым корольком (24%), хохлатой синицей (18%), реже с лазоревкой (5%) и длиннохвостой синицей (5%).

Желтоголовый корольк в хвойных лесах наиболее часто образовывал стаи с буроголовой гаичкой (35%; $n = 148$) и хохлатой синицей (29%), реже с большой синицей (18%), московкой (14%), длиннохвостой синицей (3%) и лазоревкой (1%). В смешанных лесах он встречался с буроголовой гаичкой (39%; $n = 31$), большой (19%), длиннохвостой (16%) и хохлатой (10%) синицами, московкой (10%) и лазоревкой (6%). В лиственных лесах желтоголовый корольк был отмечен с буроголовой гаичкой (31%; $n = 13$), московкой (31%), большой синицей (22%), единожды — с хохлатой и длиннохвостой синицами.

Длиннохвостую синицу отмечали в хвойных лесах вместе с буроголовой гаичкой (31%; $n = 79$), хохлатой (23%) и большой (19%) синицами, московкой (16%), реже с лазоревкой (6%) и желтоголовым корольком (5%). В смешанных лесах она образовывала стаи с буроголовой гаичкой (32%; $n = 53$), большой синицей (27%), реже — с хохлатой синицей (15%), желтоголовым корольком (9%), лазоревкой (9%) и московкой (8%). В лиственных лесах длиннохвостая синица регистрировалась с большой синицей (32%; $n = 19$), буроголовой гаичкой (26%), лазоревкой (16%), хохлатой синицей (16%), единожды — с желтоголовым корольком и московкой.

Состав синичьих стай меняется в зависимости от типа местообитания. В смешанных лесах доля трехвидовых и более стай выше, чем в других местообитаниях. Во всех типах леса ядро стаи чаще всего образуют буроголовые гаички, обладающие наибольшей пластичностью в выборе мест обитания среди всех указанных видов.

SPECIES COMPOSITION OF MIXED TIT FLOCKS IN THE FOREST OF CENTRAL MESHCHERA

Kosyakova A. Yu.

National park «Meshchera», Gus-Crystal, Russia

e-mail: Ainsel@list.ru

The composition of Tit flocks varies depending on the type of habitat. In mixed forests, the part of flocks comprising 3 or more species is higher than in other habitats. In all forest types, the core of the flock most often consists of *Parus montanus* which is the most flexible species in terms of the choice of habitats among all the concerned species.

Key words: flock, composition, Tit, forest, Central Meschera.

СООБЩЕСТВА ЭКТОПАРАЗИТОВ (ANOPLURA) МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СРЕДНЕГО ПРИОБЬЯ

Кравченко В. Н., Петухов В. А.

Сургутский государственный университет, г. Сургут, Россия

e-mail: kioreis@mail.ru

В настоящее время сведений о видовом составе и экологических особенностях сообществ вшей (Anoplura) мелких млекопитающих Западной Сибири недостаточно. Известно только несколько работ. Так, по Тюменской области приводятся данные о трех видах вшей (Попов, 1977), по Ямало-Ненецкому автономному округу — 6 (Ельшин, 1987), по Томской и Курганской областям — 5 (Иголкин, 1978; Стариков и др., 1988). Из вшей, паразитирующих на грызунах в природных условиях, неоднократно выделяли культуры возбудителя туляремии (Петров, 1967) и доказано, что Anoplura способны в естественных условиях инфицироваться возбудителями клещевого энцефалита (Феокистов и др., 1963), что имеет большое значение для Югры.

Материалом для данной работы послужили сборы эктопаразитов в 2016 и 2017 гг. из окрестностей г. Нижневартовска и г. Сургута по общепринятой методике счесывания со зверьков (Зарубина, 1976). За время исследования с 1388 мелких млекопитающих 19 видов собрано 427 экз. вшей (421 имаго и 6 личинок). Всего на 8 из 19 учтенных видов зверьков зарегистрированы следующие виды вшей: *Hoplopleura acanthopus*, *H. edentula*, *H. longula* и *Polyplax hannswrangeli*²¹. На территории окрестностей г. Нижневартовска отмечено 2 вида вшей (*H. acanthopus* и *H. edentula*), доминировал *H. acanthopus* (77.5%); на садово-дачных участках окрестностей г. Сургута зарегистрировано 4 вида, доминировали *H. edentula* (52.6%) и *H. acanthopus* (35.7%). Благодаря высокой пластичности *H. acanthopus* встречался на большинстве отловленных мелких млекопитающих. Преобладал на восточноевропейской (индекс обилия (ИО) 0.80, индекс встречаемости (ИВ) 23.5%) и темной полевках (ИО 0.46, ИВ 28.0%). Очень низкая зараженность свойственна насекомоядным: единичны находки на обыкновенной (ИО 0.10, ИВ 5.0%) и малой (ИО 0.02, ИВ 2.3%) бурозубках и хищных (ласка). *H. edentula* — специфичный паразит рода *Clethrionomys* (*Myodes*), учтен лишь на красной полевке (ИО 1.0, ИВ 15.1%). Численность *P. hannswrangeli* по сравнению с предыдущими двумя видами незначительная. Основные прокормители: темная (ИО 0.26, ИВ 14.0%) и водяная (ИО 0.12, ИВ 11.8%) полевки. *H. longula* встречена лишь на мышши-малютке (ИО 1.40, ИВ 40.0%). Наличие вшей на нехарактерных для них видах зверьков может свидетельствовать о тесных межвидовых контактах. В популяциях грызунов от-

²¹Правильность определения вшей подтверждена канд. биол. наук Е. А. Вершининым (Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Сибири и Дальнего Востока).

мечалось паразитирование нескольких видов вшей. Так, на темной и восточно-европейской полевках учтены *H. acanthopus* и *P. hannswrangeli*, причем инвазия первым выше; на красной полевке — *H. edentula*, *H. acanthopus* и *P. hannswrangeli*, зараженность последними двумя ничтожно мала. Отдельные особи хозяина чаще заражены одним видом вшей, при совместном нахождении двух видов один из них доминировал. Возможно, таким образом, снижается межвидовая конкуренция вшей. Так, для нашего материала сопаразитирование в популяциях грызунов отмечалось редко и встречалась такая комбинация как — *H. acanthopus* и *P. hannswrangeli* на темной и красной полевках, причем преобладали вши рода *Hoplopleura*.

COMMUNITIES OF ECTOPARASITES (ANOPLURA) OF SMALL MAMMALS OF THE MIDDLE OB REGION

Kravchenko V. N., Petukhov V. A.

Surgut State University, Surgut, Russia

e-mail: kioreis@mail.ru

We analyzed lice (Anoplura) communities of small mammals in the Khanty-Mansiysk autonomous district. We provide the parasitological indices and the characteristics of the parasite-and-host relationships of the lice and small mammals.

Key words: *Anoplura, small mammals, ectoparasites, Yugra.*

ДИНАМИКА ЧИСЛА ПОСТРАДАВШИХ ОТ УКУСОВ КЛЕЩЕЙ (ARACHNIDA: IXODIDA: IXODIDAE): ГАРМОНИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ, СИНТЕЗ И ПРОГНОЗ

Кшнясев И. А.¹, Мищенко В. А.^{1,2}

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

²Екатеринбургский НИИ вирусных инфекций Роспотребнадзора, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: kia@ipae.uran.ru

Расселение *Homo sapiens* по регионам Земли привело к неизбежности риска его инфицирования разнообразными патогенами (вирусы, бактерии, простейшие, гельминты), исторически циркулирующими в локальных биоценозах и являющимися агентами зоонозных заболеваний. Для лесной и таежной зон России по заболеваемости населения наиболее актуальны: боррелиоз (вектор — иксодовые

клещи, ИК), геморрагическая лихорадка с почечным синдромом (аспирационный и алиментарный путь заражения, хозяин — грызуны), клещевой энцефалит (вектор — ИК) и другие (туляремия, анаплазмоз, эрлихиоз, бабезиоз). Статистическое моделирование может выявить скрытые периодичности в активности ИК, а количественный прогноз может послужить заблаговременным предиктором заболеваемости населения клещевыми инфекциями, что в свою очередь может быть использовано для своевременных противоэпидемических мероприятий.

Задачи настоящей работы — гармонический анализ (и синтез из адекватной статистической модели) зарегистрированного числа случаев укусов человека ИК (в основном *Ixodes persulcatus*) и прогноз на один год вперед. Данные по числу людей (N_t), укушенных ИК за год в Свердловской обл., получены из государственных докладов Роспотребнадзора «О состоянии санитарно-эпидемиологического благополучия населения» за 2007–2017 гг. — $\text{Log}_2(N_t)$: 14.87; 14.97; 15.15; 14.99; 15.79; 14.88; 14.75; 15.32; 14.87; 14.61; 14.86. Логарифмирование стабилизирует дисперсию и делает временной ряд более симметричным. Заметим, что N_t — число зарегистрированных случаев, является смещенной (заведомо заниженной) оценкой числа пострадавших, но для задач моделирования достаточно предположить, что смещение или постоянно, или вносит относительно немного «шума» в ряд N_t , который есть функция от активности («численности») голодных ИК и численности населения (точнее, активности группы риска). Полагая численность населения «медленной переменной» за отрезок в 11 лет, можно ожидать, что временной ряд N_t будет содержать сигнал об активности ИК. Наиболее простым (и, скорее, феноменологическим) способом решения поставленной задачи будет использование аппарата гармонической регрессии — представление наблюдаемого ряда как суммы гармоник с оцениваемыми по ряду наблюдений параметрами (Кшнясев, 2012). Поскольку продолжительность жизненного цикла треххозяинного ИК не короче 2 лет (но может растягиваться в разы из-за способности к диапаузе (и зимовке) голодных личинок, нимф и имаго), а для динамики мелких млекопитающих (основных прокормителей ИК) типичны 3-летние циклы (Кшнясев, Давыдова, 2015), можно *a priori* ожидать наличие в исследуемом ряду гармоник с близкими к указанному выше периодам. Погодно-климатический сигнал, если и будет замечен, то будет иметь примерно деканную (≈ 10 лет) «длину волны». Ожидаемо и существование компоненты, отражающей социально-экономическое состояние населения.

Использовали аддитивные модели вида: $\text{Log}_2(N_t) = \sum [a_i \cos(\omega_i \tau + \varphi_i)] + \mu$, где a_i — амплитуда, ω_i — циклическая частота (период — $T_i = 2\pi/\omega_i$, годы); φ_i — начальная фаза i -й гармоники; τ — номер отсчета ($\tau = t - 2007$); μ — среднее. Заметим, что для ряда длиной K (или $K + 1$) может быть получено не более $K/2$ гармоник, причем насыщенная (максимального порядка) модель будет «автоматически» обеспечивать идеальное согласие с данными (ряд Фурье), но для задачи интервального оценивания (а не только получения точечных оценок) и прогноза будет мало полезной. Отсюда следует, что рациональным будет поиск некоторого «статистического компромисса» — не стремиться к максимальному значению коэффициента

детерминации R^2 , а выбирать «рабочую модель» из более простых (вплоть до *minAIC*) конкурентов или синтезировать взвешенный прогноз на основе совокупности моделей. Ясно, что для реконструкции моделируемого ряда имеет смысл оставлять только самые мощные гармоники, а остатки (невязки) использовать для оценки среднеквадратичного отклонения (*RMSD*), необходимого для построения $(1-\alpha)$ -доверительного интервала: $\hat{y} \pm^{(1-\alpha)} t_{df} RMSD$. Для моделирования использовали пакет программ «PAST», «AutoSignal*/SYSTAT», «Statistica*/StatSoft».

Результаты моделирования показали, что, несмотря на крайне ограниченные (10 лет) данные (последний 2017 г. не был использован для оценки параметров, а только для сопоставления с прогнозом), представление ряда как суперпозиции 3 или 2 компонент, или даже как состоящего только из 1-й гармоники, удовлетворительно его описывает: $R^2(M3) = 0.93$, $R^2(M2) = 0.76$, $R^2(M1) = 0.54$. Получены следующие оценки амплитуд – a_i (даны в порядке убывания) и периодов – T_i (годы): *M3*: $a = 0.39$, $T = 3.1$; $a = 0.26$, $T = 2.1$; $a = 0.24$, $T = 7.8$; *M2*: $a = 0.34$, $T = 3.2$; $a = 0.23$, $T = 7.8$; *M1*: $a = 0.33$, $T = 2.9$ и общая оценка $\mu \approx 15.1$.

Все модели (*M3..M1*) предсказали рост N_t в 2017 г. по отношению к 2016 г., что действительно и наблюдалось. Ожидаемые значения $E[\text{Log}_2(N_{2017})]$ оказались завышены на 2–4%, что свидетельствует об адекватности, как моделей так и прогноза. Все модели «обещают», что в Свердловской области в 2018 г. (данные еще не получены) будет зарегистрировано число пострадавших от укусов ИК не ниже среднемноголетнего значения ($N_{2018} = 2^{\wedge} E[\text{Log}_2(N_{2018})] \geq 35120$). Заметим, что прогноз сильно зависит от порядка модели, и полигармонические модели (*M3* и *M2*) предсказывают N_{2018} значения, аналогичные 2011 и 2014 гг. — 40–56 тыс. случаев.

DYNAMICS OF TICK (ARACHNIDA: IXODIDA: IXODIDAE) BITE VICTIMS: HARMONIC ANALYSIS, SYNTHESIS AND FORECAST

Kshnyasev I. A.¹, Mischenko V. A.^{1,2}

¹ Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia

² Institute of Viral Infections, Ekaterinburg, Russia

e-mail: kia@ipae.uran.ru

For harmonic analysis of the numbers of registered bite victims from ixodidae ticks (mostly *I. persulcatus*) and for the next year forecast the additive models (of form $\text{Log}_2(N_t) = \Sigma [a_i \cos(\omega \tau + \varphi_i)] + \mu$) were applied. The results of modeling have shown that the dataset presentation as the superposition of 3 or 2 components, either even as consisting of only 1 harmonic component, satisfactorily formulates the dataset. All of the models “promise” the victims number from tick bites in Sverdlovsk region in 2018 will be registered not below average multiannual value: ($N_{2018} = 2^{\wedge} E[\text{Log}_2(N_{2018})] \geq 35120$).

Key words: ixodidae ticks, harmonic analysis, time series, statistic models, forecast.

МНГОВИДОВЫЕ СООБЩЕСТВА — ЭКОСИСТЕМНЫЙ И ПОПУЛЯЦИОННЫЙ АСПЕКТЫ В ИЗУЧЕНИИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Литвинов Ю. Н.

Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск, Россия

e-mail: litvinov@eco.nsc.ru

С. С. Шварц рассматривал в качестве важнейшего фактора эволюционного процесса проявление закономерностей, отражающих зависимость между динамикой структуры популяций и изменениями их генетического состава. Поскольку популяции как единые функциональные системы способствуют поддержанию численности вида в разнообразной среде обитания (Шварц, 1969), мы провели экологический анализ зависимости изменений, происходящих в популяциях мелких млекопитающих (грызунов и насекомоядных), от факторов, определяющих существование и функционирование многовидовых ландшафтных сообществ.

Отдельные как географические, так и антропогенные факторы, оказывающее влияние на динамические процессы в сообществах и популяциях мелких млекопитающих, проанализированы с помощью комплекса методов (анализ популяционной динамики, информационных индексов, рангового положения видов в структуре доминирования, временных фазовых портретов отдельных видов и информационных показателей сообщества) (Литвинов и др., 2013).

При хорошо выраженной динамике численности популяции водяной полевки в северной Барабе в годы высокой численности происходит резкое снижение индекса видового разнообразия Шеннона в рассматриваемом сообществе. В годы подъема доли вида в сообществе мышевидных грызунов он составил 0.9. Это сопровождалось снижением численности всех остальных видов и сокращением их местообитаний. Таким образом, наряду с комплексом факторов, приводящих к высокой численности водяной полевки, этот грызун сам служит сильным фактором, оказывающим влияние на изменение параметров сообщества (Литвинов, 2001).

В горно-алтайской тайге структурные индексы популяций видов-доминантов – полевки-экономки и красной полевки – находятся в противофазе ($r = -0.86$, $p < 0.001$), т.е. при возрастании «рейтинга» полевки-экономки в сообществе «рейтинг» красной полевки убывает и наоборот. Усредненные многолетние показатели численности, обработанные методом главных компонент, в условиях горной тайги на Алтае объединяют в отдельную группу виды со средней и низкой численностью и виды-доминанты – полевок экономку и красную в соответствии с их разной биотопической специализацией (Литвинов и др., 2007).

Наши исследования показали, что экологическая и морфологическая изменчивость видов, кроме внутривидовых и ландшафтно-географических факторов, обусловлена принадлежностью популяции к определенному типу сообще-

ства (Литвинов, 2001). Межвидовая и популяционная изменчивость различных группировок скальных полевок не обусловлена биотическими факторами, а зависит от филогенетических связей у разных видов. Проанализированные последовательности цитохрома *b* пяти видов скальных полёвок (*Alticola semicanus*, *A. tuvinicus*, *A. olchonensis*, *A. strelzowi* и *A. barakschin*) позволяют сформировать предварительную гипотезу об их филогенетических отношениях. Ольхонская полёвка рассматривается как отдельный вид, поскольку имеет изолированный ареал и морфологически значительно удалена от других полевок (Литвинов и др., 2015).

В популяциях скальных полевок влияние на численность и морфогенетическую изменчивость биотических факторов сообщества минимально. Так, анализ молекулярно-генетической изменчивости разных популяций плоскочерепной полевки показывает ее дифференциацию на три митохондриальные линии. Низкая генетическая изменчивость на уровне всего вида свидетельствует о расселении из рефугиума, располагавшегося на Западном Алтае (Чертилина и др., 2012).

Ольхонская полевка имеет экстремально малую область распространения, представляющую собой изолированные участки на островах залива Малое море (оз. Байкал) и прилегающего побережья. Исследование черепов ольхонской полевки с помощью методов геометрической морфометрии показало, что полевки четырех малых островов пролива Малое море не отличались по размерам черепа друг от друга. В то же время полевки с острова Ольхон несколько крупнее полевок, живущих на малых островах, что, по-видимому, обусловлено более благоприятными и разнообразными условиями обитания на Ольхоне. В то же время обнаружены значительные различия в форме черепа между островными популяциями, не связанные с географическим расстоянием между островами. Наиболее подходящим объяснением обнаруженных межостровных различий в форме черепа является совместное влияние сокращения потока генов между островами вследствие изоляции и дрейфа генов в периоды падения численности островных популяций (Abramov et al., 2017).

Исследование поддержано Программой фундаментальных научных исследований (ФНИ) государственных академий наук на 2013–2020 гг. (проект № VI.51.1.4. (AAAA-A16-116121410119-4)) и РФФИ (проект № 17-04-00269 А).

MULTI-SPECIES COMMUNITIES: THE ECOSYSTEM AND POPULATION ASPECTS IN THE STUDY OF SMALL MAMMALS

Litvinov Yu. N.

Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk, Russia

e-mail: litvinov@eco.nsc.ru

We present the results of long-term studies of the dynamics of multi-species communities and populations of certain rodent species in Siberia taking into account the influence of geographical and anthropogenic factors. We considered the dynamic

processes in small mammal communities and populations and estimated them with the help of a range of methods of population dynamics analysis, information indices, the ranking position of the species in the dominance structure, the temporary phase portraits of certain species, and the information parameters of the community. We studied the morphological and genetic variability of populations of a number of model species in different types of communities.

Key words: *population, community, rodents, variability.*

ЭКТОПАРАЗИТАРНЫЙ КОМПЛЕКС ПЕРЕЛЕТНЫХ ПТИЦ КУРШСКОЙ КОСЫ

Мальшева О. Д.

Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург, Россия

e-mail: odma@list.ru

Материалом для данного исследования послужили сборы и учет эктопаразитофауны перелетных птиц Куршской косы (Биостанция ЗИН «Рыбачий»). Осмотрено более 3000 птиц за 4 сезона (весна и осень) в 2017–2018 гг. Учитывали все группы эктопаразитов.

Эктопаразиты птиц в настоящее время изучаются по группам, однако общую картину мы можем получить, если рассмотрим зараженность всеми группами эктопаразитов в целом. Эктопаразиты играют определенную роль в деградации и, возможно, стимуляции организма птицы. Примечательно, что физически перегруженные особи (дальние мигранты) в большинстве случаев не заражены эктопаразитами или же заражены очень слабо, в то время как на особях, имеющих умеренную нагрузку, встречаются все группы эктопаразитов, но не в максимальной численности. Одновременно на птице могут паразитировать несколько видов пухоедов, локализуясь на различных участках тела (Price et al., 2003). В этом случае численность каждого вида колеблется в небольших пределах — от 1 до 10–12, редко больше, включая личиночные формы. Известны случаи, когда на птице находят аномально высокое количество пухоедов – численность может превышать несколько десятков и даже сотен особей, но при этом отсутствуют виды пухоедов, более специфичные для данного хозяина, а также остальные эктопаразиты. Таким образом, наблюдается определенная закономерность в распределении видов пухоедов по типу паразито-хозяинных связей (моноксенные, олигоксенные, поликсенные) на популяциях птиц.

Существуют некоторые группы эктопаразитов, которые по каким-то причинам могут заменять или вытеснять друг друга – во всяком случае между ними существует определенный баланс. Например, на особях, сильно зараженных

пухоедами, всегда немного представителей других групп эктопаразитов или их нет вообще. И наоборот, если на птице питаются несколько десятков особей иксодовых клещей, то пухоеды, мухи-кровососки и блохи на ней отсутствуют. Есть виды птиц, представители которых в основном заражены той или иной группой эктопаразитов. В целом все группы эктопаразитов следует рассматривать как единую многокомпонентную эктопаразитарную систему. Что управляет балансом между клещами и насекомыми или между различными группами паразитов — является задачей дальнейших исследований.

Автор выражает благодарность директору биологической станции ЗИН «Рыбачий» д.б.н. член-корр. Н. С. Чернецову, за предоставленную возможность работать на станции; а также коллективу орнитологов, определявших птиц.

ECTOPARASITIC COMPLEX OF THE MIGRATORY CURONIAN SPIT BIRDS

Malysheva O. D.

Zoology Institute RAS, Saint-Petersburg, Russia.

e-mail: *odma@list.ru*

We studied the infestation of the migratory birds of the Curonian Spit by different groups of ectoparasites.

Key words: *ectoparasites, migratory birds, Curonian Spit.*

ПОЧВЕННОЕ ДЫХАНИЕ В КЛЮЧЕВЫХ ТИПАХ ЛЕСОВ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ

Масягина О. В.¹, Меняйло О. В.¹, Матвиенко А. И.¹, Махныкина А. В.²,
Евграфова С. Ю.^{1,2}, Прокушкин А. С.¹, Мори С.³, Коике Т.⁴,
Прокушкин С. Г.¹

¹Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН», г. Красноярск, Россия

²Сибирский Федеральный университет, г. Красноярск, Россия

³Исследовательский институт лесоведения и лесной продукции, г. Цукуба, Япония

⁴Университет Хоккайдо, г. Саппоро, Япония

e-mail: *oxanamas@ksc.krasn.ru*

Krasnoyarsk region — the second biggest region of Russian Federation – occupies a vast territory of 2.34 million km² and is extended for a 3000 km from the Sayan

Mountains in the south to the Taymyr Peninsula in the north. Therefore, it may serve as an excellent area to test the response of soil CO₂ emissions to global climate change. This study is focused on a comparative analysis of soil carbon dioxide emissions in three groups of sites with different latitudinal location. Chosen study areas located at 56° N (Krasnoyarsk, Siberian Afforestation Experiment (SAE) sites, southern taiga), 60° N (ZOTTO observatory, middle taiga at the southern part of Turukhansk region) and 64° N (Tura sites, northern taiga permafrost forests near Tura settlement). Krasnoyarsk region' territory is characterized by the domination of larch forests (>70% of forested area), and pine forests cover ca. 6% of the forested area. Larch-dominated area coincides with the area of permafrost distribution (Abaimov et al., 1998). Southern habitats lacking permafrost or having its patches (island permafrost) are covered by pine, dark conifers and mixed (conifer and broadleaf tree species) forests (Pleshikov et al., 2002).

Soil respiration' seasonal dynamics was studied in larch and pine forest ecosystems developed in contrasting climatic conditions. We compare soil CO₂ emissions at northern (pine (NP): ZOTTO sites, larch (NL): Tura sites) and southern (pine (SP): SAE sites, larch (SL): SAE sites) stands. The main hypothesis is that the soil respiration (SR, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ c}^{-1}$) in three contrasting studied areas depends on climatic conditions, as soil respiration is mainly temperature-dependent process (Yvon-Durocher et al., 2012). Therefore, higher soil respiration rates were supposed to be in a warmer climate of the south of Krasnoyarsk region (SP and SL sites) and lower rates were expected in the north (NP and NL sites). To find out the site-specific drivers of soil respiration, we analyzed soil C and N contents, C/N ratio, soil microbial activity (soil basal respiration (BR) and substrate-induced respiration (SIR)), soil temperature and soil water content (SWC).

The analysis of main and combined effects showed that site and time (month of a growing season) control the difference between study sites. Inter-site comparison of soil respiration showed no dominant tree species effect on SR values. The highest variation of the soil respiration found in Tura area is caused by high heterogeneity of soil, climatic, environment and landscape characteristics.

The evaluation of seasonal dynamics of soil respiration revealed following patterns in various study sites: in SAE and ZOTTO sites, there was seasonal temperature-dependent dynamics with higher SR values in the middle of the growing season (July–August) observed. However, there were no significant differences in SR between months of the growing period found. In Tura site, there was a distinct seasonal dynamics of soil respiration with maximal values in June–August (significantly different from September) and minimal – in September. Our results showed that regional patterns of soil respiration during the growing period are controlled principally by the climatic variables (air temperature, SWC) and ground vegetation-related parameters (ground vegetation and soil organic layer stocks). However, in case of separate analysis of study sites, we received the different sets of correlations in every study site. Thus, in SAE sites, SR was well correlated with SWC and microbial activity (BR, SIR); at ZOTTO sites, there

was a significant correlation between SR and soil temperature at the depth of 5 cm; and finally, at Tura study site, soil respiration was significantly dependent on the air and soil temperature, SWC, soil C- and N contents, root biomass, ground vegetation and soil organic layer stocks.

The study points out the wide diversity of spatial characteristics, climatic parameters and soil biochemical processes have occurred within one vast region of Russian Federation – Krasnoyarsk region. Observed high heterogeneity potentially exerts the high complexity in GHG monitoring and modeling over the large territory. That requires further increasing of study sites for continuous observation of GHG emissions and related parameters. The data findings from this research can be included in the existing soil respiration databases (SRDB database) and could be employed for building and validation of regional and state-scale models of carbon budgets, as well as to monitor annual fluctuations in carbon cycle in response to ongoing climate change.

The research was conducted within the framework of State Basic project № 0356-2017-0739 “The dynamics of forests of Siberia in changing climate: monitoring of status, productivity, and distribution of main forest-forming tree species” for 2018-2021 by Sukachev Institute of Forest SB RAS, Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”, and under support of Russian Foundation of Basic Research (projects № 17-04-01776, 18-41-242003, 18-34-00736, 18-05-60203).

SOIL RESPIRATION IN KEY FORESTS TYPES OF KRASNOYARSK REGION

Masyagina O. V.¹, Menyailo O. V.¹, Matvienko A. I.¹, Makhnykina A. V.²,
Evgrafova S. Yu.^{1,2}, Prokushkin A. S.¹, Mori S.³, Koike T.⁴,
Prokushkin S. G.¹

¹*Sukachev Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk, Russia*

²*Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia*

³*Forestry and Forest Products Research Institute, Tsukuba, Japan*

⁴*Hokkaido University, Sapporo, Japan*

e-mail: oxanamas@ksc.krasn.ru

This study is focused on a comparative analysis of soil carbon dioxide emissions in three groups of sites with a different latitudinal location in Krasnoyarsk region. Observed high heterogeneity of spatial characteristics, climatic parameters, and soil biochemical processes potentially exert the high complexity in GHG monitoring and modeling over the large territory. That requires further increasing of study sites for continuous observation of GHG emissions and related parameters.

Key words: *Climate change, Siberia, soil CO₂ emissions, larch, pine.*

**ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ГОМЕОСТАЗ И ОСНОВНЫЕ ПУТИ ЕГО
ФОРМИРОВАНИЯ (НА ПРИМЕРЕ ОКОЛОВОДНЫХ
И ВОДОПЛАВАЮЩИХ ПТИЦ)**

Мельников Ю. И.

*Байкальский музей Иркутского научного центра, Иркутская обл., п. Листвянка,
Россия*

e-mail: yumel48@mail.ru

Обсуждается проблема формирования популяционного гомеостаза на примере околородных и водоплавающих птиц. Для околородных и водоплавающих птиц характерно гнездование в чрезвычайно динамичных условиях внешней среды, определяемой крайне нестабильным гидрологическим режимом. Необходимый уровень размножения в таких условиях обеспечивается специфическими адаптациями: достройка гнезд по мере подъема уровня воды, защитные реакции против пернатых и наземных хищников, повторное гнездование после гибели кладок и динамичная пространственная структура. Поддержание численности и возможности ее последующего роста связаны с резким увеличением успешности их размножения в отдельные годы.

**POPULATION HOMEOSTASIS AND THE MAIN WAYS OF ITS
FORMATION (ON THE EXAMPLE OF SHOREBIRD AND WATERFOWL)**

Mel'nikov Yu. I.

Baikal Museum of the Irkutsk Scientific Center, Irkutsk Region, st. Listvyanka, Russia

e-mail: yumel48@mail.ru

We discuss the formation of population homeostasis on the example of shorebird and waterfowl. Such birds breed in extremely dynamic environmental conditions which are determined by the very unstable hydrological regime. The required level of breeding in such conditions is sustained by specific adaptations: add-on nests built along with the rise of the water level, protective reactions against predator birds and terrestrial predators, repeated breeding after loss of clutches, and the dynamic spatial structure. The population sustainability and the possibility of its subsequent growth are associated with a sharp increase in the success of their reproduction in some years.

Key words: *homeostasis, population, shorebird, waterfowl, breeding.*

МОНИТОРИНГОВЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ СОЧЛЕНОВ ПАЗАРИТАРНОЙ СИСТЕМЫ КЛЕЩЕВОГО ЭНЦЕФАЛИТА В ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ ПРИБАЙКАЛЯ

Мельникова О. В.

Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Сибири и
Дальнего Востока, г. Иркутск, Россия

e-mail: melnikovaovit@gmail.com

Представлены результаты многолетнего экологического, эпизоотологического, вирусологического, молекулярно-генетического, эпидемиологического мониторинга и системной оценки природных очагов клещевого энцефалита (КЭ) Прибайкалья.

Природный очаг болезни — это естественная экосистема, обязательным и специфическим компонентом которой является популяция возбудителя. Возбудитель может существовать только в паразитарной системе, функциональные связи со всеми ее главными сочленами для него жизненно необходимы (Коренберг и др., 2013). КЭ существует в сложной 3-членной паразитарной системе, т.е. за счет нескольких видовых популяций хозяев — иксодовых клещей (ИК) и мелких млекопитающих (ММ).

Мониторинг видового состава и обилия ИК и ММ — прокормителей их преимагинальных стадий — проводили на нескольких ключевых участках Прибайкалья (2004–2015 гг.), выбранных с учетом эколого-эпидемиологических и климатогеографических особенностей, а также антропогенной нагрузки. За период работы проведено 1875 учетов численности ИК, собрано 20 741 и исследовано 18 251 голодных особей, а также 55 учетов ММ, отработано 1979 ловушко-суток, отловлено 412 зверьков — представителей отрядов грызунов и насекомоядных. Для сравнительного анализа использованы результаты предыдущих исследований (1989–1993 гг.): 22 475 экз. квестирующих ИК и 775 ММ. Анализ заболеваемости проводился на основе карт эпидемиологического расследования случаев КЭ ($n = 1505$) в г. Иркутске (1995–2015 гг.), любезно предоставленных Управлением Роспотребнадзора по Иркутской области.

Наиболее многочисленным, широко распространенным видом клещей и основным переносчиком КЭ на обследуемой территории является *Ixodes persulcatus*. Уровень обилия имаго — интегральный показатель, характеризующий состояние популяции клеща, а также особенности его пространственного распределения. Сравнение распределений частот показателей обилия (экз. на флаго-час) на ключевых участках выявило высокую степень их неоднородности ($\chi^2 = 374.1$, $df = 42$, $p < 0.001$).

Вероятность заражения человека КЭ в природном очаге зависит от количества зараженных клещей. За исследуемый период доля клещей, зараженных вирусом клещевого энцефалита (ВКЭ), составила $1.4 \pm 0.09\%$ и, как выяснилось, за

четверть века существенно не изменилась. В то же время на отдельных участках доля инфицированных клещей существенно возросла. В природных очагах Прибайкалья в сравнении с концом прошлого века значительно чаще встречаются имаго *I. persulcatus* с высоким содержанием антигена (АГ) ВКЭ, представляющие наибольшую опасность для человека. Рост этих двух параметров свидетельствуют об увеличении эпидемического потенциала очагов, в которых он происходит.

Циркуляция возбудителей клещевых инфекций существенно зависит от плотности и структуры популяций хозяев (Rosa, Pugliese, 2006). Видовой состав ММ, ранжированных по мере убывания их обилия в сообществе, выглядит следующим образом: красно-серая полёвка, бурозубки, красная полёвка, восточноазиатская мышь, полёвка-экономка, лесной лемминг, домовая мышь. В юго-западной части Прибайкалья преобладали красно-серая полёвка и бурозубки, в юго-восточной — красная полёвка и восточноазиатская мышь. Установлено, что основными прокормителями преимагинальных стадий таежного клеща в Прибайкалье являются красно-серая и красная полёвки, а также бурозубки (показатель прокормления 39.4, 27.8 и 21.1% соответственно). Роль серых полёвок и лесных мышей не так велика, но они могут прокармливать членистоногих в годы депрессии численности основных хозяев, обеспечивая непрерывность цикла развития клещей. Чаще всего АГ ВКЭ выявлялся у красно-серых полёвок и бурозубок (13.1 и 8.3%). Вирус также был выделен именно у особей этих ММ.

К началу 90-х годов XX в., по-видимому, произошла трансформация структуры многовидовых сообществ ММ на исследуемой территории со сменой доминирующих видов: доля красно-серых полёвок в юго-западной части Прибайкалья значительно выросла, а в юго-восточной — уменьшилась. Это могло послужить одной из причин изменения зараженности переносчика и повлиять на эпидемический процесс КЭ.

По результатам генотипирования 75 изолятов ВКЭ, полученных в ходе исследований, 94.7% относятся к сибирскому субтипу и 5.3% — к европейскому. Продemonстрировано кардинальное изменение штаммового пейзажа в Прибайкалье в течение последних 50 лет: наблюдается постепенное увеличение частоты встречаемости сибирского субтипа и уменьшение дальневосточного. Сибирский субтип ВКЭ в Прибайкалье представлен группами (субгенотипами) «Васильченко» и «Заусаев», соотношение которых с течением времени меняется в пользу «Васильченко».

Структура и тяжесть заболевания людей КЭ в Прибайкалье определяются комплексным влиянием экологических, географических, демографических, поведенческих и социальных факторов. Большая часть заражений жителей г. Иркутска связана с пребыванием в рекреационных зонах, расположенных в радиусе 50 км от областного центра. Около 7% иркутян заражаются непосредственно в городской черте. Незанятое население (пенсионеры и безработные), посещающие пригородные леса для сбора дикоросов, представляет собой группу повышенного риска заражения, составляя третью часть от всех пациентов, инфицированных ВКЭ. Число заболеваний положительно коррелирует с сезонной активностью основного переносчика. Между долей переносчика с высоким содержанием АГ и общим числом особей, активировавшихся в течение сезона, а также между уров-

нем заболеваемости людей и долей штаммов, высоковирулентных для лабораторных животных, обнаружена отрицательная связь.

Выражаю благодарность сотрудникам ФКУЗ Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора Р. В. Адельшину, Е. И. Андаеву, С. А. Борисову, Т. И. Борисовой, Ю. А. Вержуцкой, Д. Б. Вержуцкому, Е. А. Вершинину, П. Е. Вершинину, М. О. Гориной, В. М. Корзуну, И. М. Морозову, А. Я. Никитину, Е. А. Сидоровой, А. В. Севостьяновой, Ю.Н. Трушиной, А. В. Холину, Н. В. Яковичу, а также сотрудникам ФГБУН Институт географии им. В. Б. Сочавы СО РАН С. И. Лесных и Н. Е. Красноштановой.

MONITORING OF THE TICK-BORNE ENCEPHALITIS SYSTEM IN BAIKAL REGION NATURAL FOCI

Melnikova O. V.

Irkutsk Anti-Plague Research Institute of Siberia and Far East, Irkutsk, Russia

e-mail: melnikovaovit@gmail.com

Results of monitoring studies which have been carried out in natural center of infection by tick-borne encephalitis in Baikal region are presented. The main hosts of ixodic ticks are *Myodes rufocanus* and *Myodes rutilus* and also representatives of genus *Sorex*, which dominate in small mammal's community. It was found an increase of epidemic potential of natural infection centers where imago ticks with high contents of virus encephalitis antigen (the most dangerous for human populations) meet more often. As a result of genotyping cardinal change of strain landscape within last 50 years was established: an increase frequency occurrence of Siberian subtype and a decrease of Far East one.

Key words: ixodic ticks, rodents, encephalitis morbidity.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ БЕЛОГО ФОСФОРА

Миндубаев А. З.¹, Волошина А. Д.¹, Бабынин Э. В.², Сапармырадов
К. А.², Хаяров Х. Р.², Бадеева Е. К.¹

¹Институт органической и физической химии им. А. Е. Арбузова ФИЦ КазНЦ
РАН, г. Казань, Россия

²Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, Россия

e-mail: mindubaev-az@yandex.ru

Белый фосфор Р₄ является одним из самых опасных загрязнителей окружающей среды, но продукт его окисления — фосфат — необходим всем живым ор-

ганизмам. Целью настоящего исследования была проверка предположения о возможности переработки белого фосфора микроорганизмами.

Нашим коллективом впервые произведены посевы стрептомицетов, грибов родов *Aspergillus* и *Trichoderma*, в культуральные среды, содержащие белый фосфор в качестве единственного источника фосфора в концентрации до 1%. В данных средах микроорганизмы росли и не испытывали фосфорного голодания. Следовательно, они окисляли белый фосфор до фосфата, необходимого для жизнедеятельности. Это первое в мире подтверждение включения белого фосфора в биосферный круговорот этого элемента. Самая высокая протестированная концентрация соответствует превышению ПДК белого фосфора в сточных водах в 5 тыс. раз, а в водах хозяйственно-бытового назначения — в 100 миллионов раз!

Для генетической идентификации гриба, метаболизирующего белый фосфор, по морфологическим признакам отнесенного к виду *A. niger*, была определена нуклеотидная последовательность его регионов ITS1 и ITS2. Сравнение полученной последовательности с последовательностями из GenBank с помощью системы BLAST выявила 99%-ную гомологию с ITS1 и ITS2 регионами штаммов *Aspergillus niger* NJA-1 (Acc. KJ365316.1) и KAML02 (KC119204.1). Это позволяет идентифицировать организм как новый штамм *Aspergillus niger*. Ему присвоен номер *A. niger* AM1. Нуклеотидная последовательность размещена в базе данных GenBank, где ей присвоен номер KT805426.

В опытном спектре ^{31}P ЯМР, снятом с водной фазы, проявились сигналы, соответствующие фосфиту и гипофосфиту. Таким образом, он соответствует соединениям, которые, предположительно являются метаболитами белого фосфора, т.е., служат подтверждением предполагаемого нами метаболического пути. Эти вещества могли образоваться только в результате окисления белого фосфора.

Одной из проблем, с которой мы до сих пор сталкивались, производя посевы микроорганизмов в среды с белым фосфором, было отсутствие эффективного метода стерилизации. Нами предложен метод стерилизации P_4 в мягких условиях, без применения высоких температур. Для этого навеска ксенобиотика должна погружаться на 15 мин в липофильный органический растворитель (мы использовали ацетон). В контрольных средах рост отсутствовал спустя 117 дней, они остались прозрачными без опалесценции и взвесей. Это указывает на то, что стерилизация навесок P_4 ацетоном эффективна.

Посев аспергилла в среду, содержащую сразу два источника фосфора — классическая смесь гидрофосфата и дигидрофосфата, и белый фосфор, вызывает большой интерес. Культура *Aspergillus niger* AM1 выращивалась в чашках Петри на агаризованной среде. При этом посев производился в четырех вариантах: модифицированная среда Придхем-Готлиба без источников фосфора, с фосфатом, с 0.2% белого фосфора и четвертый вариант — с 0.2% P_4 и с фос-

фатом (в той же концентрации, что во втором варианте). Все четыре варианта посева произведены в трех повторах. На 12-е сутки после посева *A. niger* AM1 в четыре варианта среды наблюдалась следующая картина. В средах без источников фосфора рост практически не наблюдается. В средах с фосфатом аспергилл хорошо растет и спороносит, однако культура нечистая — помимо аспергилла, присутствуют колонии других микроорганизмов. В средах с 0.2% белого фосфора колонии аспергилла имеют пониженную фертильность. Очень интересный результат показал четвертый вариант посева — с белым фосфором и фосфатом. Колонии растут очень хорошо, даже более развитые, чем в среде с фосфатом, причем в двух случаях из трех выросла чистая культура (в одном появилась кремовая колония неизвестного вида). Значит, медленный рост аспергилла в среде с белым фосфором объясняется не токсичностью последнего для данного штамма, а исключительно его труднодоступностью как источника фосфора! Судя по всему, P_4 не токсичен для данного гриба, по крайней мере в исследованных нами концентрациях.

Большой интерес представляет исследование генотоксичности — возможно источника мутаций. Белый фосфор в концентрации 62.5 мкг/мл является слабым мутагеном, в концентрации 1000 мкг/мл убивает культуру за 9 ч, т.е. общая токсичность белого фосфора намного превосходит его генотоксичность.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 14–08–31091 мол_а).

BIOLOGICAL TRANSFORMATION OF WHITE PHOSPHORUS

Mindubaev A. Z.¹, Voloshina A. D.¹, Babynin E. V.², Saparmyradov K. A.², Khayarov Kh. R.², Badeeva E. K.¹

¹A. E. Arbuzov Institute of Organic and Physical Chemistry, FRC KazSC RAS, Kazan, Russia

²Kazan (Volga Region) Federal University, Kazan, Russia

e-mail: mindubaev-az@yandex.ru

The supposition on possibility of white phosphorus processing by microorganisms was verified. Fungi, formative for mediums with white phosphorus as a single source of phosphorus, were found out of genera *Aspergillus* and *Trichoderma*. One of the species belonging to *Aspergillus niger* was confirmed by the nucleotide sequences ITS1 and ITS2. To all appearances, P_4 is not toxic for the given fungus, at least in the concentrations we studied.

Key words: *Aspergillus niger*, white phosphorus, extremophiles, biodegradation.

АНАЛИЗ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ПАРАЗИТИРОВАНИЯ ЭКТОПАРАЗИТОВ НА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЗАПОВЕДНИКА «БАСЕГИ»

Мишланова Ю. Л.

*Пермский государственный национальный исследовательский университет,
г. Пермь, Россия*

e-mail: mishyleo@rambler.ru

Изучение разных групп эктопаразитов и их прокормителей — мелких млекопитающих — необходимо для оценки санитарно-эпидемической и эпизоотической ситуации на той или иной территории. Со зверьками связаны разные группы кровососущих членистоногих (иксодовые клещи, блохи, гамазовые клещи и др.).

В 1981 г. сотрудниками и студентами кафедры биогеоценологии и охраны природы Пермского государственного университета был создан заповедник «Басеги», где и в настоящее время ведется изучение эктопаразитов во время учебных и производственных практик. Учет эктопаразитов в заповеднике проводится двумя методиками: отлов мелких млекопитающих с последующим паразитологическим осмотром и сбор иксодовых клещей с растительности при помощи флага. Для качественной и количественной оценки населения эктопаразитов мелких млекопитающих используются зоопаразитологические индексы: обилия (ИО), встречаемости (ИВ), доминирования (ИД).

Учет мелких млекопитающих и их эктопаразитов ведется в 40 биотопах, которые расположены в горно-лесном, подгольцовом, горно-тундровом поясах. Всего за годы учета было отловлено 10 752 экз. мелких млекопитающих, из них эктопаразитами были заражены 1505, что составляет 14.0%. Среди отловленных мелких млекопитающих доля насекомоядных составляет 54.9%, грызунов — 46.0%, хищных — 0.1%.

Самая высокая зараженность эктопаразитами характерна для отдельных видов — красной полевки (ИВ=46.0%), полевки-экономки (ИВ=31.3%), лесного лемминга (ИВ=29.2%), рыжей полевки (ИВ=16.3%), красно-серой полевки (ИВ=15.2%); а у насекомоядных это обыкновенный крот (ИВ=12.1%), тундряная (ИВ=11.1%) и обыкновенная бурозубки (ИВ=9.4%). В отдельные годы возрастает роль лесного лемминга и лесной мышовки.

Результате анализа показали, что в первые годы существования заповедника до конца 1980-х г. эктопаразиты практически не встречались, не было случаев нападения иксодовых клещей на людей. Начиная с 1995 г. стали фиксироваться единичные случаи выкармливания иксодовых клещей мелкими млекопитающими. Последние 17 лет отмечается интенсивный рост числа ик-

содовых клещей и блох, увеличение их относительной численности и нападения на людей и домашних животных. Главными причинами такого роста, возможно, являются массовые рубки темно-хвойных лесов на огромных площадях вокруг территории заповедника, проводившиеся в конце 70-х, в 80-е и в 90-х гг. прошлого века.

Обобщение и систематизация многолетних материалов по зараженности мелких млекопитающих эктопаразитами в горной тайге Приуралья могут быть полезными для понимания особенностей возникновения и функционирования природных очагов различных инфекций.

ANALYSIS OF THE ECTOPARASITE DISTRIBUTION AND PARASITISM ON SMALL MAMMALS OF THE BASEGI NATURE RESERVE

Mishlanova Yu. L.

Perm State University, Perm, Russia

e-mail: mishyleo@rambler.ru

We present the data of analysis of long-term records of small mammals and their ectoparasites in the Basegi Nature Reserve. We used the indices of abundance, occurrence, and dominance. We studied 10 752 animals and found ectoparasites in 14% of cases (1505).

Key words: *small mammals, ectoparasites, Basegi Nature Reserve.*

КЛИМАТОГЕННАЯ ДИНАМИКА ДРЕВОСТОЕВ И ИХ ПРОДУКТИВНОСТИ НА ВЕРХНЕМ ПРЕДЕЛЕ ИХ ПРОИЗРАСТАНИЯ В ХИБИНАХ, КОЛЬСКИЙ П-ОВ

Моисеев П. А.¹, Галимова А. А.¹, Бубнов М. О.¹, Дэви Н. М.¹,
Фомин В. В.^{1,2}

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

²Уральский государственный лесотехнический университет, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: moiseev@ipae.uran.ru

Наши исследования показали, что в последние столетия на фоне повышения на Кольском полуострове ранних летних (на 0.9–1.3 °С) температур и более раннего начала вегетационного сезона существенно изменились струк-

тура и продуктивность древостоев на верхнем пределе их произрастания на юго-восточном макросклоне горного массива Хибины. Отмечено, что верхняя граница древостоев сомкнутостью 35–40% поднялась за последние 60 лет в среднем на 88 м высоты, а надземная фитомасса древостоев на трех обследованных профилях на юго-восточном склоне г. Китчепакх увеличилась с начала XX в. в среднем с 0.01 до 17.8 т/га на высоте 320–340 м над ур. м. (современная верхняя граница сомкнутых лесов), до 7.4 т/га — на высоте 350–380 м над ур. м. (верхняя граница редколесий) и до 0.8 т/га — на высоте 410–450 м над ур. м. (верхняя граница групп деревьев в тундре). Полученные в ходе исследований результаты существенно уточняют общую картину депонирования углерода в региональных лесных сообществах и способствуют разработке количественной модели, имитирующей реакцию горных экосистем региона в ответ на будущие изменения климата.

Исследование полностью выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 17–14–01112).

CLIMATE-INDUCED TREE STANDS DYNAMICS AND ITS PRODUCTIVITY ON THE UPPER LIMIT OF THEIR GROWTH IN KHOBINY, KOLA PENNINSULA

Moiseev P. A.¹, Galimova A. A.¹, Bubnov M. O.¹, Devi N. M.¹,
Fomin V. V.^{1,2}

¹*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

²*Ural State Forest Engineering University, Ekaterinburg, Russia*

e-mail: moiseev@ipae.uran.ru

Our studies have shown that in recent centuries, against the background of rising early summer (by 0.9–1.3 °C) temperatures on the Kola Peninsula and an earlier beginning of the growing season, the structure and productivity of tree stands at the upper limit of their growth have changed significantly on the southeastern macroslope of mountain massif Khibiny. It was revealed for this territory that upper boundary of trees stands with density 35–40% advanced in average on 88 m of altitude during the last 60 years and the biomass of trees stands on the three surveyed transects increased from the beginning of the 20th century on average from 0.01 to 17.8 t/ha on the modern upper border of closed forests, to 7.4 t/ha on the border of open forests and up to 0.8 t/ha of the boundary of groups of trees in the tundra.

Key words: *Kola Peninsula, upper boundary of trees stands, climate change.*

ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА НА ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ВЫСШИХ НОЧНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ КЕРЖЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА В 2003–2018 гг.

Мосягина А. Р., Хабибуллин Р. Д.

НООО «Компьютерный экологический центр», г. Нижний Новгород, Россия

e-mail: asya.mosyagina@gmail.com

Представлены результаты изучения биоразнообразия высших ночных чешуекрылых на территории Керженского заповедника в течение 15 лет. Рассмотрено влияние изменения климата на различные параметры видового разнообразия. Прослежены изменения сроков лёта и расширения ареалов некоторых видов бабочек.

Бабочки очень чувствительны к изменению погодных условий. Они являются фитофагами, поэтому напрямую зависят от кормовых растений. Растения в свою очередь также чутко реагируют на изменения различных параметров окружающей среды — увеличение количества CO₂, колебания температуры и влажности. Также возможны различного рода рассинхронизации во взаимоотношениях насекомое–растение.

Проблема биоразнообразия — одна из глобальных экологических проблем. Достаточный уровень природного разнообразия на нашей планете — необходимое условие нормального функционирования экосистем и биосферы в целом. Нижегородское Заволжье из-за своего происхождения, биотопической гетерогенности, относительной пространственной и экологической изоляции обладает уникальными природными ресурсами.

В связи с этим цель работы состояла в том, чтобы проследить влияние изменения климата и его последствий на модельную группу насекомых на территории с низкой антропогенной нагрузкой: во-первых, выяснение влияния пожаров 2010 г. на видовой состав высших ночных чешуекрылых; во-вторых, определить, есть ли сходство и различие между сообществами бабочек окрестностей пос. Рустай и в глубине заповедника; в-третьих, проследить изменения видового состава и сроков лёта бабочек в связи с изменением климата в течение 15 лет.

В заповеднике широко представлены различные природные комплексы бо-реальных хвойно-лиственных лесов, относящихся к Евразийской таежной (хвойно-лесной) области. Здесь есть как малонарушенные и хорошо сохранившиеся озёра, болота, долины рек и участки старовозрастных лесов, так и природные комплексы с разной степенью нарушенности: вырубки, бывшие посёлки, территории, пройденные пожарами. В заповеднике преобладают сосновые леса. Высо-

ковозрастные сосняки сохранялись небольшими фрагментами в долине Керженца и на гривах среди болот, тогда как молодняки и средневозрастные насаждения, восстанавливающиеся после рубок и пожаров, занимают значительную часть площади заповедника.

Материал был собран в заповеднике Керженском в 2003–2018 гг. Лов проводился на световые и запаховые ловушки. Всего было обработано более 15 000 экз. бабочек.

Анализ сезонной динамики высших ночных чешуекрылых показывает, что виды расширяют свои фенологические сроки лёта. Наличие весенних видов в середине лета и осенью говорит о том, что эти виды имеют факультативное второе поколение. Большая доля среднелетних и позднелетних видов в конце мая свидетельствует об увеличении сроков лёта. Таким образом, особенности сезонных различий сглаживаются. Это свидетельствует о влиянии климатических изменений на бабочек.

В результате нашей работы было выявлено 500 видов ночных макрочешуекрылых, из которых около 10% имеют более южные ареалы и они появились в течение последних 3–5 лет. Также был отмечен сдвиг фенологических сроков лёта в сторону расширения. Такие результаты являются вполне закономерной тенденцией в реакции видов на изменение климата. Видовое разнообразие чешуекрылых Керженского заповедника оказалось выше для старовозрастных биоценозов, тогда как для послепожарных биоценозов ниже. Анализ сходства бабочек, обитающих в окрестностях пос. Рустай и глубине заповедника, показывает, что сходство высокое.

IMPACT OF CLIMATE CHANGE ON MOTH BIODIVERSITY IN THE KERZHENSKIY NATIONAL RESERVE IN 2003–2018

Mosyagina A. R, Khabibullin R. D.

PO «Computer ecological center», Nizhniy Novgorod, Russia

e-mail: asya.mosyagina@gmail.com

The results for last 15 years of biodiversity study of higher nocturnal lepidopterans in the territory of Kerzhenskiy nature reserve are presented in the work. On obtained results 500 species of nocturnal macrolepidopterans were found out, 10% of them possess more southern habitat ranges and have being emerged in the reserve territory during last 3–5 years. Also the extension of phenological period of flight was remarked in several species.

Key words: *higher nocturnal lepidopterans, climate change, phenology, Kerzhenskiy nature reserve.*

ЭКОЛОГИЯ ПРОЦЕССОВ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗЛОЖЕНИЯ**Мухин В. А.^{1,2}, Диярова Д. К.¹, Воронин П. Ю.³**¹*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия*²*Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия*³*Институт физиологии растений РАН, г. Москва, Россия*e-mail: victor.mukhin@ipae.uran.ru

Биологический круговорот экосистем основывается на сочетании двух процессов — продуцирования и разложения органических веществ, баланс которых имеет для экосистем и биосферы важнейшее значение (Одум, 1975) и требует и соответствующего сбалансированного их изучения. Однако в современной экологии наблюдается дисбаланс в изучении процессов продукции и деструкции — преимущественное внимание специалистов сконцентрировано на изучении первых. Лишь в последнее время интерес к изучению экологии процессов биологического разложения заметно усилился. Во многом это связано с накоплением парниковых газов в атмосфере и оценкой газо- и климатрегулирующих функций лесных экосистем.

Леса вносят наибольший вклад в продукционные процессы наземной биоты (Родин, Базилевич, 1965; Болин, 1972; Заварзин, 2006; Кудеяров и др., 2007). Специфической особенностью их биологического круговорота является наличие большого по объему, медленно реализуемого пула углерода и биофильных элементов, аккумулируемых в древесине, что является адаптацией древесных растений к существованию в экстраялювиальных условиях (Пономарева, 1976). В лесах России объем этого пула составляет около 30 Гт С (Кудеяров и др., 2007). Мобилизация элементов древесного пула достигается в результате биологического разложения древесного дебриса — процесса, инициируемого и контролируемого дереворазрушающими организмами.

Вся совокупность имеющихся сегодня данных свидетельствует об эдификаторной роли ксилотрофных базидиальных грибов в сообществах ксилофильных организмов, осуществляющих биологическое разложение древесины (Мухин, 1981, 2015; Заварзин, 2006; Заварзин, Заварзина, 2009). Биологическое разнообразие этих грибов невелико и составляет, например, в евроазиатской части Голарктики около 800 видов (Мухин, 1978). Для них характерна трофическая специализация, выражающаяся в преимущественном развитии на древесине растений определенных таксонов и фракций древесных остатков. Это результат сопряженной эволюции древесных растений и ксилотрофных грибов (Мухин, 1986, 1993). Вследствие этого сообщества ксилотрофных грибов представляют собой не случайный набор видов, а коэволюционно сформировавшиеся устойчивые симбиотические ассоциации, состав и структура которых модифицируются региональ-

ными экологическими факторами. К числу важных черт процессов разложения древесного дебриса необходимо отнести их «конвейерную» организацию, при которой каждый из временных этапов осуществляется специализированной группой грибов, а также их многолетний характер (Степанова, Мухин, 1979; Мухин, 1993; Мухин, Воронин, 2007).

При разложении древесного дебриса потребляется O_2 и эмитируется CO_2 . Масштабы этого процесса, который образно можно назвать биологическим горением древесного дебриса, характеризуют следующие цифры: при ежегодной эмиссии CO_2 в лесах России от разложения древесного дебриса, равной в углеродном эквиваленте 213 Мт (Кудеяров и др., 2007), потребление O_2 составляет около 600 Мт. По объему ежегодной эмиссии диоксида углерода разложение древесины является вторым (после почвы) по значимости природным источником данного парникового газа на территории РФ (Кудеяров и др., 2007). Это говорит об исключительной роли ксилотрофных грибов в углеродном цикле лесных экосистем и их газо- и климатрегулирующих функциях.

Основным предиктором CO_2 -эмиссионной активности древесного дебриса при его микогенном разложении является температура, повышение которой только на один градус увеличивает эмиссию CO_2 в лесах России на 90 Мт/год (Мухин и др., 2010, 2016). Влажность также важный фактор CO_2 -эмиссионной активности, значительно (в 3 раза) усиливающий температурный эффект (Мухин и др., 2015, 2016). Поэтому изменение климата однозначно окажет большое влияние на продукцию CO_2 при биологическом разложении древесины и соответственно на потоки этого парникового газа из лесных экосистем в атмосферу.

Малоизвестной, можно сказать недооцененной, является роль ксилотрофных грибов в азотном цикле лесных экосистем. Их древесный пул — это крупный резервуар азота, притом, что его содержание в древесине крайне низкое (Ванин, 1934; Watkinson et al., 2006). Суммарно в древесном пуле лесов России аккумулировано около 70 Мт азота, и это второй по значимости (после почвы) резервуар длительного депонирования данного элемента. Анализ соотношения стабильных изотопов азота в древесине и ксилотрофных грибах показывает, что у них азотный обмен, скорее всего, закрытый и это делает их своего рода геохимическими ловушками, предотвращающими вынос данного элемента из лесных экосистем (Мухин и др., 2013, 2014; Мухин, 2015; Мухин, Диярова, 2015). Это соответствует представлениям других авторов (Wardle, 2002; Wardle et al., 2004, Lindahl et al., 2002, Lal, 2004), согласно которым при разложении древесного дебриса азот не поступает напрямую в почву, а остается в мицелии, играющего роль азотного резервуара. По оценкам Baath, Söderström (1979), этот резервуар может содержать до 20% почвенного азота. Необходимо отметить и исключительную роль ксилотрофных грибов в образовании почвенного, водного гумуса в экосистемах бореально-лесной зоны (Заварзин, Заварзина, 2009).

На наш взгляд, эти данные свидетельствуют об исключительной роли ксилотрофных грибов в биологическом круговороте, газо- и климатрегулирующих

функциях лесных экосистем, которые Г. А. Заварзин (2007) характеризует как древесно-мицелиальные биоценозы. Совместная жизнедеятельность базидиальных ксилотрофных грибов с древесными растениями лежит в основе сбалансированного биологического круговорота лесных экосистем, но их биосферное значение как основных деструкторов древесины недооценивается (Заварзин, 2007; Мухин, 2015). В настоящее время деятельность человека угрожает нарушением этого жизненно важного экологического баланса. Можно назвать две достаточно очевидные и взаимосвязанные причины этого. Во-первых, в ходе антропогенной трансформации лесных экосистем высоко адаптированные, коэволюционно сложившиеся комплексы ксилотрофных грибов с К-стратегиями замещаются менее приспособленными и менее активными деструкторами древесного дебриса, основу которых составляют грибы с r- и L-стратегиями, как правило, положительно реагирующие на антропогенные нагрузки (Мухин и др., 2000). Во-вторых, на интенсивность и стабильность процессов разложения древесного дебриса негативно влияет снижение биологического разнообразия ксилотрофных грибов — одной из составляющей адаптивного потенциала грибных сообществ (Mukhin, 2000).

Все изложенное выше свидетельствует об актуальности, высокой научной и практической значимости изучения экологии процессов биологического разложения как в целом, так и в лесных экосистемах в частности. В случае последних центральным вопросом, является изучение биологического разнообразия и экологии базидиальных дереворазрушающих грибов — уникальной биосферно-значимой группы организмов, жизнедеятельность которых лежит в основе биологического круговорота и самого существования лесных экосистем.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, частично поддержана Комплексной программой УрО РАН (проект № 18-4-4-44).

ECOLOGY OF BIODEGRADATION PROCESSES

Mukhin V. A.^{1,2}, Diyarova D. K.¹, Voronin P. Yu.³

¹*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

²*Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia*

³*Institute of Plant Physiology RAS, Moscow, Russia*

e-mail: victor.mukhin@ipae.uran.ru

The ecology of biodegradation processes in forest ecosystems and role of wood-decay Basidiomycetes of the unique biosphere-significant group of organisms are capable to wood decomposition, mobilization of carbon, nitrogen and the other elements accumulated in woody pool are reviewed.

Key words: *forest ecosystems, wood pool, wood-decaying fungi, biodiversity, biodegradation.*

О НЕКОТОРЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ВЫСОТНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ

Мучник Е. Э.¹, Благовещенская Е. Ю.²

¹ Институт лесоведения Российской Академии наук, с. Успенское, Одинцовский район, Московская область, Россия

² Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия

e-mail: eugenia@lichenfield.com

Most route lichenological studies usually consider sampling lichens up to accessible heights of 2–2.5 m, so far as lopsided or fallen trees which could allow to take samples from all the tree height are very rare to be found. It causes a significant underestimating of the lichen species diversity of forest sites. As lichen species differ greatly in their ecological optima of light and humidity, studying the vertical distribution of epiphyte lichen communities is of special interest. Besides it might be very important for assessing the actual occurrence and abundance of some rare lichen species for conservation recommendations.

The study was conducted on the territory of Zvenigorod Biological Station of Lomonosov Moscow State University (ZBS MSU, Odintsovsky district, Moscow region). Most part of the territory is covered with subnemoral spruce forests more than 100 years old with European spruce (*Picea abies*) as the main tree species. Recent years forests have been suffering from the European spruce bark beetle; furthermore, in 2016 many trees were damaged by strong storm causing serious windfall. During field seasons of 2016 and 2017 epiphytic lichens of fallen trees were sampled. A total of 29 trees were examined: 10 spruce trees (*Picea abies*), 13 birch trees (*Betula pendula*), 3 aspens (*Populus tremula*) and one tree for each pine (*Pinus sylvestris*), linden (*Tilia cordata*) and alder (*Alnus incana*). Lichens were sampled from the base of the trunk up to the canopy with a step of 5 m. Lichens samples were taken along all the tree girth in the half meter range above and below each height level. Cardinal orientation of the trunks wasn't taken into account because it couldn't be actually determined for fallen trees. Also lichens of the canopy were sampled. The collected materials (382 samples) were identified using standard lichenological techniques. The nomenclature of the species listed below corresponds to A. Nordin et al. (2011). Data analysis was conducted using Microsoft Excel 2010 and Statistica 8.0. Dominant species were determined by the method of rank curves.

A total of 70 species of epiphytic lichens was revealed, among them 36 for *B. pendula*, 29 for *P. tremula*, 23 for *P. abies*, 7 for *T. cordata*, 6 for *A. incana*, and 5 for *P. sylvestris*.

Combined data set of lichen species composition for the whole trunk was used for analysis of variance. Thus, for a two-factor analysis of variance, a comparison of the

number of species in different parts of the tree (base — trunk — canopy) on different trees was made. It is shown that both the factors studied (phorophyte species and position on the trunk) as well as their interaction are significant. A more detailed analysis of the vertical distribution of lichen species was carried out for phorophytes represented by several specimens.

One-way analysis of variance was performed for birch epiphytes using data for each height level (base, 5 m, 10 m, 15 m, 20 m, canopy). The data of the levels of 25 and 30 m were not used, due to the fact that the amount of tree specimens having this height were insufficient for analysis. The results of one-way ANOVA also show the significance of the height factor and the monotonous increase in the number of species detected. At the same time the species abundance measured with Shannon index (H') doesn't render such a monotonous increase. The maximum H' values characterized not only the upper part of the tree (2.3 — for a height of 20 m; 2.2 — for the canopy), but also the base of the trunk (2.0). For the rest of the tree H' values fluctuate over the range 1.0 to 1.6. Thus, as we are moving up the trunk, we observe a change in the structure of the lichen community, which is reflected in a change in the composition of the dominant species. The following species were revealed as dominant ones for birch trees: *Hypogymnia physodes*, *Parmelia sulcata*, *Cladonia coniocraea*, *Melanohalea olivacea* (according to descending order of relative abundance). The main species of trunk base is *C. coniocraea*, which is twice as common at the height of 5 m and almost disappears by 20 m. *H. physodes* can be found all the tree long (including canopy) with the maximum occurrence (near 100%) at the height of 15 m. *P. sulcata* is marked only from a height of 10 m and above. Finally, *M. olivacea* is found only from 20 m, but at the same time it prevails in the branches of the canopy.

Similar results are shown by the analysis of lichens developing on spruce. There is also a monotonous increase in the number of lichen species and a change of dominant species with height. Another species of the genus *Cladonia*, *C. digitata*, is found at the base of the trunk. But unlike *C. coniocraea* on birch trees *C. digitata* doesn't occur up the trunk. The dominant foliose lichens for spruces are also *H. physodes* and *P. sulcata*. From the height of 15 m there is the third dominant foliose lichen, *H. tubulosa*, previously considered a rare species for the region. *H. tubulosa* was listed in the Red Data Book of the Moscow Region (2008); according to the current edition (2018) it is included in the list of species requiring special attention. It is significant to note that other protected species, both on the birch and on the spruce, are found only from the height of 10 (*Bryoria fuscescens*) and 20 m (*B. capillaris*, *B. nadvornikiana*, *Usnea dasypoga*, *U. hirta*, *U. subfloridana*). This fact should be taken into account when determining the actual occurrence and populations levels of these species in the Moscow Region.

The study was performed as part of the state assignment of Institute of Forest Science RAS and the state assignment of MSU (AAAA-A16-116021660084-1).

AT THE PECULIARITIES OF VERTICAL DISTRIBUTION OF EPIPHYTIC LICHENS

Muchnik E. E.¹, Blagoveshchenskaya E. Yu.²

¹*Institute of Forest Science RAS, v. Uspenskoe, Odintsovsky district, Moscow region,
Russia*

²*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia
e-mail: eugenia@lichenfield.com*

Distribution regularities were investigated at the interval from feet up to crowns of adult trees for taxonomic richness and species composition of epiphytic lichens. The work was implemented at Zvenigirod biostation of Moscow State University. *Picea abies*, *Betula pendula*, *Populus tremula* were the main species of model trees. 36 species of lichens were found out. With up trunk gradient in *Picea abies* and *Betula pendula*, the lichen species richness is increasing and regular change in species domination is ongoing.

Key words: *epiphytic lichens, spatial distribution, vertical distribution, structure of biotic communities.*

МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ СООБЩЕСТВ ХИЩНИК-ЖЕРТВА С ВОЗРАСТНЫМИ СТРУКТУРАМИ

Неверова Г. П.^{1,3}, Жданова О. Л.^{1,2}, Бапан Гош⁴, Фрисман Е. Я.²

¹*Институт автоматике и процессов управления ДВО РАН, г. Владивосток, Россия*

²*Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
г. Биробиджан Россия*

³*Дальневосточный Федеральный Университет, г. Владивосток, Россия*

⁴*Департамент математики Национального института технологии Мегхалайя,
г. Шиллонг, Индия*

e-mail: galina.nev@gmail.com

The Lotka–Volterra equations present the most well-known model of prey-predator system dynamics and demonstrate a possibility of periodic changes in the population sizes of interacting species (Volterra, 1931). The periodic changes arise due to any increase in the predator population size is impossible without enough amount of the prey, at that high predator density results in reduction of prey density and therefore fluctuations of predator size delay on regard to prey dynamics.

Further development of the classical Lotka-Volterra model followed the path of complication and generalization, using both the continuous and discrete time models.

Among them, there are lot of studies dealing with models application to description and analysis of the dynamics of natural “prey-predator” communities and their verification on the survey data. Studies of prey-predator system dynamics considering age or stage structure of community species use continuous time models as a rule. Discrete-time systems are less commonly used then continuous-time ones. Among such studies (i.e. discrete-time models) there are papers considering influence of prey or predator age structure on the community dynamics. At that, the case when both parts of community are age-structured is extremely rare studied. Based on the fact that real populations frequently have a pronounced age structure, modeling a community consisting of non-homogeneous populations is really promising. Moreover using discrete-time models is of particular biological importance, because it allows to model breeding seasonality, which is natural for many biological species.

The study considers the community of «arctic fox — rodents» that is evident natural example of prey-predator interaction. Natural populations of arctic foxes (*Alopex lagopus*) inhabit inland areas depend on small rodents, mainly voles whose populations are characterized by cyclic fluctuation. Indeed, in years with low food supply, inland fox population demonstrates a very low rate of reproduction, by contrast, in years when prey species are abundant, number of pups in their litters is some-fold higher. At that, each species from the community at hand is age-structured, which is necessary to take into account during modeling of the community dynamics. A discrete-time model of dynamics for community interacting according to the «predator — prey» principle has been proposed. The model is focused on describing the dynamics of the community «arctic fox — mouse-like rodents» and takes into account seasonality of the life cycle. In addition, each of the species under consideration has an age structure represented by two stages of development.

An analytical and numerical study of the proposed model is made. Periodic, quasi-periodic and chaotic oscillations can occur in the system, as well as a shift in the dynamics mode due to changes in the current size of one of the community populations. The dynamic modes of the proposed model, as well as the possibility of dynamic mode shift, are investigated. The growth in consumption of average number of prey by predators expands the areas of multistability and quasi-periodic dynamics into stability domain of the nontrivial fixed point, while an increase in values of half saturation constant expands parametric space regions in which the community (or only the prey) is stable.

The system proposed shows possibility of transitions from stable dynamics to quasi-periodic oscillations and back to a stationary state, while an increase in the values of half saturation constant reduces possibility of occurrence of quasi-periodic oscillations. The long-period oscillations with a delay like auto-oscillations of the classical Lotka-Volterra model occur.

The transition scenarios from stable dynamics to fluctuations for prey and predator numbers with different values of demographic and interaction parameters are analyzed. It is shown that interacting species can demonstrate both the sustainable existence of community and different complex fluctuations of predator and prey population dynamics. As a rule, the prey dynamics determines the predator dynamics: fluctuations

in the prey population size result in the same type of fluctuations in the predator dynamics, while the predator demographic parameters may correspond to other dynamic modes both stable and irregular.

On the other hand, the predator can change the prey dynamics in the case of predator with temperate in consuming, which from a biological point of view is possible if the predator has an alternative food. It is shown that the dependence of the predator population on the prey population leads to adapting the predator dynamics to the prey dynamics. In turn, the impact of a predator can cause both a decrease and an increase in the fluctuation amplitude of the prey population size.

This work was performed in the framework of the State targets of the Insititute for Automation and Control Processes FEB RAS and the Institute of Complex Analysis of Regional Problem FEB RAS and partially supported jointly by the Russian Foundation for Basic Research (№ 18–51–45004 IND_a) and Department of Science and Technology (DST), Govt. of India (№ INT/RUS/RFBR/P-307), and Program of fundamental research of the Russian academy of Sciences «Priority research in the interests of the integrated development of the Far Eastern Branch of Russian academy of sciences» (№ 18–5–013).

MODELING THE DYNAMICS OF PREDATOR-AND-PREY COMMUNITIES WITH AGE STRUCTURES

Neverova G. P.^{1,3}, Zhdanova O.L.^{1,2}, Bapan Ghosh⁴, Frisman E. Ya.²

¹ *Insititute for Automation and Control Processes FEB RAS, Vladivostok, Russia*

² *Institute of Complex Analysis of Regional Problem FEB RAS, Birobidzhan, Russia*

³ *Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russia*

⁴ *Department of Mathematics, National Institute of Technology Meghalaya, Shillong, India*

e-mail: galina.nev@gmail.com

We present a discrete time mathematical model of the dynamics of the community interacting on the «predator-and-prey» principle. The model describes the dynamics of the Arctic Fox and rodent community and takes into account the life cycle seasonality. Each species has an age structure represented by two stages of development. Interacting species can demonstrate both a sustainable existence of the community and various complex fluctuations of the dynamics of the predator and the prey. The dynamics of the prey usually determines the dynamics of the predator: fluctuations in the prey species population lead to a similar type of fluctuations in the predator species population, and the demographic parameters of the predator may correspond to other dynamic modes both stable and irregular.

Key words: *population dynamics, Lotka-Volterra model, age structure, Arctic Fox, rodents.*

КРОВОСОСУЩИЕ КОМАРЫ НИЖНЕСЕРГИНСКОГО РАЙОНА СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Некрасова Л. С.^{1,2}, Вигоров Ю. Л.¹, Вигоров А. Ю.³

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

²Уральский государственный лесотехнический университет, г. Екатеринбург,
Россия

³Институт органического синтеза им. Я. И. Постовского УрО РАН,
г. Екатеринбург, Россия

e-mail: nekrasova@ipae.uran.ru

В течение пяти лет (2014–2018 гг.) мы изучали видовой состав, численность и распределение по биотопам кровососущих комаров в весьма характерной для Среднего Урала местности — в Нижнесергинском районе Свердловской области. Центром, откуда мы выходили на отлов кровососущих комаров, была д. Талица, расположенная в 140 км от г. Екатеринбурга. На ее окрестности приходится стык уцелевших на наибольших горах хвойных лесов (с елями и соснами), возникших после деятельности людей сосново-березовых лесов с разнообразным подлеском и заброшенных в годы перестройки и вновь выкашиваемых полей в окрестностях д. Талицы, д. Контуганово и с. Кленовское. Эти места находятся в бассейне р. Бисерть, притока р. Уфы. Были отловлены более 13 000 имаго комаров, а также несколько сотен личинок, в том числе двух видов малярийных комаров (*Anopheles claviger*, *An. messeae*), обитающих в притоках р. Талица, ручьях, впадающих в деревенский пруд, в самом пруду.

При сравнении материала, собранного в разные годы, использован простой прием выделения видов наиболее многочисленных комаров на полулогарифмических графиках, пользуясь программой PAST и подразделяя на них виды комаров по убывающему обилию (индексу доминирования — ИД). Уделяя внимание малочисленным и редким комарам, мы сравнивали главным образом, как изменяется в разные годы видовой состав преобладающих и средних по численности видов комаров. Например, судя по убывающему относительному обилию в 2015 г., комары отловленных за сезон видов распределились так: *Ochlerotatus punctor* — 34.42%, *Oc. communis* — 15.21, *Oc. intrudens* — 13.64, *Aedes cinereus* — 12.36%, а видов второй по обилию группы — *Oc. excrucians* — 5.09%, *Ae. vexans* — 4.82, *Oc. euedes* — 3.60, *An. claviger* — 1.83%. Кроме перечисленных видов, в 2015 г. были пойманы комары еще 11 видов: *Oc. sticticus*, *Culiseta alaskaensis*, *Coquillettidia richiardii*, *Oc. diantaeus*, *Oc. flavescens*, *Oc. dorsalis*, *Oc. riparius*, *Ae. cinereus rossicus*, *Oc. cataphylla*, *An. messeae*, *Culex pipiens*. В 2016 г. доминантами были другие виды: *Ae. vexans* — 34.86%, *Oc. punctor* — 32.16, *An. claviger* — 17.68%. Во вторую, менее обильную группу вошли *Oc. communis* — 5.7%, *Oc. intrudens* — 2.05, *Coq. richiardii* — 1.79, *Ae. cinereus* — 1.21,

Oc. cantans — 1.12, *Oc. riparius* — 0.92, *Oc. excrucians* — 0.83, *Oc. flavescens* — 0.29, *Oc. diantaeus* — 0.12, *Oc. sticticus* — 0.12, *Oc. dorsalis* — 0.08, *Oc. pullatus* — 0.04%.

В следующие два года доминантный состав комаров в этой местности резко изменился. Например, число пойманных за сезон 2017 г. *An. claviger* уменьшилось в 7 раз, *Oc. intrudens*, наоборот, увеличилось в 3 раза, тогда как обилие *Oc. euedes*, *Oc. cantans* сохранилось на том же уровне. Обилие *An. claviger* в 2018 г. было небольшим (всего 2.41%). Почти на прежнем уровне сохранялась численность комаров *Oc. sticticus*, *Oc. dorsalis*, *Oc. pionips*, *Oc. riparius*, *Oc. punctor*, *Ae. vexans*, хотя резко понизилась численность *Oc. communis*, *Oc. intrudens* и несколько увеличилась численность *Cx. pipiens*.

С учетом преобладающего направления летних ветров были определены главные места выплода и направления разлёта некоторых видов комаров. Так, у *An. claviger* главное направление разлёта — восток, а места выплода — истоки и притоки р. Талица, что соответствует названию вида — «родниковый (лесной) малярийный комар». Преобладающая дальность его разлёта от 0.5 до 3–4 км. К северу от д. Талица, а именно возле д. Контуганово и на берегах р. Бисерть, его не нашли.

Малярийные комары выплывают вблизи деревни. Выплод *An. messeae* происходит непосредственно в нижнем бьефе пруда и его притоках, *An. claviger* — в холодных водах р. Талица.

Итак, в южной тайге в бассейне р. Бисерть впервые изучены распространение и динамика численности 30 видов комаров, являющихся немаловажной частью кровососущих насекомых комплекса «гнус». Разные компоненты их разнообразия проявляют себя в различных трендах — в сезонной и многогодичной динамике численности, пиках активности (весенние, ранне- и позднелетние) и др. Оно может определять вероятности переноса этими комарами инфекций, вызванных микробами, вирусами (в том числе от грызунов), филяриями (от комаров *Culex*).

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН.

BLOOD-SUCKING MOSQUITOES OF THE NIZHNESERGINSK DISTRICT ON SVERDLOVSK REGION

Nekrasova L. S.^{1,2}, Vigorov Yu. L.¹, Vigorov A. Yu.³

¹Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia

²Ural State Forest Engineering University, Ekaterinburg, Russia

³I. Postovsky Institute of Organic Synthesis UB RAS, Ekaterinburg, Russia

e-mail: nekrasova@ipae.uran.ru

We discussed the materials on species composition, abundance and distribution among biotopes of blood-sucking mosquitoes in the Nizhneserginsky district of

Sverdlovsk region over five years (2014–2018). The change of dominant species of mosquitoes in different years has been established. We presented a new data on the malarial mosquito *Anopheles claviger*.

Key words: *Culicidae, blood-sucking mosquitoes, biodiversity, Middle Urals*

ГЕТЕРОГЕННОСТЬ БИОГЕОЦЕНОЗА КАК ОСНОВА ЕГО ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЙ УСТОЙЧИВОСТИ

Неронов В. В.

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия

e-mail: vneronov@mail.ru

Основоположник биогеоценологии академик В. Н. Сукачев (1947) подчеркивал, что в силу исторически сформировавшейся прочности организации природные биогеоценозы оказываются способными к *многократному восстановлению* по присущему «унаследованному» им типу организации при различных разрушительных воздействиях со стороны внешних факторов. Биогеоценозы как самоорганизующиеся биокосные природные системы представляют собой элементарные ячейки биосферы — самой сложной среди других географических оболочек Земли по составу компонентов, анизотропной в пространстве и динамичной во времени (Дылис, 1978). Поэтому исследование механизмов поддержания их пространственно-временной устойчивости представляет фундаментальный научный интерес. В свою очередь одним из важных подходов к познанию структуры и организации биогеоценозов может быть изучение пространственно-временных взаимосвязей растительного покрова и населения животных. При этом биогеоценология тесно смыкается с популяционной экологией, а исследования тесноты связей и относительной роли биогеоценологических и популяционных процессов в экосистемах приобретают особое значение (Шварц, 1971).

Анализ литературы показывает, что основное внимание исследователей долгое время было направлено на изучение функциональной организации биогеоценозов, тогда как об их пространственной структуре известно немного. Трактовка биогеоценоза как низшей биохорологической единицы традиционно подразумевает проведение его границ в рамках растительных сообществ (фитоценозов), а их строение считается морфологической основой структуры биогеоценозов (Дылис и др., 1964). Вместе с тем накопившиеся материалы показывают известную условность такого подхода из-за явного несоответствия выделенных по принципу «однородности» (гомогенности) фитоценозов низшим единицам животного населения (зооценозам).

Наши исследования проводились в конце 1990-х — начале 2000-х годов в условиях динамично изменяющейся природно-антропогенной среды Черных зе-

мель юга Калмыкии на модели растительноядных грызунов, выступающих в качестве активных потребителей первичной продукции. Их высокая численность и доминирование в населении мелких млекопитающих характерны для пустынно-степных биогеоценозов (Абатуров, 1984; Кучерук, 1985; Окулова и др., 2016). В отличие от процессов опустынивания, общие закономерности, скорость и механизмы восстановления изучены еще сравнительно мало (Неронов, 2006). Дальнейший эколого-географический анализ и синтез выявленных закономерностей динамики с учетом биоэкологической специфики видов растений и животных, а также ритмики экзогенных факторов позволит раскрыть общие функциональные механизмы и направленность протекающих биогеоценологических смен.

Выявленные несоответствия пространственно-временных структур растительности и животного населения (на модели мелких млекопитающих) на топологическом уровне позволяют иначе взглянуть на организацию и устойчивость биогеоценоза в целом. Изучение индивидуальных участков модельных грызунов показывает, что резидентные особи популяции обычно используют пространство нескольких расположенных по соседству однородных растительных сообществ. Поэтому в данном случае при определении границ биогеоценоза вместо однородного фитоценоза или в более широком смысле гомогенного ареала растительного сообщества (фитоценомера) целесообразнее использовать понятие фитоценохоры в трактовке В. Б. Сочавы (1979). При таком подходе контуры элементарных биогеоценозов определяются в первую очередь границами геоморфологического типа, которым соответствуют территориально-сопряженные сочетания растительных сообществ, связанных определенными экологическими градиентами (фитокатены). В нашем случае при высокой степени однородности экологических условий фитоценохоры чаще представлены некоторым набором стадий эколого-динамических (сукцессионных) рядов — фитосерий, каждая из которых может рассматриваться в качестве *элементарной биогеоценологической единицы*. При этом интеграция растительного покрова в рамках фитоценохор предполагает сочетание внутри них сопряженных между собой во времени и пространстве динамических (раннесукцессионный, среднесукцессионный и т.п.) вариантов фитоценозов и их фрагментов. Выделяемые таким образом фитоценохоры топологического уровня размерности довольно хорошо распознаются на местности и, несомненно, могут быть использованы при дешифрировании дистанционных материалов.

Несинхронность динамики населения грызунов с сукцессионными сменами растительности позволяет предполагать существование некоторой инертности в ответной реакции зоологического компонента биогеоценоза на направленные изменения условий во времени. Для объяснения наблюдаемого территориального несовпадения фитоценологических границ и поселений грызунов, а также установленной нами определенной автономности пространственно-временных структур растительности и животного населения предлагается выделять *биогеоценозы большей размерности* (сравнительно с «однородным фитоценозом» в понимании геоботаников) с *гетерогенной внутренней структурой*. При этом в основу концептуальной модели биогеоценоза вместо однородного фитоценоме-

ра может быть положена фитоценохора в границах геоморфологического типа, т.е. территориально-сопряженные сочетания растительных сообществ (фитокалены и фитосерии), обладающих структурно-динамическим и функциональным единством. Включение на определенной территории связанных между собой топографически (экологическими градиентами) и сукцессионно (эколого-динамическими рядами) сообществ в единый биогеоценоз позволит глубже понять его системообразующие механизмы устойчивости. Следует, однако, отметить, что данная проблема требует детального изучения применительно к другим размерным и таксономическим группам животных организмов. Дальнейшее комплексное развитие теории биогеоценологии, разработанной выдающимся русским биологом и географом академиком В. Н. Сукачевым, несомненно, должно войти в число первостепенных направлений современной синэкологии.

THE HETEROGENEITY OF BIOGEOCOENOSIS AS THE BASIS OF ITS SPATIO-TEMPORAL STABILITY

Neronov V. V.

Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, Russia

e-mail: vneronov@mail.ru

As the model of active consumers of primary production, plant feeder rodents of Black lands in the South Kalmykia were investigated in the work. Revealed nonsynchronous dynamics of rodent population and vegetation succession alterations allow assumption of some inertness in faunal component response to directional changes in biogeocoenosis conditions.

Key words: *biogeocoenosis, plant feeder rodents, Kalmykia, successions.*

ЧЕМ БЫЛА ЭКОЛОГИЯ ДЛЯ ПРОФЕССОРА Н.П. НАУМОВА И АКАДЕМИКА С. С. ШВАРЦА В 1973 ГОДУ?

Никольский А. А.

Российский университет дружбы народов, г. Москва, Россия

e-mail: bobak@list.ru

Я хотел бы рассказать об одном малоизвестном событии в отечественной экологии. В конце 1973 г. на биологическом факультете МГУ им. М. В. Ломоносова состоялась Пятая всесоюзная экологическая конференция. Ее инициаторами были лидеры

советской экологии того времени — профессор Николай Павлович Наумов и академик Станислав Семёнович Шварц: первый занимал должность декана биологического факультета МГУ, а второй возглавлял Институт экологии растений и животных АН СССР. Конференция включала только пленарные доклады, а ее участниками, помимо Наумова и Шварца, стали такие замечательные экологи как М. С. Гиляров, Д. А. Криволицкий, Г. А. Викторов, И. Я. Поляков, Н. Н. Данилов, В. А. Попов.

К началу конференции был издан сборник докладов: «Пятая всесоюзная экологическая конференция. Современные проблемы экологии» (Изд-во МГУ. 1973. 176 с. 500 экз.). Н.П. Наумов попросил меня, в то время младшего научного сотрудника, стать на время подготовки конференции курьером. У меня сохранился экземпляр сборника с автографом цензора: «Разрешён выпуск в свет. 6.12.73».

Экология того времени еще не была политизирована, не была обременена ни пресловутой концепцией устойчивого развития ООН, ни Рамочной конвенцией по климату с множеством ее соглашений, она еще не стала частью коммунального хозяйства, не стала поллютологией — наукой о загрязненности. Эта чистота науки и ее свобода от политики придают докладам ведущих экологов особый шарм. Как-то в кабинете Н. П. Наумова я был свидетелем обсуждения организации конференции. Я не помню деталей, но хорошо запомнил ощущение задора, с которым эти немолодые люди говорили об актуальности экологии как науки. Помню, что присутствовали Н. П. Наумов, С. С. Шварц, М. С. Гиляров. Возможно, еще кто то.

Главная интрига конференции состояла в том, что Наумов и Шварц одинаково называли свои основные доклады: «Теоретические основы и принципы экологии». Говоря современным языком, получилось что-то вроде рэп-баттла. Кроме этих докладов, которыми открывалась конференция, Н. П. Наумов выступил с сообщением на тему «Популяционная экология. Проблемы и задачи», а С. С. Шварц — «Эволюционная экология». Доклады обоих мэтров дают представление о том, чем для них была экология. Внимательно вчитываясь в рассуждения того и другого, приходишь к выводу, что и для Наумова, и для Шварца экология была наукой о структуре и функционировании надорганизменных систем: популяций и биоценозов, или биогеоценозов.

Интересно заметить, что как Наумов и Шварц, так и другие участники конференции избегали использовать понятие «экосистема», удобное в контексте обсуждаемых в докладах проблем, хотя, как известно, Тэнсли (Tansley, 1935) ввел его в 1935 г. Я не склонен думать, что на этот термин, как «буржуазный», существовало табу. Это, скорее, дань традиции отечественной экологии. Н. П. Наумов полностью уклонился от использования этого термина, несмотря на то, что в контексте именно его идей системного подхода в экологии использование понятия «экосистема» наиболее оправдано. С. С. Шварц редко, но очень удачно обращается к понятию «экосистема» (например, Шварц, 1973, с. 28): «Особое внимание должно быть уделено ... устойчивости экологических систем...». Меркурий Сергеевич Гиляров в докладе «Некоторые основные положения экологии (применительно к наземным беспозвоночным)» употребил понятие экосистема как прямой синоним понятия биогеоценоз. Кстати, это очень интересная статья, с множеством

примеров, посвящённая средообразующей деятельности животных, не потерявшая актуальности и сегодня (рекомендую молодым экологам). Именно «образующей», а не «образующей». На этом настаивал сам Меркурий Сергеевич.

Возвращаюсь к Наумову и Шварцу. Хотя содержание экологии как науки у обоих совпадало полностью, но приоритеты развития экологии заметно различались. Для Станислава Семёновича ведущими были факторные аспекты экологии. Отсюда его основная концепция — учение о морфофизиологических индикаторах состояния популяций (Шварц и др., 1968). Николай Павлович в эти годы был вдохновлен идеей того, что структурой и функционированием надорганизменных систем управляют не только вещественно-энергетические, но и коммуникативные процессы. Отсюда его концепция биологического сигнального поля (Наумов, 1971).

Для Н. П. Наумова надорганизменные системы были кибернетическими системами управления (Наумов, 1973, с. 17): «Исследование сложных кибернетических систем — популяций и биоценозов — невозможно без широкого использования современного математического аппарата, в частности моделирования, которое позволило бы проверять наши представления о принципах организации и способах существования этих биологических макросистем».

С. С. Шварца интересовало прежде всего влияние разнообразных факторов на популяции животных, в том числе взаимодействие факторов (конstellация, по его выражению) (Шварц, 1973, с. 22): «В качестве общих задач, имеющих значение при изучении экологии любого вида, выделяются следующие: а) Изменение отношения животных к определенному фактору среды при изменении других факторов или их конstellации. Особое значение имеет исследование изменений потребности в количестве и качестве пищи ... б) Изучение влияния определенных условий развития на формирование морфофизиологических свойств животных разного пола и возраста». Мнение С. С. Шварца относительно особого значения пищи абсолютно совпадает с мнением основоположника трофэкологии английского эколога Элтона (Elton, 1927): «Пища является жгучим вопросом в сообществе животных ...».

Доклады Пятой всесоюзной экологической конференции целесообразно переиздать, чтобы молодые экологи почувствовали вкус большой экологии и разницу между экологией и коммунальным хозяйством.

WHAT WAS THE ECOLOGY FOR A PROFESSOR N.P. NAUMOV AND ACADEMICIAN S. S. SCHWARZ IN 1973?

Nikoł'skii A. A.

Peoples' Friendship University of Russia, Moscow, Russia

e-mail: bobak@list.ru

It is reported about Vth All-Union ecological conference in the end 1973 at the biological faculty of MSU after M.L.Lomonosov, the initiators of which were the leaders

of soviet ecology — prof. N.P. Naumov and acad. S.S. Schwarz. Their attitude to the ecology as the science on structure and functioning of super-organism systems — populations and biocoenoses — was the same, but however they considerably differed in the priorities of ecology development.

Key words: *ecology, population, biogeocoenosis, H. P. Naumov, S. S. Schwarz.*

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ БИОАКУСТИКА НАЗЕМНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ: ОПЫТ ПОЛЕВЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Никольский А. А.

Российский университет дружбы народов, г. Москва, Россия

e-mail: bobak@list.ru

Структурой и функционированием надорганизменных систем управляют не только вещественно-энергетические, но и коммуникативные процессы (Наумов, 1973). Рассматривая биокоммуникацию как раздел экологии, я хотел бы поделиться некоторыми обобщениями, полученными в результате многолетних полевых исследований вокальной активности млекопитающих. Хотя для млекопитающих ведущим является химический канал связи (Соколов, 1977), в коммуникативном процессе многих из них заметное место занимает общение посредством звуковых сигналов (Tembrock, 1963).

Акустическая коммуникация является одной из наиболее совершенных форм общения между животными. Способность в широких пределах управлять параметрами звуковых сигналов позволяет им передавать большой объем информации за ограниченный период времени и защищать сигналы от помех. Млекопитающие кодируют информацию и повышают помехозащищенность передаваемых сообщений, манипулируя частотой, амплитудой, длительностью и ритмической структурой издаваемых ими звуков (Никольский, 1984).

Структура большинства звуковых сигналов млекопитающих генетически детерминирована, что подтверждают видовая специфика и географическая изменчивость сигналов, изменчивость в зонах вторичного контакта, наличие аберраций в сигналах малочисленных изолированных популяций (Никольский, 1979, 1984, 2008, 2014; Никольский, Стариков, 1997; Никольский и др., 1979, 1983).

Чувствительные к дрейфу генов звуковые сигналы маркируют генотип, консолидируя тем самым генетически однородных особей и усиливая межвидовую изоляцию. В генетически детерминированной структуре звуковых сигналов заложен принцип: важнее, имея общий язык, понимать особей с родственным генотипом (понимать своих), чем понимать или не понимать генетически удаленных (чужих).

Многие виды млекопитающих обладают специализированными звуковыми сигналами. Функция специализированных сигналов экологически детерминирована. Отбор на специализацию подтверждают параллелизмы. Наиболее очевидный пример — наземные беличьи и пищухи. Экологические ниши в этих группах частично перекрываются — обитание в открытых пространствах, дневная активность, высокая плотность населения. Перекрывание экологических ниш сопровождается формированием общего для всех предупреждающего об опасности сигнала: вокальное поведение становится как признаком таксона, так и атрибутом жизненной формы (по Вармингу, 1901).

Но известны параллелизмы специализированных звуковых сигналов, обладателей которых трудно отнести к одной жизненной форме. Общим для них является обстановка, в которой протекает коммуникация. Специализация звукового сигнала у этих видов детерминирована одними и теми же факторами. Например, самки домашних овец и северных морских котиков общаются с детёнышами в больших скоплениях одновременно кричащих животных. В результате вокальное поведение как овец, так и котиков имеет много общего, а структура криков практически не различима (Никольский, Лисицына, 2011).

Структура экологически детерминированных сигналов, предназначенных для передачи на большие расстояния, адаптирована к акустическим свойствам среды. Отбор направлен на повышение помехозащищённости передаваемых сообщений, на преодоление факторов, затрудняющих распространение звука. Это могут быть как факторы, связанные с акустической средой биотопа, так и с маскирующими шумами, созданными самими животными (Никольский, 1992; Никольский, Лисицына, 2011; Никольский и др., 2015).

Специализация как функции, так и структуры звуковых сигналов способствует реализации популяциями экологической ниши видов (Nikol'skii, 2016).

В годовом жизненном цикле млекопитающих вокальная активность периодически меняется, следуя периодическим изменениям структуры популяций, сезонной и территориальной активности животных, изменениям гормонального статуса источника сигнала (Никольский, 1992). Например, песенная активность самцов алтайской и северной пищух связана с размерами семенников (Никольский и др., 1999). У волков в период освоения щенками территории возрастает вокальная активность всей семейной группы (Никольский, Фроммольт, 1989). У малого суслика сезонные циклы вокальной активности зависят от активности животных разного пола и возраста за пределами норы (Никольский, 1991). Привязанные к участкам территории, звуковые сигналы млекопитающих маркируют занятое её хозяином пространство (Nikol'skii et al., 1990).

Некоторые звуковые сигналы выполняют функцию нестабильных элементов биологического сигнального поля. Основу поля составляет матрица стабильных элементов — долгоживущие следы жизнедеятельности млекопитающих, такие, например, как норы и тропы. Каждое новое поколение осваивает территорию, считывая следы жизнедеятельности предыдущих поколений (Наумов, 1971). На матрицу стабильных элементов, дополняя и усиливая её информационный эффект, накла-

дываются нестабильные элементы. Такими нестабильными элементами, короткоживущими источниками информации являются в том числе звуковые сигналы (Наумов и др., 1981). Вокальная активность многих видов млекопитающих жестко привязана к стабильным элементам сигнального поля: грызуны и зайцеобразные подают предупреждающий об опасности сигнал только около укрытий (Никольский, 1992); семейная группа волков воет около логов и днёвок (Никольский, Фромольт, 1989); олени наиболее активно режут вблизи деревьев, помеченных многими поколениями самцов (Переладова, Никольский, 1978); пищухи поют около нор или сидя на хорошо заметном камне (Никольский, Сребродольская, 1989).

Дальнейшее развитие экологической биоакустики млекопитающих я связываю с созданием методов полевых исследований, которые позволят решать задачи влияния акустической коммуникации на реализацию популяциями экологической ниши видов.

ECOLOGICAL BIOACOUSTICS OF THE TERRESTRIAL MAMMALS: EXPERIENCE OF FIELD STUDIES

Nikol'skii A. A.

Peoples' Friendship University of Russia, Moscow, Russia

e-mail: bobak@list.ru

Communicative processes, that have significance for superorganism systems, were studied. Many species of mammals possess specialized sound signals. The function of specialized signals is ecologically determined, and the further development of ecological bioacoustics of mammals is related to creation of field study methods which allow to solve the questions of acoustic communication influence on realization of ecological niche by populations.

Key words: *terrestrial mammals, bioacoustics, ecological niche.*

МАЛАКОЦЕНОЗЫ РЕКИ ОЧЁР (ПЕРМСКОЕ ПРИКАМЬЕ)

Овчанкова Н. Б.

*Пермский государственный национальный исследовательский университет,
г. Пермь, Россия*

e-mail: backdrift@mail.ru

Река Очёр — типичная равнинная река, является одним из крупных правобережных притоков Воткинского водохранилища. Длина реки составляет 82 км,

площадь водосбора — 1210 км² (<http://textual.ru/gvr/>). Сведения по моллюскам в составе зообентоценозов реки содержатся в работах В. И. Кузнецовой с соавт. (1959) и О. А. Бобровой (1969, 1970, 1973).

Для выявления состояния донной фауны в целом и моллюсков, в частности, нами проведена гидробиологическая съемка р. Очёр. Отбор количественных гидробиологических проб проводился в полевые сезоны 2016 и 2017 гг. по унифицированному методу Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1975) при помощи гидробиологического скребка шириной 15 см. Для установления более полного видового состава были проведены качественные сборы моллюсков, а также пустых раковин с мелководий и береговых наносов. Пробы собирали на четырех станциях, расположенных в верхнем (№ 1 — близ д. Киприно), среднем (№ 2 — в черте г. Очёр, № 3 — близ д. Грязново) и нижнем (№ 4 — близ с. Острожка) течении реки. При выборе станций учитывали тип грунта, наличие заиления, детрита и высшей водной растительности. Всего собрана 31 проба. Идентификация моллюсков проводилась по определителям и отдельным статьям (Корнюшин, 1996; Korniuushin, 2001; Глцер, 2002; Глцер, Meier-Brook, 2003; Хохуткин, Винарский, 2013; Vinarski et al., 2013; Богатов, Кияшко, 2016; Кияшко с соавт., 2016; Klishko et al., 2017; Abdrakhmanov et al., 2018). Номенклатура видов дана по каталогу (Винарский, Кантор, 2016) с изменениями (Korniuushin, 2001; Klishko et al., 2017; Abdrakhmanov et al., 2018). Материал хранится на кафедре зоологии беспозвоночных и водной экологии ПГНИУ (г. Пермь).

По оригинальным данным малакофауна р. Очёр насчитывает 44 вида. Первые для бассейна верхней и средней Камы указываются *Stagnicola (Stagnicola) callomphala*, *Euglesa (Cingulipisidium) crassa*, *Euglesa (Pseudeupera) turgida* и *Euglesa (Tetragonocyclus) baudoniana*.

В биотопах р. Очёр формируются малакоценозы, различающиеся по видовому разнообразию и с неодинаковыми показателями численности и биомассы. Так, на гравийно-галечниковом грунте в верхнем течении отмечены лишь *Euglesa* sp. и *Radix* sp. Виды *Anodonta (Anodonta) cygnea*, *A. (Colletopterum) anatina*, *Unio (Unio) pictorum*, *Euglesa (Euglesa) casertana*, *E. (E.) likharevi*, *E. (Pseudeupera) subtruncata*, *E. (Pulchelleuglesa) pulchella*, *Bithynia (Bithynia) tentaculata*, *B. (Opistorchophorus) troschellii*, *Gyraulus (Gyraulus) albus*, *Lymnaea (Lymnaea) stagnalis*, *Radix (Peregriana) ampla*, *R. (P.) balthica*, *R. (P.) intermedia*, *R. (Radix) auricularia*, *Stagnicola (Stagnicola) callomphala* и *Valvata (Cincinna) antiqua* зарегистрированы только на сильно заиленном песчано-галечниковом грунте среди зарослей элодеи. Виды *Pisidium (Neopisidium) moitessierianum*, *P. (Pisidium) amnicum* и *Sphaerium (Sphaerium) corneum* были встречены только в нижнем течении на гравийно-песчаном биотопе. Общими для биотопов среднего и нижнего течения оказались виды *Ancylus fluviatilis*, *Dreissena (Dreissena) polymorpha* и *Euglesa (Henslowiana) supina*. Для сильно заиленного песчано-галечникового биотопа среднего течения и гравийно-песчаного биотопа в нижнем течении характерными компонентами отмечены *Euglesa (Cingulipisidium) nitida*, *E. (Henslowiana) henslowana*, *Gyraulus (Gyraulus) acronicus* и *Sphaerium (Sphaerium) scaldianum*. Наибольшим таксономическим разнообразием характеризуется малакоценоз сильно заиленного песчано-галечникового биото-

па с зарослями элодеи среднего течения (25 видов), наименьшим — малакоценоз гравийно-галечникового биотопа верхнего течения (2 вида).

Доминантный комплекс верхнего течения реки складывается из моллюсков *Euglesa* sp. и *Radix* sp. Среди моллюсков сильно заиленного песчано-галечникового биотопа с зарослями элодеи доминируют *B. tentaculata*, *D. polymorpha*, *E. henslowana* и *S. scaldianum*, в малакоценозе слабо заиленного песчано-галечникового биотопа с растительным детритом — *D. polymorpha* и *E. supina*. В нижнем течении преобладающими видами оказались *A. fluviatilis*, *E. supina* и *S. scaldianum*.

Наибольшая численность отмечена в сообществе моллюсков слабо заиленного песчано-галечникового биотопа с растительным детритом (65 экз/м²). Высокие показатели биомассы характерны для малакоценоза сильно заиленного песчано-галечникового биотопа с зарослями элодеи (0.56 г/м²). Наименьшие показатели как численности, так и биомассы отмечены для малакоценоза гравийно-галечникового биотопа верхнего течения реки (7 экз/м² и 0.02 г/м² соответственно). В состав малакоценозов не включены виды, определенные лишь по пустым раковинам: *Pseudanodonta complanata*, *Unio* (*Crassiana*) *crassus*, *Dreissena* (*Pontodreissena*) *bugensis*, *Euglesa* (*Cingulipisidium*) *crassa*, *E. (Pseudeuopera)* *turgida*, *E. (Tetragonocyclas)* *baudoniana*, *Sphaerium* (*Sphaerium*) *nucleus*, *S. (S.) ovale*, *S. (Rivicoliana)* *rivicola*, *Armiger crista*, *Galba* (*Galba*) *truncatula*, *Planorbarius corneus*, *Planorbis* (*Planorbis*) *umbilicatus*, *Radix* (*Radix*) *auricularia*, *Stagnicola* (*Stagnicola*) *palustris*, *Valvata* (*Cincinnati*) *ambigua*, *V. (C.) piscinalis*, *V. (Valvata)* *cristata*. Поскольку регулярному изучению были подвержены лишь основные биотопы, видовой список малакофауны р. Очёр в дальнейшем будет дополнен.

Выражаю искреннюю признательность П. В. Кияшко (Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург) и М. В. Винарскому (СПбГУ, г. Санкт-Петербург) за помощь в определении материала. Благодарю С. В. Власова (Камско-Уральский филиал ФГБУ «Главрыбвод», г. Пермь) за неоценимую помощь при организации и проведении полевых работ на территории Прикамья.

MALACOCENOSES OF THE OCHYOR RIVER (PERM REGION)

Ovchankova N. B.

Perm state university, Perm, Russia

e-mail: backdrift@mail.ru

Mollusca fauna in four areas in upstream, middle stream, and downstream of the river Ochyor were investigated. It is found out 44 species in the malacofauna compound, including 4 new species for the basin of upstream and middle stream Kama. Maximum diversity characterized the malacocenose of heavily silted, sandy-pebble biotope in the middle stream (25 species), and minimum — malacocenose of gravel-peddle biotope in the upstream (2 species) of Ochyor river.

Key words: mollusks, malacocenose, Ochyor river, species richness.

ДИНАМИКА ДРЕВЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ГОРНОСТЕПНЫХ СКЛОНАХ ГОРЫ КРАКА (РЕСПУБЛИКА БАШКОРТОСТАН) И ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЕЕ ФАКТОРЫ

Петрова А. А.¹, Риянова И. И.²

¹Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия

²Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: petstasya@yandex.ru

Представлены результаты изучения закономерностей динамики древесной растительности на горно-степных склонах горного массива Крака (Республика Башкортостан). Объектами исследования были выбраны горы, входящие в состав массива гор Крака, где были заложены серии пробных площадей на различных высотных уровнях в переходной зоне лес–степь, на которых были описаны морфометрические показатели древесной растительности.

При анализе собранного материала выявлено, что в 1915–1960 гг. в нижних частях остепненных склонов в массиве гор Крака происходило интенсивное лесовозобновление, которое привело в последующем к увеличению густоты и смещению границ сомкнутых лесов вверх по склонам и логам к настоящему времени. Площадь остепненных участков в исследуемом районе уменьшилась. Активное возобновление сосны и лиственницы также отмечено в последние 35–40 лет. Предположительно отмеченные процессы вызваны воздействием общих для всей изученной территории факторами, а именно климатическими (увеличением количества твердых осадков).

DYNAMICS OF WOOD VEGETATION ON MINER-STEPPE SLOPE OF THE KRAK MOUNTAIN (REPUBLIC OF BASHKORTOSTAN) AND THE FACTORS THIS IS DETERMINING

Petrova A. A.¹, Riyanova I. I.²

¹Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia

²Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia

e-mail: petstasya@yandex.ru

We studied steppe slopes that are part of the Krak mountain range (Republic of Bashkortostan). It was revealed that the processes of change and renewal of woody vegetation are caused by the influence of factors common to the entire studied territory, namely climatic.

Key words: *miner-steppe slopes, dynamics, renewal, woody vegetation, Krak mountain range, climatic factors.*

РЫБЫ — ЛЕДНИКОВЫЕ РЕЛИКТЫ В ВОДОЕМАХ ЗАПАДНЫХ СКЛОНОВ УРАЛА

Пономарев В. И.

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар, Россия

e-mail: ponomarev@ib.komisc.ru

Бассейн р. Печоры расположен на северо-востоке Восточно-Европейской (Русской) равнины и частично на горном Урале (Северном, Приполярном и Полярном). Его водосбор делится на три основные орографические провинции: Печорскую низменность, Тиманский кряж и Уральские горы, максимальная высота которых достигает 1600–1895 м (Rivers..., 2009). Печорский бассейн традиционно имеет важнейшее рыбохозяйственное значение. В составе его ихтиофауны указывают от 31 до 38 видов (Соловкина, 1975; Новоселов, 2000; Пономарев, Сидоров, 2002; Ponomarev, 2004; Захаров и др., 2008; Сидоров, Решетников, 2014), а всего в литературе упоминается 40 видов рыб из 15 семейств.

Специфической чертой ихтиофауны бассейна р. Печоры является наличие здесь предполагаемых ледниковых реликтов — сибирского хариуса, арктического гольца и пеляди в водоемах бассейна левых притоков р. Усы, а также нуждающейся в уточнении таксономического статуса европейской ряпушки озер бассейна р. Лемва (Кучина, 1959, 1962; Соловкина, 1960; Зверева и др., 1962). К данной категории также относили пелядь и сига горных озер сопредельного бассейна р. Щугор (Пономарев, Сидоров, 2002). Существует мнение, что все сиговые бассейна р. Уса являются реликтовыми (Соловкина, 1960).

Цель данной работы — обобщить полученную в ходе многолетних полевых исследований информацию о распространении рыб — предполагаемых ледниковых реликтов — в водоемах западных склонов Северного, Приполярного и Полярного Урала. В 1994–2018 гг. был изучен состав ихтиофауны разнотипных горных и предгорных озер водосборов р. Кара и уральских притоков Печоры I–IV порядка: р. Унья, р. Илыч с притоком Кожимью, рек Подчерем и Светлый Вуктыл, р. Щугор с притоками Большой и Малый Паток, Вангырью, Сивъяха и Торговая, р. Уса и ее притоков Косью, Вангыр, Кожим, Лимбекою, Балбанью, Большая Сыня, Войвож-Сыня, Озерная, р. Лемва с притоками Хайма, Пага, Юн-Яга, Средняя Лохорта, рек Нияю, Большая и Малая Уса.

Арктический голец. Установлено, что ареал вида на западных склонах Урала включает бассейны большинства горных водотоков — от Кары на Полярном Урале до Войвож-Сыни на Приполярном, за исключением р. Лемвы. В настоящее время выявлено по меньшей мере 21 озеро бассейнов рек Кара, Малая Уса, Кожим, Балбанью, Лимбекою, Хамболью, Косью, Вангыр, Большой Вангыр, Войвож-Сыня и Озерная, населенных жилой формой этого вида. Проходная форма

отмечена в р. Кара. Арктический голец также встречается в руслах большинства из перечисленных водотоков. Образует устойчивые группировки в целом ряде озер: Усваты с соседними безымянными озерами, Чаньты (бассейн р. Малая Уса), Большое и Малое Балбанты, Верхние Балбанты, Падежаты, Форельное, безымянное озеро в истоках р. Хамболтью (бассейн р. Кожим), Межгорные озера (бассейн р. Косью), безымянное озеро в бассейне среднего течения р. Вангыр, оз. Сынаты и два безымянных озера в истоках р. Озерная (бассейн р. Войвож-Сыня).

Сибирский хариус. В отличие от арктического гольца ареал сибирского хариуса характеризуется значительно большей протяженностью и разорванностью. Обнаружен не только в речных системах Кары и Кожима, как это констатировалось ранее (Соловкина, 1975; Зиновьев, 1988; Зиновьев, Богданов, 2012), но и в других водоемах бассейнов печорских притоков разного порядка — Лемва, Юн-Яга, Хайма, Лимбекою (бассейн р. Уса) и Паток (бассейн р. Щугор). Всего выявлено девять горных озер, населенных сибирским вселенцем, в том числе Хойлаты, Падежаты и Форельное (бассейн р. Лимбекою), Номты и Патокты (бассейн р. Большой Паток), Торговое и Длинное (бассейн р. Торговая). В некоторых водоемах сибирский вид образует гибриды с европейским хариусом.

Пелядь. До наших публикаций (Пономарев, 2017) было известно о наличии пеляди в двух предгорных озерах бассейна р. Большой Паток (Голдина, 1973). За последние годы получена информация еще о восьми горных озерах западных склонов Приполярного и Полярного Урала, населенных этим видом. Среди них три безымянных озера бассейна р. Вангыр, оз. Естото и безымянное озеро из бассейна р. Большая Уса, соединенное с р. Малая Уса, оз. Плаунты, а также озера Коматы и Гнетьты на водосборе р. Кара. Имеется устная информация об обитании пеляди в одном из озер бассейна р. Пага, притока Лемвы (Пономарев, 2008).

Сиг. Этот полупроходной вид населяет большинство предгорных рек бассейна р. Печоры и некоторые горные озера, в том числе 13 озер в бассейне р. Малый Паток, озера Пономаревское (бассейн р. Вангыр), Большое Кузьты и Естото (бассейн р. Большая Уса), а также Коматы (бассейн р. Кара). Кроме того, ранее нами было установлено (Пономарев, 2009), что в промерзающем в зимнее время оз. Проточное (бассейн р. Малая Уса) сиг составлял почти 80% уловов в период открытой воды. К 2008 г. этот вид здесь полностью исчез, что можно связать с сооружением плотины Воркутинского водовода, закрывшей доступ сига в верховья Малой Усы.

Полученные материалы существенно расширяют наши представления о биологическом разнообразии водных экосистем высоких широт, в частности наименее изученных в этом отношении водоемов западных склонов Приполярного и Полярного Урала. Данные об ареалах рыб — ледниковых реликтов — и их обитании в условиях длительной изоляции вдали от основных ареалов свидетельствуют об их имеющей выраженное адаптивное значение связи с геологической и в первую очередь с ледниковой историей Урала, и происхождением, обусловленным взаимным влиянием сибирской и европейской фаун в зоне их контакта на границе водосборов рек Кара, Печора и Обь.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН (№ АААА-А17-117112850235-2).

GLACIAL RELIC FISH IN WATERBODIES OF THE WESTERN SLOPES OF THE URALS

Ponomarev V. I.

Institute of Biology of Komi Scientific Centre UB RAS, Syktyvkar, Russia

e-mail: ponomarev@ib.komisc.ru

Data on the distribution of glacial relic fish in waterbodies of the western slopes of the Pre-Polar and Polar Urals indicate the mutual influence of Siberian and European faunas in the zone of their contact at the boundaries of the watershed areas of the Rivers Kara, Pechora, and Ob throughout the geological history of the Urals. The adaptation of the fish to living in cold waterbodies contributed to the preservation of their populations in the conditions of long isolation from their main ranges and played an important role in the formation of the biodiversity of high-latitude aquatic ecosystems.

Key words: *Salvelinus alpinus*, *Thymallus arcticus*, *Coregonus peled*, *C. lavaretus*, biodiversity of aquatic ecosystems, Pre-Polar and Polar Urals.

ВСХОЖЕСТЬ МЕСТНЫХ РАСТЕНИЙ НЕ ПОДАВЛЯЕТСЯ В ПОЧВАХ ИЗ ЗАРОСЛЕЙ ИНВАЗИВНОГО ACER NEGUNDO

Рафикова О. С.

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

e-mail: rafikova_os@mail.ru

Один из предполагаемых механизмов проникновения инвазивных растений в аборигенные сообщества — аллелопатическое влияние на местные растения. Такие воздействия — часть механизмов обратной связи растение-почва (plant-soil feedback). Влияния чужеродных видов на всхожесть семян в основном изучалось в лабораторных условиях с использованием тканевых экссудатов. Однако с методологической точки зрения остается в значительной степени непроверенным, трансформируется ли обнаруженная таким образом фитотоксичность в аллелопатические эффекты в более сложных экологических условиях (Jandova et al., 2015). Таким образом, актуальна экспериментальная проверка гипотезы об изменчивости всхожести семян в почвах из зарослей инвазивных видов.

Цель работы — в вегетационном эксперименте оценить всхожесть семян в почвах из зарослей инвазивного *Acer negundo*.

При разработке дизайна эксперимента принимали во внимание следующее. Анализ опубликованных данных показывает, что большинство экспериментов сфокусированы на оценке аллелопатии для гетероспецифических обратных связей (влияние одного вида на условия прорастания другого вида), лишь в некоторых исследованиях рассматриваются эффекты конспецифических связей (влияние вида на прорастание особей того же вида). При исследовании влияния аллелопатических эффектов на прорастание семян чаще всего для изучения откликов выбираются травянистые растения, реже в качестве тест-объектов используют древесные виды. В вегетационном эксперименте тестовые растения (*Festuca rubra*, *Trifolium repens*, *Acer negundo*, *Pinus sylvestris*) выращивали на почве: (1) из густых зарослей инвазивного *A. negundo*; (2) отобранной вне зарослей *A. negundo*. Было три участка в окрестностях г. Екатеринбург, где почва отобрана в обоих вариантах. В качестве отрицательного контроля (сообщества без зарослей *A. negundo*) использовали — загородный луг, загородный лес и лесопарк. Общая схема — 9 вариантов: три участка по два варианта плюс три участка отрицательного контроля по одному варианту. На каждом участке в каждом варианте почву отбирали в двух повторностях. В почве каждой повторности выращивали каждый из четырех тестовых видов. Всего было 72 сосуда. В нестерилизованную почву высевали по 50 семян *A. negundo* и по 100 семян других видов в сосуд. Всхожесть фиксировали с 3 по 21 сутки. Статистический анализ выполнен с использованием ANOVA, учетной единицей был вегетационный сосуд.

Выращивание на почве из зарослей *A. negundo* не привело к подавлению прорастания семян местных видов. Также не установлено аутоингибирования, т.е. проявление конспецифических связей. Эти результаты согласуются с данными предыдущего эксперимента 2016 г. по проращиванию местных видов трав на почве из зарослей *A. negundo*.

Следовательно, аллелопатия посредством ингибирования ранних этапов развития растений не является основной движущей силой успеха инвазии *A. negundo*.

GERMINATION OF NATIVE PLANTS IS NOT SUPPRESSED IN THE SOILS FROM INVASIVE ACER NEGUNDO THICKETS

Rafikova O. S.

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

e-mail: rafikova_os@mail.ru

In a vegetation experiment, the cultivation of local species (*Festuca rubra*, *Trifolium repens*, *Pinus sylvestris*) on the soil from thickets of the invasive species *Acer negundo* did not lead to the suppression of germination of their seeds. Analysis revealed no cases of autoinhibition.

Key words: *invasive species, Acer negundo, soil, suppression of germination.*

К ВОПРОСУ О СТАТИСТИЧЕСКОЙ ЗНАЧИМОСТИ КОЭФФИЦИЕНТОВ СХОДСТВА

Родионов И. В.^{1,2}, Созонтов А. Н.^{2,3}

¹Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия

²Институт проблем управления им. В. А. Трапезникова РАН, г. Москва, Россия

³Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: A.N.Sozontov@gmail.com

Коэффициенты сходства (далее КС), изначально предложенные биологами, нашли широкое применение в химии, социологии, лингвистике, юриспруденции и т.д., а также в методах работы с многомерными данными, в частности легли в основу некоторых форм кластерного анализа. В настоящее время насчитывается от нескольких десятков до нескольких сотен КС (см., например, Cha, 2007), однако ни для одного из них не существует ни построенного в явной форме доверительного интервала (далее ДИ), ни других подходов, позволяющих судить о статистической значимости полученного значения КС. В XX в. по этой тематике было опубликовано несколько работ, но, обозревая и критикуя их, отечественные специалисты утверждали, что для коэффициентов сходства, по крайней мере качественных, аналитическая проверка на достоверность представляется невозможной и к тому же ненужной (Песенко, 1982; Шмидт, 1984). Имеются попытки получить ДИ бутстрепными методами, наиболее успешными в этом направлении являются работы А. Chaо и соавторов (Chaoetal., 2000, 2005 и др.). Тем не менее, подобные оценки корректно применять только к большим выборкам, а сами бутстрепные методы только начинают получать строгое теоретическое обоснование (Spokoiny et al., 2018). Поэтому поиск аналитических ДИ для КС по-прежнему остается актуальным.

Мы считаем, что соответствие выборочных КС и реального сходства между генеральными совокупностями должно доказываться строго, а не приниматься автоматически. Несмотря на объективную сложность вывода точных ДИ, нами уже разработан алгоритм построения асимптотического ДИ для количественных коэффициентов сходства. Имеются основания полагать, что аналогичный алгоритм удастся применить также и для качественных КС. Основная цель нашей работы заключается в поиске способов оценки статистической значимости для наиболее часто применяемых коэффициентов сходства. Исходя из этой цели поставлены следующие задачи:

1. Построить асимптотический доверительный интервал для нескольких общепринятых КС (как количественных, так и качественных).

2. На основе построенных ДИ оценить КС на чувствительность и соответствие другим предъявляемым им критериям, а также предложить оптимальные КС для различных случаев.

3. Сравнить свойства асимптотических и бутстрепных ДИ для различных коэффициентов сходства.

4. Предложить формальные статистические критерии для проверки гипотез о принадлежности двух выборок одной генеральной совокупности и статистической значимости различия между двумя КС.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 19-0-00090).

ON THE ISSUE OF THE STATISTICAL SIGNIFICANCE OF THE SIMILARITY COEFFICIENTS

Rodionov I. V.¹, Sozontov A. N.^{2,3}

¹*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

²*Trapeznikov Institute of Control Sciences RAS, Moscow, Russia*

³*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

e-mail: A.N.Sozontov@gmail.com

We discuss ways to estimate the statistical significance for generally accepted similarity coefficients. The correspondence of sample similarity coefficients and the real similarity between general totalities should be proved strictly and not just be accepted automatically.

Key words: *similarity coefficients, statistical significance.*

ДИНАМИКА ПАРЦЕЛЛЯРНОЙ СТРУКТУРЫ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ В ПРОЦЕССЕ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ПОПУЛЯЦИИ ЕЛИ В ПРОИЗВОДНЫХ БЕРЕЗНЯКАХ И НА ВЫРУБКАХ

Рыбакова Н. А.

Институт лесоведения РАН, г. Москва, Россия

e-mail: 1986620@gmail.com

Стационарные исследования пространственной структуры лесных фитоценозов проведены в южной тайге на Северной ЛОС Института лесоведения РАН (Ярославская обл., Рыбинский район). В результате 20-летних наблюдений установлены закономерности динамики парцеллярной структуры производных березняков кислично-черничной группы типов леса в возрасте от 40 до 115 лет в связи с естественным восстановлением ели под их пологом, а также на вырубках

этих березняков, направленных на сохранение подроста или второго яруса ели предварительной генерации.

В качестве таксономической единицы структуры фитоценозов принята биогеоценотическая парцелла (по Н. В. Дылису), представляющая собой территориально обособленный участок, относительно однородный по структурным особенностям всех ярусов лесного фитоценоза. При выделении парцелл были приняты определенные диагностические признаки для древесного, кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов фитоценоза.

Динамика парцеллярной структуры древостоев рассматривается в связи с их возрастной трансформацией, сопровождающейся изменением морфоструктуры популяций. Анализ парцеллярного строения лесного фитоценоза проведен по стадиям возрастного развития березового яруса-эдификатора, а в их пределах — по 10-летним группам возраста березы. В стадии возмужания березняков в возрасте 41–50 лет наблюдается высокая дробность структуры лесного фитоценоза — до 120 участков парцелл на 1 га, доминируют парцеллы с несомкнутым (39%) и сомкнутым (22%) подростом ели. Парцеллы со вторым ярусом ели занимают 9% площади. При переходе к стадии зрелости березняка в возрасте 51–70 лет число участков парцелл постепенно уменьшается (80 шт.га⁻¹), снижаясь до 11 шт.га⁻¹ в березняках возрастом 71–90 лет, где доминируют березовые парцеллы со вторым ярусом ели (100% площади). Разрушение монопарцеллярности строения фитоценоза наступает в стадии старения березняков в возрасте 91–115 лет, что связано с изреживанием ели и появлением парцелл с несомкнутым вторым ярусом, а также появлением молодого подроста ели на участках группового вывала берез. Число участков парцелл постепенно возрастает с 11 до 21 шт.га⁻¹. Ель, вышедшая в первый ярус древостоя, не образует отдельных парцеллярных участков ввиду одиночного расположения таких деревьев в насаждении. То же и с возобновлением ели, так как пополнение еловой популяции идет очень слабо, преобладающая часть всходов гибнет в первые 5 лет.

На вырубке 55-летних березняков с сохранением подроста ели наблюдалось значительное увеличение парцеллярного разнообразия: на 2-летних вырубках березняка выделено 29 парцелл, количество отдельных парцеллярных участков достигает 111 шт.га⁻¹, что почти втрое больше, чем в насаждении до рубки. Их размещение и площадь обусловлены парцеллярной структурой фитоценоза до рубки, технологией лесосечных работ, размещением технологических элементов, давностью рубки. В течение 20 лет после рубки березняка количество парцеллярных участков постепенно сокращается до 53 шт.га⁻¹.

Между трелевочными волоками (на пасечных участках) соблюдение правил узколесосечной технологии разработки позволяет сохранить парцеллы с древесным ярусом на 88% их площади. Интенсивный рост ели после удаления березового полога приводит к быстрому изменению парцеллярной структуры, связанному со сменой стадий онтоценогенеза ели. На пасеках после удаления березового полога преобладали парцеллы с елью предварительной генерации в стадии

молодняка (38% площади) и жердняка (21%). Уже через 5 лет интенсивный рост ели приводит к переходу парцелл с несомкнутым еловым подростом в стадию молодняка и доминированию парцелл с елью в стадии жердняка (45%). Через 10 лет их площадь на пасаках увеличивается до 60%.

На участках пасаек, примыкающих к волокам, где при трелевке стволов сильно повреждаются напочвенный покров и подрост ели, наблюдается значительная дробность структуры фитоценоза, связанная с разнообразием возобновительного процесса и напочвенного покрова, динамика парцелл наиболее интенсивна. Здесь формируются парцеллы с возобновлением осины (10% площади пасаек), с подростом ели и возобновлением осины (12%). Однако в течение 20 лет значительный отпад осины вследствие сильного повреждения лосем приводит к формированию на таких участках парцелл с жердняком ели. Таким образом, через 20 лет после вырубki березы на пасаках формируется еловое насаждение, в котором преобладают парцеллы с елью в стадии возмужания (55%) и жердняка (32%). В напочвенном покрове пасаек площадь чернично-долгомошных и сфагново-долгомошных групп парцелл постепенно увеличивается с 9 до 35%, что свидетельствует о возрастании увлажнения поверхностных слоев почвы после удаления первого яруса древостоя.

На трелевочных волоках доминируют парцеллы с типичными для вырубok видами напочвенного покрова (вейник, щучка). Лишь на 17% площади сохранился покров, характерный для кислично-черничного типа леса. На участках трелевочных волоков, где участие осины в составе первого яруса превышало 30%, сразу после рубки появляется ее порослевое возобновление — до 110 тыс.экз.га⁻¹, которое в течение 20 лет формирует осинник в стадии жердняка (33% площади волоков). Возобновление березы задерживается на 10 лет из-за быстрого зарастания волоков светолюбивыми злаками, в результате лишь через 20 лет формируются парцеллы с молодняком березы, занимающие 20% площади волоков. Последующее возобновление ели на волоках в течение 20 лет не образует отдельных парцелл в результате сохранности лишь 7% всходов ели и их некомпактного размещения.

Иная динамика парцеллярной структуры наблюдается при вырубке березняков с сохранением второго яруса ели. Преобладающая часть сохраненного второго яруса погибла в результате ветровала, повреждений, вызванных падением оставленных деревьев мелколиственных пород и последующего возникновения стволовых гнилей, что тормозит процесс формирования ельника. Через 20 лет после вырубki 75-летней березы доминируют парцеллы, сформировавшиеся из сохраненного подростa ели, перешедшие в стадию жердняка (62% площади пасаек). В течение последующих 10 лет часть парцелл трансформируются в парцеллы в стадии возмужания ели (42%), в которых доминирует первый ярус ели. Через 40 лет такие парцеллы занимают уже 85% площади пасаек. Последующее возобновление ели так же как и на вырубках с сохранением подростa, не формирует отдельных парцелл.

DYNAMICS OF SPACE STRUCTURE OF FOREST PLANT COMMUNITIES IN THE RECOVERY PROCESS OF THE POPULATION OF SPRUCE IN DERIVATIVE BIRCH FORESTS AND ON CUTTING

Rybakova N. A.

Institute of Forests Science of RAS, Moscow, Russia

e-mail: 1986620@gmail.com

According to 20-year observations in the southern taiga (Yaroslavl region), regularities were established in the parcel structure dynamics of birch bilberry-blueberry group of forest types aged 40 to 115 years due to natural regeneration of spruce under their canopy, as well as on cuttings of such birch forests, aimed at preserving undergrowth or second tier of sprucely pregeneration. The analysis of the forest phytocenosis parcel structure was carried out according to the stages of tier-edificator age development

Key words: *parcel structure, phytocenosis, spruce coenopopulation, birch forests.*

РОЛЬ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИХ И КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ ВЫСОКИХ ШИРОТ В ФОРМИРОВАНИИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ВОРОБЬЕОБРАЗНЫХ ПТИЦ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

Рыжановский В. Н.

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

e-mail: ryzhanovskiy@yandex.ru

В настоящее время биосфера, вероятно, приближается к критическому для животного и растительного мира периоду — быстрому повышению среднеземной температуры. Следствием «глобального потепления» для высоких широт будет продвижение тайги в лесотундру, лесотундры — в тундровую зону, смещение к северу тундровых подзон, исчезновение или сокращение площади арктических пустынь, как это происходило в период термического максимума, 9–5 тыс. лет назад (Васильчук и др., 1983). Параллельно будет наблюдаться продвижение к вершинам Уральского хребта высотных поясов горной тайги, горных редколесий и горных тундр, сокращение площади горных пустынь на Урале. Изменения ландшафтов должны сопровождаться изменениями для населяющих их животных.

Поскольку лесотундрово-тундровая полоса является миром птиц (177 из 215 видов наземных позвоночных Полярного Урала и п-ова Ямал на 2010 г.), изменения в наибольшей мере отразятся на этой группе — возможным про-

движением к северу широко распространенных видов, видов, осваивающих Субарктику, отступление к северу видов-субарктов и арктических видов. При этом прямой связи изменения среды обитания с изменением распространения и смещением границ ареалов может и не быть, т.к. границы контролируются множеством факторов (Юдкин, 2009). Важнейшими из факторов являются климат и световой режим, изучением влияния которых на распространение воробьеобразных автор занимается длительный период (Рыжановский, 2002, 2006, 2008, 2011, 2012, 2015).

К настоящему времени автором обобщены материалы наблюдений и экспериментов по ряду видов воробьиных птиц Полярного Урала, Нижнего Приобья и п-ова Ямал в отдельные очерки по единой программе прогнозирования изменений границ ареалов в пределах региона и сделан ряд выводов, частично излагаемых ниже.

Южные пределы распространения пуночек *Plectrophenax nivalis* определяются световым режимом региона — вне зоны полярного дня птицы не придут в состояние половой активности. Дополнительные требования пуночек — биотоп с укрытиями и среднеиюльские температуры ниже 10 °С. Северных пределов ареала у пуночек в условиях современного климата Арктики фактически нет. В условиях дальнейшего потепления пуночки могут выпасть из списка гнездящихся видов Приполярного и Полярного Урала.

Пределы проникновения на север рюмов *Eremophila alpespris flava* определяются совокупностью биотопических, кормовых и температурных минимумов, позволяющих освоить Субарктику и проникнуть в Арктику. Расширению их ареала за счет арктических островов препятствует весь комплекс условий Арктики — отсутствие пригодных для гнездования биотопов, необходимого количества и массы крупных беспозвоночных, короткий период положительных температур. В условиях дальнейшего потепления рюмы освоят все арктические острова. Южные пределы распространения подвидов, вероятно, определяются длительностью экспозиции 24-часовым днем для своевременного начала половой активности — 3–5 сут.

Южные пределы распространения краснозобого конька *Anthus cervinus* ограничены зоной полярного дня, определяющим созревание гонад: горными тундрами Приполярного Урала и тундроподобными болотами Западно-Сибирской равнины. Севернее пределы, видимо, ограничены готовностью биотопов к началу прилета (наличие беспозвоночных, оттаявшая тундра). Фотопериодических ограничений не выявлено. По мере продвижения тепла к северу и при замене арктических пустынь тундрами, вид расширит ареал.

Луговой конек *A. pratensis* не имеет экологических адаптаций к условиям Субарктики, но весьма интенсивно осваивает ее южную половину, двигаясь по лесотундре и кустарниковой тундре на восток, чему способствует потепление климата на всем пространстве Западной Сибири. Продвижению в арктические тундры препятствует фотопериодический контроль начала постювенальной линьки и

низкие ее темпы, разделение выкармливания птенцов и послебрачной линьки, низкие темпы формирования осеннего миграционного состояния. Для успешного освоения северных тундр (мохово-лишайниковых и арктических) луговые коньки должны сменить фотопериодический контроль постювенальной линьки на эндогенный, совместить формирование миграционного состояния с последними этапами постювенальной линьки, совместить докармливание слетков с послебрачной линькой, сократить полноту послебрачной линьки у особей, задержавших ее начало, как это сделала белая трясогузка.

Белая трясогузка (*Motacilla alba*) Нижнего Приобья и п-ова Ямал представлена двумя популяциями — таежной и тундровой с границей по широте Полярного круга (Рыжановский, 2006). Реально действующий изолирующий барьер — продолжительность периода положительных температур. В Западной Сибири на широте Полярного круга безморозный период продолжается 94 дня, на 72-й параллели (Северный Ямал) — 51 день (Орлова, 1962). При гнездовании пары трясогузок бореальной популяции на Среднем Ямале линька у потомства должна начаться через 33–40 дней после вылупления (в первой декаде августа) и закончиться в конце сентября — начале октября, фактически зимой. Поскольку миграционное состояние у молодых формируется на последних этапах линьки, птицы отлететь не успеют и погибнут. Продвижению тундровых птиц в таежную зону может препятствовать световой режим в период прилета. Для приведения гонад в состояние половой активности тундровым трясогузкам необходим более длительный период пребывания в условиях круглосуточного освещения, чем северотаежным птицам. Но в конце мая — июне на широте Полярного круга и севернее ночи нет, т.е. условия, способствующие созреванию гонад у тундровых трясогузок, имеются, поэтому они гнездятся до пределов материка.

Своеобразное ограничение распространения у антропогенных видов. Северные пределы массового гнездования серой вороны (*Corvus cornix*) в Нижнем Приобье и на Южном Ямале ограничены лесотундрой и южной частью высокорослых кустарников субарктических тундр. Поскольку вид холодоустойчив, всеяден и единично уже гнездится на технических сооружениях Среднего Ямала, возможно его дальнейшее продвижение к северу параллельно освоению полуострова. Домовые воробьи (*Passer domesticus*) расширяют ареал к северу за счет новых вахтовых поселков и способности круглогодично жить внутри крупных технических сооружений (ангары, гаражи). Полевые воробьи (*Passer montanus*) в прошлом веке неоднократно предпринимали попытки освоить северные поселки, но не успешно, т.к. вымерзали в холодные зимы.

Предполагаемое потепление не приведет к автоматическому повышению видового разнообразия за счет продвижения к северу всей биоты, т.к., помимо влияния климатических условий на границы ареалов, существуют фотопериодические интервалы, в которых виды и популяции осуществляют свою жизнедеятельность. Следует учитывать, что сама биота, как система видов и популяций, будет меняться не синхронно.

THE ROLE OF PHOTOPERIODIC AND CLIMATIC CONDITIONS
OF HIGH LATITUDES IN THE FORMATION OF PASSERIFORMES
BIODIVERSITY IN NORTHERN EURASIA

Ryzhanovskiy V. N.

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

e-mail: ryzhanovskiy@yandex.ru

The expected warming will not lead to an automatic increase of species diversity caused by the northward transition of the whole biota because besides the influence of climatic conditions on the species range boundaries there are photoperiodic intervals in which species and populations make their living.

Key words: *Northern Eurasia, global warming, species range, Snow Bunting, Horned Lark, Red-throated Pipit, Meadow Pipit.*

МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ И ИХ РОЛЬ В ПРОКОРМЛЕНИИ
ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ СРЕДНЕГО ПРИОБЬЯ

Сарапульцева Е. С., Стариков В. П., Берников К. А.

Сургутский государственный университет, г. Сургут, Россия

e-mail: kate-biofak@mail.ru

Иксодовые клещи являются высокоспециализированными гематофагами, участвующими в переносе и хранении многих опасных инфекций (Балашов, 1982). Клещи принадлежат к экологической группе временных паразитов с длительным питанием. Известно, что личинки и нимфы иксодид обычно питаются на мелких млекопитающих и птицах, а имаго — на крупных позвоночных.

Ханты-Мансийский автономный округ–Югра расположен в лесной зоне Западной Сибири (включает подзоны северной и средней тайги, а также элементы южной тайги на юге округа). Всего на этой территории обитает 6 видов иксодовых клещей (Стариков и др., 2017).

Наши исследования преимагинальных фаз развития иксодовых клещей на мелких млекопитающих проведены в 2012–2018 гг. вблизи северной границы их ареалов. Очесыванию подвергнуты животные, отловленные в пойме Оби и на прилегающих территориях. Всего учтено 679 особей личинок и нимф иксодовых клещей двух видов: *Ixodes persulcatus* и *I. apronophorus*. Работы проведены в Нижневартовском (окр. г. Нижневартовска) и Сургутском (окр. д. Юган) районах.

Русские и латинские названия видов грызунов и насекомоядных приведены по И. Я. Павлинову и А. А. Лисовскому (2012).

Сбор иксодовых клещей проводили по методике З. М. Жмаевой и С. П. Пионтковской (1964). Для предотвращения перемещения эктопаразитов с одной особи на другую каждое животное после поимки помещали в отдельный мешочек. Клещей собирали путем очесывания со зверьков. Собранный материал фиксировали в 70% этиловом спирте. При изготовлении постоянных препаратов клещей помещали в жидкость Фора-Берлезе.

Эктопаразитов определяли по методике Н. А. Филипповой (1977), Г. В. Сердюковой (1956), В. В. Якименко, М. Г. Мальковой (2011); были использованы основные зоопаразитологические индексы (Методы..., 1990; Беклемишев, 2009).

В ходе исследований мелких млекопитающих и их эктопаразитов, проведенных в окрестностях г. Нижневартовска (2016–2017 гг.), учтено 92 особи иксодовых клещей (личинки, нимфы) двух видов: *I. persulcatus* и *I. apronophorus*. Паразитировали эти клещи на 7 видах мелких млекопитающих: обыкновенная, средняя и равнозубая бурозубки, красная и красно-серая полевки, обыкновенная кутора и мышь-малютка. В 2017 г. обилие иксодовых клещей на данной территории значительно увеличилось. Среди прокормителей иксодид в 2017 г. зарегистрировано 6 видов: обыкновенная и средняя бурозубки, красная, европейская рыжая, темная полевки и полевка-экономка; доминировала красная полевка (И.О. всех видов клещей = 0.8), субдоминантом была европейская рыжая полевка (И.О. = 0.2). При этом в 2016 г. среди прокормителей доминировала лишь красно-серая полевка (И.О. = 0.4). В целом в 2016 г. индексы обилия и встречаемости иксодид сравнительно низкие. Это можно объяснить тем, что из-за высокого и продолжительного весенне-летнего половодья в 2015 г. часть популяций иксодид, обитающих в пойменной части, погибла. В 2017 г. путем расселения посредством переноса мелкими млекопитающими-прокормителями регистрировались единичные случаи появления иксодовых клещей в пойменной части района исследований.

По результатам многолетнего мониторинга (2012, 2014–2018 гг.) в окрестностях д. Юган Сургутского района также зарегистрировано 2 вида иксодовых клещей, преобладал таежный клещ (*I. persulcatus*), — на его долю приходилось от 70 до 86% от всех учтенных иксодид. Наибольшим видовым разнообразием прокормителей характеризовался 2016 г. при сравнительно равных индексах обилия для большинства видов (И.О. варьировал от 0.03 до 0.25). В данный период среди мелких млекопитающих по зараженности иксодидами доминировала красно-серая полевка (И.О. = 0.47).

По итогам 6 лет исследований нами отмечена сходная ситуация с влиянием продолжительных весенне-летних половодий на население мелких млекопитающих и их эктопаразитов. Так, в 2015 г. наблюдалось резкое снижение (более чем в 2 раза: в 2014 г. И.О. = 1.08) видового состава и численности мелких млекопитающих, что повлекло и спад обилия иксодовых клещей (средний И.О. = 0.42). В 2016 г., несмотря на высокое многообразие прокормителей (10 видов), нами зарегистрирована очень низкая численность иксодид (средний И.О. = 0.23).

В последующие годы (2017–2018) прослеживалось постепенное повышение численности иксодовых клещей: в 2017 г. средний И.О. = 0.48, в 2018 г. = 0.55. В данный период основными прокормителями иксодид были 4 вида (И.О.): лесная мышовка (0.67), красная (0.55), красно-серая (0.55) полевки и мышшь-малютка (0.50). Самые высокие индексы обилия отмечались в 2014 г: для азиатского бурундука — И.О. = 2.53, красной полевки — 1.55, обыкновенной бурузубки — 0.78.

По результатам исследования прокормителей выявленные И.О. имели сравнительно низкие значения. При этом количественные показатели незначительно отличались от данных авторов по пограничным территориям. Так, для лесостепи Тюменской области И.О. иксодид на красной полевке составлял 0.45 при индексе встречаемости 7.4%, на европейской рыжей полевке — 0.52 и 20.4%, соответственно (Дядечко и др., 1971).

В половых и возрастных предпочтениях иксодовых клещей прослеживалась тенденция к доминированию самцов среди зараженных особей. Подобная ситуация зарегистрирована в окрестностях д. Юган в 2014–2018 гг. Мы это связываем с тем, что самцы отличаются большей активностью в период размножения, в то время как самки ведут скрытный образ жизни.

В окрестностях г. Нижневартовска в августе 2017 г. чаще других иксодовые клещи нападали на самцов возрастной группы subadultus. На наш взгляд, это объясняется приростом количества молодых особей в популяциях мелких млекопитающих вследствие массового размножения во второй половине лета. У красной полевки зараженными являлись только особи возраста subadultus при соотношении И.О. самок и самцов 5:1. Разновозрастные группы полевки-экономки имели близкие по значениям И.О. ≈ 0.04 .

Таким образом, на изученной территории основными прокормителями преиминальных фаз иксодовых клещей являются азиатский бурундук, красная полевка, лесная мышовка и мышшь-малютка при сравнительно низких значениях паразитологических индексов. Вполне очевидно, это можно связать с тем, что по территории Среднего Приобья проходят северные границы ареалов иксодовых клещей (Малюшина, 1969), их популяции, как правило, разрежены и малочисленны.

SMALL MAMMALS AND THEIR ROLE IN THE FEEDING OF IXODES TICKS IN THE MIDDLE OB

Sarapultseva E. S., Starikov V. P., Bernikov K. A.

Surgut State University, Surgut, Russia
e-mail: kate-biofak@mail.ru

Ixodidae ticks were collected in Nizhnevartovsk and Surgut districts of Khanti-Mansi autonomous okrug by mean of small mammals combing in 2012–2018. There were registered two species of Ixodidae ticks (larvae, sed ticks): *Ixodes persulcatus*, *I.*

apronophorus. The main feeding resources for pre-imago phases of ticks are Siberian chipmunk (*Tamias sibiricus*), northern red-backed vole (*Myodes rutilus*), birch mouse (*Sicista betulina*), Eurasian harvest mouse (*Micromys minutus*) at comparatively low values of parasitic indices.

Key words: *Ixodidae* ticks, pre-imago phases, ectoparasitism, small mammals.

НАСЕЛЕНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В РАЙОНЕ НАКЫНСКОГО КИМБЕРЛИТОВОГО ПОЛЯ (СЕВЕРО-ЗАПАДНАЯ ЯКУТИЯ)

Сидоров М. М.¹, Данилов В. А.², Вольперт Я. Л.²

¹Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск, Россия

²Научно-исследовательский институт прикладной экологии Севера СВФУ
им. М. К. Аммосова, г. Якутск, Россия

e-mail: Sidorov_michail86@mail.ru

Промышленное освоение Западной Якутии началось в 70-х годах XX в., и к настоящему времени опубликован целый ряд работ, посвященных влиянию антропогенных факторов на население мелких млекопитающих региона (Вольперт и др., 2005; Шадрин, 2006; Прокопьев, 2009; Вольперт, Шадрин, 2010; Сидоров, 2013; Шадрин и др., 2014; Колодезников, 2014; Вольперт, Данилов, 2017 и др.). Сведения по состоянию населения мелких млекопитающих в районе Накынского кимберлитового поля приводятся в работах Н. П. Прокопьева и В. А. Данилова (2002), В. А. Данилова и Н. П. Прокопьева (2004), Н. П. Прокопьева и И. И. Мордосова (2009).

По литературным и нашим данным фауна мелких млекопитающих в районе Накынского кимберлитового поля включает 21 вид, относящиеся к 3 отрядам. В этом списке отсутствуют виды, занесенные в Красную книгу Российской Федерации (2001) и Красную Книгу Республики Саха (2003).

Материал собирали в долине р. Мархи (левый приток р. Виллюй), в зоне влияния Нюрбинского горно-обогатительного комбината (далее НГОК), в летнее время 2014 и 2018 гг. Мелких млекопитающих отлавливали с применением общепринятой методики: ловчими канавками с конусами и давилками Геро со стандартной приманкой (Кучерук, 1963; Карасева, Телицына, 1995). Отлов проводился параллельно в природных (контроль) и мезоантропогенно трансформированных местообитаниях, подверженных интенсивному косвенному воздействию. Контрольный участок удален от вахтового поселка на 3 км. Отработано 924 конусо-суток и 1500 давилко-суток, отловлено 357 экз. мелких млекопитающих, относящихся к 11 видам.

Население мелких млекопитающих в период исследований было представлено 6 видами мышевидных грызунов: красная полевка *Clethrionomys rutilus*, красно-серая полевка *Clethrionomys rufocanus*, полевка-экономка *Microtus oeconomus*, полевка Миддендорфа *Microtus middendorffi*, лесной лемминг *Myopus schisticolor*, мышь-малютка *Micromys minutus* и 5 видами насекомоядных: средняя *Sorex caecutiens*, тундряная *S. tundrensis*, крупнозубая *S. daphaenodon*, крошечная *S. Inutissimus* и бурая *S. roboratus* бурозубки. Два ранее отмеченных вида грызунов (Прокопьев, Данилов, 2002) – восточноазиатская мышь и водяная полевка, нами не отловлены.

Население природных биотопов. В 2014 г. в данной группе местообитаний по результатам двух методов отлова нами были зарегистрированы высокие показатели видового разнообразия. В этих местообитаниях доминировали красная полевка *Clethrionomys rutilus* и бурая бурозубка *Sorex roboratus*, составлявшие 44 и 25% сообществ соответственно. Численность остальных видов была сходной, примерно в 10 раз уступала доминантам. В 2018 г. зарегистрирована относительно низкая численность мелких млекопитающих при высоких показателях выравненности. Высокая степень выравненности сообщества мелких млекопитающих — достаточно распространенное явление (Вольперт, Шадрина, 2018) в период депрессии численности. Наиболее вероятной причиной является засуха в летний период, и хотя реакция мелких млекопитающих на засуху обычно неоднозначна (Вольперт, Шадрина, 2002), в данном случае у всех представителей мелких млекопитающих наблюдался спад численности.

Население мезоантропогенно трансформированных биотопов. В 2014 г. в открытых мезоантропогенно трансформированных биотопах в ловчие канавки попадали только 2 вида: в равных долях красная полевка и полевка-экономка, тогда как по результатам отлова давилками отмечено 3 вида: красная полевка *Clethrionomys rutilus*, красно-серая полевка *Clethrionomys rufocanus* и бурая бурозубка *Sorex roboratus*. Доминировала красная полевка *Clethrionomys rutilus*. Другие виды отлавливались в равной мере. В 2018 г. выравненность сообщества, как и в природных биотопах, была высокая, что мы также связываем с низкой численностью.

В техногенно нарушенных местообитаниях Накынского кимберлитового поля наблюдается снижение видового богатства мелких млекопитающих. Последнее особенно наглядно проявляется при сравнении открытых мезоантропогенных участков с контрольными биотопами.

Снижение видового богатства в мезоантропогенных местообитаниях указывает на достаточно высокую интенсивность воздействия, так как при микроантропогенных воздействиях в условиях средней тайги обычно наблюдается рост этого показателя (Вольперт и др., 2005; Вольперт, Шадрина, 2010).

Таким образом, население мелких млекопитающих в районе Накынского кимберлитового поля типично для таежной зоны Западной Якутии, доминирующие виды широко распространены по всей таежной Якутии. В мезоантропогенно трансформированных биотопах наблюдается снижение видового богатства и

обилия мелких млекопитающих. Можно предположить, что с течением времени техногенное воздействие приведет к дифференциации с обособлением населения природных и трансформированных биотопов.

Работа выполнена при поддержке государственного задания Министерства образования и науки РФ № 5.8169.2017/8.9 и базового проекта РАН ААА-А-А17-117020110058-4.

SMALL MAMMALS OF NAKYN KIMBERLITE FELD (NORTH-WEST YAKUTIA)

Sidorov M. M.¹, Danilov V. A.², Volpert Ya. L.²

¹*Institute of Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, Yakutsk, Russia*

²*Research Institute of Applied Ecology of the North-Eastern Federal University, Yakutsk, Russia*

e-mail: *Sidorov_michail86@mail.ru*

The population of small mammals was studied in the area of Nakyn kimberlite field. It is found out that the population is typical for taiga zone of Western Yakutia; the dominant species are widespread all over Yakutia forests. In transformed meso-anthropogenic biotopes the species richness decrease and small mammal abundance are observed.

Key words: *small mammals, man-caused disturbed habitat, meso-anthropogenic biotope.*

МЕТОДИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОЦЕНКИ ПРОДУКЦИИ КУСТИСТЫХ ЛИШАЙНИКОВ РОДА CLADONIA

Соковнина С. Ю.

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

e-mail: *sokovnina_su@ipae.uran.ru*

Оценка надземной фитомассы растительности и отдельных ее компонентов — сложная и трудоемкая задача, методические подходы для решения которой сейчас продолжают активно разрабатываться. Для арктических регионов с высокой антропогенной нагрузкой (выпас домашнего северного оленя, активное промышленное освоение) актуальны методы оценки биомассы без изъятия значительного числа укосов. В мировой практике активно применяются методы расчета биомассы и ежегодной продукции сосудистых растений без укосов: ме-

тодики расчета биомассы сосудистых растений, основанные на числе касаний к специальной рамке (Jonasson, 1988; Brathen, Hagberg, 2004; Ravolainen et al., 2011) или по данным вегетационных индексов, получаемых по спутниковым данным — NDVI и др. (Zhang et al., 2003; Heiskanen, 2006; Campioli, 2009; Walker et al., 2018). Преимущества этих методов очевидны: 1) возможность длительного мониторинга за состоянием растительности; 2) проведение многолетних экспериментов по восстановлению или деградации напочвенного покрова (Baubin et al., 2016); 3) охват больших площадей; 4) оценка динамики фито- и биомассы, с учетом гидро-термических условий разных лет. Перевод этих данных в реальную продукцию, выраженную в стандартных единицах ($\text{г}/\text{м}^2$ или $\text{ц}/\text{га}$), требует длительных калибровочных исследований с изъятием фитомассы из сообществ и построением уравнений, связывающих значения индексов и биомассы.

Однако эти методы совершенно не применимы для оценки ежегодной продукции лишайников, биомасса которых формируется в течение нескольких (в среднем 10–15) лет. При этом восстановление лишайникового покрова после изъятия занимает не менее 20 лет, чаще 40–60 лет (Абдульманова, Эктова, 2015а). Таким образом, применение метода укусов напочвенных лишайников в современных условиях крайне осложнено. Кроме того, практически невозможно получить сведения о ежегодной продукции лишайников на основании данных о запасах биомассы (Салазкин, 1937; Андреев, 1954). Прирост лишайников варьирует в широких пределах в различных экологических условиях, и данные о скорости роста слоевищ не могут быть экстраполированы на удаленные территории.

Цель работы — выявить особенности оценки ежегодной продукции кустистых лишайников рода *Cladonia* в пространственном и биотическом градиентах среды. Исследовали тундровые сообщества с доминированием лишайников в подзоне лесотундры (кустарниковые лишайниковые, кустарничково-мохово-лишайниковые и заболоченные кустарничково-лишайниково-моховые) и горах Полярного Урала (кустарниковые лишайниковые, кустарничково-мохово-лишайниковые, пятнистые кустарничково-мохово-лишайниковые и лишайниковые тундры) в пределах Приуральского района Ямало-Ненецкого автономного округа. Сделано 40 укусов на площадках $25 \times 25 \text{ см}^2$ (0.0625 м^2), описано проективное покрытие всех видов лишайников на каждой пробной площадке, рассчитана плотность подоцветов модельных видов (*Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *C. stygia*, *C. gracilis*), определен прирост 15 подоцветов каждого модельного вида лишайников с каждой пробной площадки. Прирост лишайников определялся по методу В. Н. Андреева (1954), т.к. к активному росту способна только живая часть лишайникового подоцвета. Количество подоцветов каждого из модельных видов на пробных площадках определяли по формулам, приведенным в работе С. Н. Плюснина (2003).

Авторская методика оценки ежегодной продукции кустистых лишайников основана на получении данных о ежегодном линейном приросте подоцветов и площади одного подоцвета. Оба этих параметра крайне изменчивы и зависят от эко-

логических условий произрастания лишайников и их видовой принадлежности. Так, на территории исследования скорость роста лишайниковых подетиев варьирует от 1.0 до 10.7 мм/год, площадь одного подетия — от 0.06 до 2.25 см², ежегодная продукция — от 6.7 до 61.4 г/м²•год.

Ежегодная продукция лишайников в большей степени зависит от скорости роста подетиев, чем от проективного покрытия модельных видов. Факторы, определяющие варьирование продукции в пространственном и биотических градиентах, соответствуют наиболее значимым факторам изменчивости линейного прироста (Абдульманова, Эктова, 20156). Определены различные коэффициенты пересчетов в стандартные единицы или с учетом размеров пробных площадок.

Предложенная методика позволяет рассчитывать ежегодную продукцию лишайниковых сообществ в условиях многолетних экспериментов или мониторинга состояния растительного покрова. Для ее реализации необходимо получить данные о проективном покрытии каждого модельного вида лишайников на пробной площадке, а также образец напочвенного покрова 10x10 см для расчета плотности подетиев и линейного прироста. Однако на данном этапе разработки она применима только для кустисто-разветвленных видов рода *Cladonia*, определение скорости роста которых уже стандартизировано. Методика ограниченно применима для отдельных видов кустистых лишайников, для которых данные о приросте были получены в ходе предшествующих работ. Для большого числа кустистых напочвенных лишайников определение скорости роста возможно только в ходе многолетних полевых экспериментов с измерением без изъятия из природной среды, что крайне трудоемко.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 18–34–00327).

FEATURES OF METHODS FOR MEASUREMENT OF *CLADONIA* LICHENS ANNUAL PRODUCTIVITY

Sokovnina S. U.

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

e-mail: sokovnina_su@ipae.uran.ru

Lichen annual productivity estimation is difficult. Living part of lichen thallus is able to grow during several years and it makes lichen productivity measurement by harvest method inapplicable. The coefficients of lichen podetia density and annual productivity estimation were counted. As a result, shrub-fruticose lichen productivity is quite variable and heavily depends on lichen growth rate. Annual productivity is correlated with biotic environmental conditions that determine lichen growth rate variability.

Key words: growth rate, methods of estimation, tundra plant communities, West Siberia, the Polar Urals.

МОНИТОРИНГ НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ АРКТИЧЕСКОЙ ТУНДРЫ ЯМАЛА

Соколова Н. А.^{1,2}, Соколов А. А.^{1,2}, Фуфачев И. А.¹, Эрих Д.³, Гилт О.⁴

¹Арктический научно-исследовательский стационар Института экологии растений и животных УрО РАН, г. Лабытнанги, Россия

²ГКУ Научный центр изучения Арктики, г. Салехард, Россия

³Университет Тромсе — Арктический Университет Норвегии, Департамент, Арктической и Морской биологии, г. Тромсе, Норвегия

⁴Университет Бургундии, г. Дижон, Франция

e-mail: nasokolova@yandex.ru

Арктика — это ключевой регион не только в нашей стране, но и в мире. В настоящее время на территории северных регионов происходят системные и стремительные трансформации, которые развиваются в условиях нехватки знаний об их предпосылках и последствиях. Поэтому долговременные исследования приобретают все больший интерес не только для фундаментальной, но и для прикладных наук.

Исследования проводили на п-ве Ямал в районе р. Сабетта (71° с.ш., 71° в.д.) на территории 170 км². За все годы наблюдений пойманы 4 вида грызунов (*Dicrostonyx torquatus*, *Lemmus sibiricus*, *Microtus gregalis*, *M. middendorffi*). Бурозубки р. *Sorex* не встречены. Максимальной относительной численности лемминги достигали в 2014 г. (4.7 экз. на 100 ловушко-суток), а полёвки — в 2015 г. (8 экз. на 100 ловушко-суток). Максимальная относительная численность грызунов была в 2014 г. и составляла 10.2 экз. на 100 ловушко-суток. С 2016 по 2018 г. мы наблюдали депрессию численности грызунов, когда относительная численность была менее 1 экз. на 100 ловушко-суток.

На территории стационара «Сабетта» всего найдено 36 нор песка. В 21 норе было зарегистрировано размножение в разные годы. Количество репродуктивных нор было от 2 до 13, что составляет от 1.5 до 9.6 репродуктивных нор на 100 км². Количество щенков варьировало от 1 до 15 на норе. Мы можем говорить о зависимости количества репродуктивных нор от обилия грызунов. Вероятность того, что нора будет репродуктивной, значительно возрастает ($p = 0.003$) в годы высокой относительной численности грызунов.

На территории стационара «Сабетта» мы встретили 10 видов хищных птиц: *Stercorarius longicaudus*, *S. parasiticus*, *S. pomarinus*, *Buteo lagopus*, *Haliaeetus albicilla*, *Falco rusticolus*, *F. peregrinus*, *Circus macrourus*, *Bubo scandiacus*, *Asio flammeus*. Из них только три вида гнездятся: длиннохвостый поморник, короткохвостый поморник, мохноногий канюк. Количество гнезд мохноногого канюка колебалось от 0 до 6 (0–3.7 гнезда на 100 км²). Максимальное количе-

ство гнезд было найдено в 2014–2015 гг. на фоне высокой численности грызунов. Мы нашли зависимость количества гнезд зимняка от обилия грызунов. Вероятность нахождения гнезда мохноногого канюка возрастает ($p = 0.009$) в годы высокой относительной численности грызунов. Количество гнезд длиннохвостого поморника колебалось — 0–4 гнезда (0–2.4 гнезда на 100 км²), а максимальное количество было найдено в 2014 г. на фоне высокой численности грызунов, т.е. можно говорить о зависимости количества гнезд длиннохвостого поморника от обилия грызунов. Вероятность нахождения гнезда возрастает ($p = 0.088$) в годы высокой относительной численности грызунов. Количество гнезд короткохвостого поморника колебалось от 0 до 2 гнезд (0–1.2 гнезда на 100 км²), а максимальное количество гнезд было найдено в 2018 г. Зависимости количества найденных гнезд на исследовательской площадке от обилия грызунов не обнаружено. Только в 2015 г. были встречены два вида, не типичные для столь высоких северных широт: степной лушь и болотная сова. Возможно, обилие серых полевок (год их максимальной относительной численности) привлекло два «южных» вида так далеко на север. Другие виды хищных птиц встречались нерегулярно.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 18–54–15013, № 18–34–00662, № 18–05–60261), а также логистической поддержке компании «Ямал-СПГ» и НП «Российский центр освоения Арктики».

MONITORING OF TERRESTRIAL ECOSYSTEMS IN THE ARCTIC TUNDRA OF YAMAL

Sokolova N. A.^{1,2}, Sokolov A. A.^{1,2}, Fufachev I. A.¹, Ehrich D.³, Gilg O.⁴

¹*Arctic Research Station of Institute of Plant and Animal Ecology of UB RAS, Labytnangi, Russia*

²*Arctic Research Center of Yamal-Nenets Autonomous District, Salekhard, Russia*

³*University of Tromsø — The Arctic University of Norway, Department of Arctic and Marine Biology, Tromsø, Norway*

⁴*Universit  de Bourgogne, Dijon, France;*

e-mail: nasokolova@yandex.ru

We present some results of long-term studies of the abundance of birds of prey and mammals in Northern Yamal.

Key words: *Yamal Peninsula, rodents, Arctic Foxes, birds of prey.*

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ ЭПИЛИТНЫХ ПРИБРЕЖНЫХ ЛИШАЙНИКОВ

Сони́на А. В., Миха́йлина П. А.

Петрозаводский государственный университет, г. Петрозаводск, Россия

e-mail: angella_sonina@mail.ru

Т. А. Работнов рассматривал жизненную стратегию вида как совокупность приспособлений, обеспечивающих виду возможность обитать с другими организмами и занимать определенное положение в соответствующих биоценозах. Экологические стратегии видов растений разработаны Л. Г. Раменским и британским исследователем Ф. Дж. Граймом. Дж. Грайм установил связь между жизненными стратегиями и формой роста лишайников, способами размножения, субстратным распространением и разнообразием вторичных лишайниковых веществ в слоевищах. Эти же свойства лишайников определяют и их поведение в синузиях.

В данном исследовании определяли жизненные стратегии эпилитных накипных лишайников в условиях прибрежных экосистем на основании анализа морфо-функциональных показателей и конкуренции видов в лишайниковых группировках. Объекты исследования: эпилитные виды *Lecanora muralis*, *Bellemeria alpina* и *Lecidea lapicida*, обитающие на побережье р. Суны в заповеднике «Кивач»; виды *Lecanora intricata* и *L. polytropa* на прибрежных скалах Белого (окрестности пос. Растьянаволок, Беломорский район Республики Карелия) и Баренцева (окрестности пос. Дальние Зеленцы, Мурманская обл.) морей. Все исследованные виды обитают в условиях супралиторали побережий, имеют накипные или диморфное слоевища, размножаются спорами, не имеют вегетативных пропагул (соредиев, изидиев).

В ходе работы установлено, что на супралиторали между накипными видами лишайников складываются разные типы взаимоотношений. Нами отмечены конкурентные или нейтральные отношения между слоевищами внутри моновидовых синузий у вида *B. alpina*, нейтральные отношения между слоевищами *L. muralis* и не выявлено конкурентных отношений между слоевищами в моновидовых синузиях у видов *L. lapicida*, *L. polytropa* и *L. intricata*. Формирование моновидовых синузий у лишайников отмечается у разных видов, что расценивается некоторыми авторами как реакция на экстремальные условия среды, например обитание на камнях, корке деревьев.

С включением в сообщество новых видов лишайников плотность лишайникового покрова возрастает, проявляется конкуренция между видами. В этом случае успешность существования видов будет связана с высокой конкурентоспособностью за счет повышения вероятности выживания каждого продуцируемого потомка (или диаспоры для размножения) и развития более совершенных ме-

ханизмов защиты особей от негативного влияния конкурента. Для лишайников это достигается успешным освоением конкретного местообитания, увеличением скорости роста слоевища, синтезом специфических веществ и пр. Анализ конкурентных отношений, показателей роста слоевищ, морфотипов, особенностей размножения, экологии и наличия вторичных метаболитов позволил нам определить экологические стратегии пяти видов эпилитных лишайников в литофитном лишайниковом покрове супралиторали исследованных побережий.

Факультативным эпилитом является *L. muralis*, который, поселяется как на каменистой поверхности, так и на коре некоторых форофитов. Вещества, синтезируемые этим лишайником: атранориновая, муроловая, нефростериновая, усниновая кислоты и зеорин, кроме защитной функции от внешних факторов абиотической среды (высокий уровень инсоляции, перепад температур и пр.), выполняют функцию ингибирования развития микроорганизмов и подавления развития некоторых видов лишайнофлоры. Довольно быстрый рост, стабильные значения прироста, фрагментация слоевища обеспечивают этому виду возможность присутствовать в лишайниковом покрове длительное время даже при слабой конкурентной способности. В дополнение к этому толерантность данного вида к аэрополлютантам, т.е. способность к нормальной жизнедеятельности в условиях нарушения среды, дает нам основание рассматривать данный вид как эксплерент с R-стратегией.

Высокая конкурентная способность видов *B. alpina* и *L. lapicida* при суммировании всех наблюдаемых отношений в литофитных синузиях, наряду с особенностями морфотипов — ареолированные, плотно срастающиеся с субстратом слоевища, образование большого количества плодовых тел с аскоспорами и пикнидий с конидиями, а также наличие в слоевищах ароматических лишайниковых кислот, характеризует их как виоленты, виды с С-стратегией, конкурентоспособные виды. Наличие в эпилитном лишайниковом покрове моновидовых пятен, образованных особями *L. lapicida*, с нейтральными отношениями внутри этих структур позволяют говорить о нем и как о стресс-устойчивом виде. Таким образом, *L. lapicida* имеет переходный (вторичный) тип стратегии по Дж. Грайму — CS тип.

Переходным CS типом стратегии характеризуются также виды *L. polytropa* и *L. intricata*. Сопоставление морфологических особенностей этих видов для побережья Баренцева и Белого морей показало, что *L. intricata* в условиях Белого моря формирует нормально развитое слоевище с погруженными в ареолы апотециями, тогда как в условиях побережья Баренцева моря формируется толстокорковое слоевище, что подтверждает его полиморфность. На побережье Белого моря *L. polytropa* имеет слаборазвитое, почти исчезающее слоевище с мелкими отдельно расположенными ареолами. Вероятно, это позволяет ему более широко распространиться по супралиторали за счет освоения защищенных от штормовых ветров микросайтов на каменистом субстрате. Эти признаки подчеркивают принадлежность этих видов к стресс-толерантам (S-стратегия). Кроме того, установлено, что наличие усниновой кислоты и зеорина, наряду с их защитной

функцией от абиотических факторов, способствует формированию межвидовых отношений при сживании видов в сообществе. Нами отмечено, что талломы *L. polytropa*, обитая на пологих скальных фрагментах супралиторали, включаются в сложные многовидовые синузии из родов *Rhizocarpon*, *Lecidea*, *Lecanora*, где этот вид становится доминантом (60% покрытия). При контакте, например, с талломами рода *Lecidea*, этот вид проявляет себя как сильный конкурент, разрушая краевые участки слоевищ лецидеей.

ECOLOGICAL STRATEGIES OF EPILITHIC COASTAL LICHENS

Sonina A. V., Mikhailina P. A.

Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Russia

e-mail: *angella_sonina@mail.ru*

The ecological strategies of five species of the epilithic lichens *Lecanora muralis*, *Bellemeria alpina* and *Lecidea lapicida* (the coast of the river Suna in the nature reserve «Kivach» — Republic of Karelia), *Lecanora intricata*, *Lecanora polytropa* (the White Sea coast — the Republic of Karelia and the Barents Sea — Murmansk region) were defined. We analyzed the morphological and functional parameters of the species as well as the species competition in lichen communities. It was established that *L. muralis* represents the species with the R-strategy, *B. alpina* and *L. lapicida* — with C-strategy, and species *L. intricata* and *L. polytropa* have the transitional CS the type of strategy.

Key words: *life strategies, epilithic lichens, coastal ecosystems, competition.*

РОЛЬ АКТИВНЫХ ФОРМ КИСЛОРОДА В РЕГУЛЯЦИИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ РАСТЕНИЙ КАРТОФЕЛЯ С СИМБИОТИЧЕСКИМИ ЭНДОФИТНЫМИ БАКТЕРИЯМИ *BACILLUS SUBTILIS* 26Д

Сорокань А. В., Бурханова Г. Ф., Искандарова З. М., Максимов И. В.

Институт биохимии и генетики УФИЦ РАН, г. Уфа, Россия

e-mail: *fourtyanns@googlemail.com*

В последние десятилетия в мире растет интерес к биологическим средствам защиты растений, которые в отличие от химических средств экологичны и безопасны при применении. Исследованиями последних лет доказано,

что многие организмы, в том числе и сельскохозяйственные культуры, содержат в своих тканях эндофитные микроорганизмы (бактерии, грибы). Однако механизмы формирования симбиотических отношений растений с бактериями малоизвестны.

Бактерии родов *Bacillus* и *Pseudomonas* являются подходящими кандидатами для использования в биоконтроле из-за их преобладания в различных средах, устойчивости и выживаемости и количества биологически активных молекул, которые они способны вырабатывать. Большинство таких молекул — вторичные метаболиты, обладающие прямыми и/или косвенными негативными эффектами на фитопатогенную микрофлору с помощью таких механизмов, как антибиоз, конкуренция, стимулирование роста и/или вовлечение в регуляцию защитных механизмов (Mavrodi et al., 2010). Системная устойчивость растений к патогенам, в том числе к возбудителю фитофтороза *Phytophthora infestans*, регулируется жасмоновой (ЖК) и салициловой (СК) кислотами (Pieterse et al., 2014). Сигнальный путь этих соединений, как показано в литературе (Orosco-Cardenas et al., 2008), тесно связан с генерацией и утилизацией активных форм кислорода (АФК) в различных компартментах клетки (Sorokan et al., 2018).

Обработка растений бактериями *B. subtilis* 26Д существенно снижала проявление симптомов фитофтороза на листьях растений. Вместе с тем при совместной обработке растений картофеля 0.01 М ЖК и клетками штамма *B. subtilis* 26Д этот защитный эффект пропадал, т.е. растения становились восприимчивыми. Совместная обработка растений 1М СК и клетками штамма *B. subtilis* 26Д, напротив, повышала устойчивость к фитофторозу в сравнении с контролем и вариантами СК и бактериальными клетками отдельно. Оценка колониеобразующих единиц бактерий *B. subtilis* 26Д в растениях показала, что ЖК снижала содержание бактерий почти на порядок, тогда как СК в меньшей степени.

Для проверки гипотезы об активации защитных механизмов картофеля против проникновения эндофитных бактерий под влиянием фитогормонов были исследованы ранние реакции растений, обработанных СК и ЖК, на инокуляцию бактериальной суспензией, связанные с активностью про-/антиоксидантной системы.

На начальных этапах взаимодействия эндофитных бактериальных клеток с тканями растений обнаружено незначительное повышение интенсивности генерации активных форм кислорода, т.е. растение реагирует на них как на присутствие патогенных микроорганизмов. В растениях, испытывающих воздействие экзогенной СК, участки листьев окрашиваются сходно, хотя и более интенсивно. Наибольшая окраска наблюдается в растениях под действием ЖК, супероксид-анион локализуется вблизи проводящей системы. Через 15 мин после начала воздействия СК происходило повышение уровня АФК в клеточных стенках мезофилла. Воздействие ЖК индуцировало быструю аккумуляцию АФК в сосудистых пучках, как это наблюдается при контакте с патогеном, вызывающим фитофтороз

картофеля (Sorokan et al., 2018), и продолжалось в течение часа после инокуляции, что, по-видимому, блокировало системное распространение бактериальных клеток по тканям.

Содержание пероксида водорода в необработанных и обработанных СК растениях оставалось на уровне контроля в течение 15 мин после контакта с *B. subtilis* 26Д, а затем снижалось. Это сопровождалось резкой активацией каталазы через 30 мин после инокуляции, что, вероятно, и обусловило соответствующие изменения в растениях, обработанных СК. В обработанных ЖК растениях контакт с бактериями штамма *B. subtilis* 26Д активировал пероксидазы через 30 и 45 мин после воздействия. Обработка СК и ЖК усиливал этот показатель на более ранних сроках. Воздействие эндофитных бактерий индуцировало активность липоксигеназ в необработанных и обработанных СК растениях в 2 раза, тогда как в обработанных ЖК — почти в 5 раз по сравнению с необработанным контролем уже в первые 30 мин после инокуляции.

Помимо окислительного взрыва, ЖК в интактных растениях увеличивала активность ингибитора протеиназ. Накопление ингибиторов протеиназ в контрольных растениях и растениях, обработанных СК, происходила только через 45 мин после контакта с эндофитом. В сравнении с этими вариантами ЖК способствовала более быстрому (через 15 мин после инокуляции) накоплению этого показателя и последующему двукратному подъему (через 45 мин).

Полученные результаты свидетельствуют о том, что для проникновения в ткани растений и формирования мутуалистических отношений эндофитные микроорганизмы снижают неспецифические ответные реакции растений, связанные с генерацией АФК. Следует отметить, что подобные реакции характерны для восприимчивого сорта картофеля на ранних стадиях взаимодействия с агрессивным штаммом возбудителя фитофтороза (Sorokan et al., 2018). По-видимому, для проникновения в ткани растений эндофитам необходимо преодолеть жасмонат-зависимые защитные механизмы растений, что в последующем является следствием снижения устойчивости к патогену, вызывающему фитофтороз. Салицилат-зависимые механизмы защиты в этом случае, вероятно, работают независимо от защитных механизмов, индуцируемых эндофитными микроорганизмами и соответственно не приводят к драматическому падению устойчивости к патогену. Таким образом, установление мутуалистических взаимоотношений эндофитных бактерий с хозяевами зависит от физиологического состояния растения, что предполагает необходимость тщательной оценки влияния бактериальных биопрепаратов перед их введением в агроэкосистемы.

Работа выполнена в рамках государственного задания № 116020350027-7 (2016–2018) при частичной финансовой поддержке РФФИ (проекты № 17-29-08014 офи_м и 18-34-00021 мол_a).

**THE ROLE OF REACTIVE OXYGEN SPECIES IN REGULATION OF
POTATO PLANTS INTERACTION WITH ENDOPHYTIC BACTERIA
BACILLUS SUBTILIS 26D**

**Sorokan A. V., Burhanova G. F., Maksimov I. V., Iskandarova Z. M.,
Maksimov I. V.**

Institute of biochemistry and genetics USC RAS, Ufa, Russia

e-mail.: fortyanns@googlemail.com

The mechanisms of symbiotic relations between plants and bacteria remain unclear. In our work it is shown that at the initial stages of interaction of potato plants with *B. subtilis* 26D the content of reactive oxygen species in plants decreases. Treatment with jasmonic acid induces rapid accumulation of ROS in vascular bundles, and stimulates the activity of ROS-generating enzymes, decreases the activity of colonization of internal plant tissues by *B. subtilis* 26D.

Key words: *Bacillus*, potato, reactive oxygen species.

**МНОГОЛЕТНИЙ МОНИТОРИНГ БИОТЫ
ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИХ ГРИБОВ В УСЛОВИЯХ НЕФТЕДОБЫЧИ
И РЕКРЕАЦИИ**

Ставишенко И. В.

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

e-mail: stavishenko@ipae.uran.ru

Ксилотрофные базидиальные грибы являются неотъемлемым компонентом, влияющим на устойчивость и продуктивность лесных экосистем (Tyler, 1984; Мухин, 1993; Бондарцева, 2000). Высокая чувствительность названной группы организмов к изменению климатических и антропогенных факторов позволяет использовать их как тест-систему для решения задач биоиндикации состояния лесных фитоценозов (Grywacz, Wazny, 1973; Гордиенко, Горленко, 1987; Бондарцева, Свищ, 1991; Крутов, 1992; Арефьев, 1997, 1998, 2010; Мухин и др., 2000; Ставишенко и др., 2002; Ставишенко, 2008).

Ограниченное природопользование на территории природного парка «Кондинские озера» включает регламентированную особыми условиями опытно-промышленную безотходную добычу нефти на месторождении «Тальниковое» предприятием ТПП «Урайнефтегаз», туризм, сбор дикоросов, любительскую охоту и рыбную ловлю. Кроме того, в лесах охраняемой территории почти до конца 80-х

годов прошлого века производилась подсочка деревьев для промышленной заготовки живицы. Мониторинговые исследования были направлены на оценку современного состояния лесной микобиоты природного парка «Кондинские озера» в районах, подвергающихся антропогенному воздействию (нефтедобыча и рекреация). В результате исследований были выявлены ценопараметры функциональной структуры микокомплексов: α -разнообразие, генеративная, конкурентная и фитопатогенная активности видов, проведен анализ полученных характеристик.

Установлено, что за прошедшее десятилетие в исследуемых микоценокомплексах охраняемой природной территории наблюдается рост генеративной активности видов. Однако статистически значимое увеличение численности макромицетов выявлено в микокомплексах малонарушенных участков леса и на участке леса возле законсервированной кустовой скважины. В микокомплексах вышеназванных участков леса в 2017 г. наблюдались наиболее высокие показатели генеративной активности видов: от 100 до 60 шт./100 ед. субстратов. Самые низкие характеристики генеративной активности видов (менее 50% от фоновых значений) отмечены в микокомплексах лесных экосистем в районах с высокой рекреационной нагрузкой, а также на участках леса возле действующих кустовых скважин и дожимной насосной станции.

Согласно полученным данным, за прошедшее десятилетие в микокомплексах лесных экосистем охраняемой природной территории наблюдается рост численности фитопатогенного вида *Phellinus pini*. В микокомплексах участков леса в районах с высокой рекреационной нагрузкой доля фитопатогенного вида составляет от 45 до 63%. Распространение сосновой губки под воздействием рекреации напрямую связано с повреждением стволов деревьев в результате нанесения подрубов и затесов, а также угнетением корневой системы деревьев и ослаблением их иммунитета вследствие вытаптывания почвенного покрова и уплотнения почвы. Кроме того, перманентное изъятие отпада для хозяйственных нужд препятствует расселению сапротрофных видов, многие из которых являются антагонистами *Phellinus pini*. В микокомплексах малонарушенных участков леса численность сосновой губки за прошедший десятилетний период увеличилась по причине естественного старения древостоя, а также в результате ранее проводимой подсочки деревьев и ветровала. Однако доля фитопатогенов в фоновых условиях не является критичной и составляет 8–18%.

За прошедшее десятилетие в микобиоте лесных экосистем охраняемой природной территории наблюдается возрастание конкурентной активности видов. В 2017 г. в микокомплексах малонарушенных участков леса более половины всех видов входят в состав многовидовых микоценоячеек. Достаточно высокие показатели конкурентной активности видов отмечены в микокомплексе участка леса возле законсервированной кустовой скважины. Самые низкие показатели конкурентной активности видов выявлены в микокомплексах участков леса в районах с высокой рекреационной нагрузкой, в разреженных древостоях которых в результате повышенной инсоляции и перемещении / изъятии отпада нарушаются естественные микогенные сукцессии.

Установлено, что α -разнообразие (H) лесных микокомплексов малонарушенных (фоновых) лесных экосистем превышает 2.2. В микокомплексах участков леса в районах с высокой рекреационной нагрузкой видовое разнообразие снижается вдвое в сравнении с фоновыми условиями. В микокомплексах участков леса в районе нефтедобычи α -разнообразие остается ниже фонового. Под воздействием нефтедобычи и рекреации в лесных микокомплексах снижается численность виолентных видов грибов (K, Ks-стратегов): *Amyloporia sinuosa*, *Fomitopsis pinicola*, *Neoantrodia serialis* в сравнении с фоновыми.

Интенсивное и долговременное антропогенное воздействие на нескольких участках леса охраняемой природной территории обусловило деградацию микобиоты: значительно снизилось видовое богатство и разнообразие, крайне низкие ценотические характеристики генеративной и конкурентной активности видов, нивелирование доминирования.

LONG-TERM MONITORING OF THE WOOD-ROTTING FUNGI IN SITES OF THE OIL PRODUCTION AND THE RECREATION

Stavishenko I. V.

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

e-mail: *stavishenko@ipae.uran.ru*

As a result of the long-term study of forest mycobiota the main characteristics of wood-rotting fungi complexes under conditions of wasteless oil production and recreation have been defined in the territory of «Kondinsky Lakes» Natural Park (Khanty-Mansi Autonomous Okrug — Yugra). Based on analysis of obtained parameters of generative, competitive and phytopathogen activities in coenosis, of the species diversity, and of xylomycocomplexes' consortive structure the current state of forest mycobiota was estimated and the regional features of anthropogenic transformations were defined.

Key words: *wood-rotting fungi, monitoring, bioindication, wasteless oil production, recreation.*

ВЛИЯНИЕ ПРИЕМОВ УЛУЧШЕНИЯ КАЧЕСТВА ПОСАДОЧНОГО МАТЕРИАЛА НА МИКОРИЗАЦИЮ КОРНЕЙ СОСНЫ В ЛЕСНОМ ПИТОМНИКЕ

Стеценко С. К., Андреева Е. М., Терехов Г. Г.

Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: *stets_s@mail.ru*

Выращивание посадочного материала хвойных осуществляется в постоянных лесных питомниках, которые обычно эксплуатируются продолжительное

время. Обеднение почвы вследствие интенсивного выращивания монокультур, накопление остаточных количеств пестицидов приводят к ослаблению сеянцев и снижению объемов продукции. Самоочищение и оздоровление почвы питомника может занимать большое время и зависит от погодных условий и состояния пахотного слоя. Ранее были проведены успешные эксперименты (Фрейберг, Стеценко, 2013) по переносу лесной подстилки в площадь питомника в целях ускоренной ликвидации пестицидного загрязнения посредством усиления микробной трансформирующей активности почвы. Одним из приемов улучшения качества сеянцев является применение ростостимулирующих препаратов из природного сырья (Хуршкайнен, Кучин, 2011). Такие биостимуляторы позволяют получать сеянцы с хорошими характеристиками независимо от питательного режима почв. Однако в случае с хвойными при экспериментальных приемах выращивания необходимо обращать внимание на развитие корневой системы и микоризообразование. Успешная микоризация значительно увеличивает жизнеспособность сеянцев и способствует их успешной пересадке (Веселкин, 2006).

Оценка степени заселения микоризными грибами корней однолетних сеянцев сосны при обогащении почвы питомника лесной подстилкой и при выращивании сосны с биостимуляторами проводилась в постоянном лесном питомнике Березовского лесничества (Свердловская обл.), где применяются ежегодные обработки пестицидами. Полевой эксперимент выполнялся в мелкоделяночном опыте, на площадках размером 1 м². Почва участка — дерново-подзолистая, среднесуглинистая. На части опытных площадок на глубину 5–15 см вносили свежую лесную подстилку (дозы 10 и 20 кг/м²), взятую из смешанного насаждения (сосна, береза), затем осуществлялся посев. На другой части площадок производили посев семян сосны, обработанных биостимуляторами Вэрва и Вэрва-ель (доза 0.1 мл/кг семян). Контролем служил посев сосны в почву питомника без обработки семян биостимуляторами и добавления лесной подстилки. По окончании первого вегетационного сезона у сеянцев измеряли высоту стволика, длину главного корня, количество корней первого порядка, на которых определяли число микоризованных и немикоризованных корневых окончаний по следующим показателям: плотность микориз — количество микориз на 100 мм корня; плотность поглощающих (немикоризованных) окончаний — количество поглощающих окончаний на 100 мм корня; интенсивность микоризации — отношение микоризованных окончаний к общему количеству корневых окончаний. Отбор почвенных образцов осуществляли на площадках, где вносили лесную подстилку, для определения количества микроорганизмов по методу Д. М. Новогрудского (Разумовская и др., 1960).

Погодные условия первого года роста сеянцев были следующими: средняя температура воздуха +16.9 °С, количество осадков 189 мм, что можно охарактеризовать вегетационный сезон как теплый с некоторым недостатком влаги.

Стимуляторы роста привели к увеличению высоты и длины корня сеянцев соответственно на 81% и 23%. Высота сеянцев также выросла в вариантах с добавлением в почву лесной подстилки на 84%, в то время как длина корня была меньше того же показателя в контрольном варианте примерно на 20%. Сеянцы сосны под

влиянием стимуляторов роста отличались несколько более активным латеральным развитием корневой системы — количество корней первого порядка ветвления было выше до 37% относительно контроля. Число таких боковых корней при внесении лесной подстилки в почву незначительно увеличивалось только при дозе последней 20 кг/м², а при дозе 10 кг/м² даже было ниже контрольного значения на 20%.

Изучение хода микоризационного процесса позволило установить, что на фоне активного развития корневой системы у сеянцев в вариантах, где испытывались стимулирующие препараты, происходит более слабое заселение корневых окончаний микоризными грибами — в среднем интенсивность микоризации и плотность микориз были в 2 раза ниже контрольных значений. Однако плотность поглощающих немикоризованных корней более чем в 2 раза превышала контрольное значение.

Добавление в почву лесной подстилки в дозе 20 кг/м², напротив, привело к увеличению интенсивности микоризации, а плотность микориз в 2 раза превышала контроль. Однако при дозе лесной подстилки 10 кг/м² отмечены самая низкая интенсивность микоризации и слабое развитие микориз. Возможная причина — не совсем благоприятные условия влажности почвы и недостаточный объем микробных сообществ, которые затормозили процесс их адаптации к условиям питомника. Судить об этом позволяют результаты учета групп микроорганизмов, проведенные в конце вегетационного сезона в почве опытных делянок: при добавлении лесной подстилки в дозе 20 кг/м² отмечено наибольшее количество микроорганизмов, в том числе грибов. Плотность поглощающих корней, незаселенных микоризными грибами, была в 2 раза выше показателя в контроле при обеих примененных дозах подстилки.

Таким образом, микоризообразование однолетних сеянцев сосны в лесном питомнике при применении биостимуляторов Вэрва и Вэрва-ель оказалось меньше, чем при добавлении лесной подстилки и в контроле. В то же время как применение стимулирующих препаратов, так и использование лесной подстилки не только положительно влияет на биометрические параметры сеянцев, но и увеличивает плотность поглощающих корней.

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН.

EFFECT OF IMPROVING TECHNIQUE IN FOREST NURSERY ON THE MYCORRHIZATION OF PINE SEEDLING ROOTS

Stetsenko S. K., Andreeva E. M., Terekhov G. G.

Institute: Botanic Garden UB RAS, Ekaterinburg, Russia

e-mail: stets_s@mail.ru

The study of mycorrhization on the roots of 1-year-old pine seedlings in a permanent forest nursery showed that the using of Verva and Verva-el biostimulants, the degree of

mycorrhiza formation is lower than when adding forest litter and in control (growing pine without treatment seeds and soil). At the same time, both the use of stimulants and the use of litter, not only has a positive effect on the biometric parameters of seedlings, but also increases the density of the absorbing roots, which can later be colonized by mycorrhiza-forming fungi.

Key words: *Verva and Verva-el biostimulants, pine, forest litter, mycorrhiza, growth, annual seedlings*

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОБИЛИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ НОР ГРЫЗУНОВ В ПУСТЫННЫЙ И СТЕПНОЙ ПЕРИОДЫ НА ЮГЕ КАЛМЫКИИ

Суркова Е. Н.

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова, г. Москва, Россия

e-mail: surkova@sevin.ru

Пастбищные экосистемы активно эксплуатируются человеком и очень чувствительны к изменению антропогенных нагрузок. Им свойственна динамика неустойчивого равновесия, и они легко переходят из одного состояния в другое. Грызуны — неотъемлемый средообразующий компонент пастбищных экосистем. Их роющая активность значительно влияет на почвы и растительность, норы служат укрытием и средой обитания для многих животных; грызуны также составляют основу кормовой базы хищников.

К концу 80-х гг. в результате перевыпаса на юге Калмыкии сформировалась антропогенная пустыня. Социально-экономические реформы начала 1990-х гг. вызвали резкое снижение поголовья скота, что в свою очередь привело к восстановлению растительности и затем к развитию степи. Мы хотели понять, как изменение ландшафта повлияло на сообщество грызунов, для чего сравнили обилие и распределение их нор в пустынный (1980 г.) и степной (2017 г.) периоды. Учет нор проводили на 19 трансектах (3 км × 5 м), на каждых 100 м маршрута подсчитывали количество нор грызунов каждого вида и описывали растительность. Мы различали норы четырех видов: общественной полевки (*Microtus socialis*), полуденной песчанки (*Meriones meridianus*), тамарисковой песчанки (*M. tamariscinus*) и малого суслика (*Spermophilus pygmaeus*).

В 2017 г. значительная доля местообитаний была представлена ковыльной степью (27%), которая не встречалась в 1980 г.; сократилось распространение сообществ с доминированием полыни (с 67 до 31%), которые вытеснили сообщества дерновинных злаков (28 и 40% соответственно). В 1980 г. доминировали два вида грызунов: малый суслик и полуденная песчанка. Малый суслик,

ключевой вид пастбищных экосистем Калмыкии, ведет дневной образ жизни и для него особенно важен зрительный канал коммуникации. Распространение высокотравья значительно ограничило поле зрения суслика и сделало его очень уязвимым для хищников. Неудивительно, что он практически исчез с пастбищ после восстановления степной растительности. Напротив, общественная полевка, малочисленная в пустынный период (ее норы не встречались в учетах 1980 г.), «заместила» суслика в степной период и стала доминировать в сообществе грызунов. Однако рост ее численности и повсеместное распространение едва ли смогли полноценно компенсировать потерю суслика как ключевого вида. Норы общественной полевки не такие сложные и долгоживущие, и вид играет значительно меньшую роль в питании хищников. Полуденная песчанка — вид, предпочитающий заселять полузакрепленные пески, была обильна в пустынный период и доминировала в сообществе наряду с малым сусликом. Распространение степной растительности способствовало сокращению пригодных для нее местообитаний, а изоляция между ними возросла, что привело к сокращению распространения этого вида. Тамарисковая песчанка была редкой как в 1980, так и в 2017 г. — она предпочитает населять закрытые местообитания, связанные с озерами и ирригационными системами, которые не были распространены ни в пустынный, ни в степной периоды. Таким образом, сообщество грызунов с двумя доминирующими видами в пустынный период сменилось на обедненное сообщество с одним доминантным видом в степной период, что может иметь серьезные последствия для экосистемы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 18–34–00155).

COMPARATIVE ANALYSIS OF THE ABUNDANCE AND DISTRIBUTION OF RODENT BURROWS IN THE SOUTH OF KALMYKIA IN THE DESERT AND STEPPE PERIODS

Surkova E. N.

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow, Russia

e-mail: surkova@sevin.ru

We present the results of a comparative analysis of the distribution and abundance of rodent burrows in the south of Kalmykia in the desert period (1980) and the steppe period (2017). We found out that the rodent community dominated by two key species was replaced by a poorer community with one dominant species.

Key words: burrows, rodents, abundance, Kalmykia.

ВОЗДЕЙСТВИЕ НЕФТЯНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА СООБЩЕСТВА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ ХАНТЫ- МАНСИЙСКОГО АВТОНОМНОГО ОКРУГА

Таджидинов В. О.

Государственный аграрный университет Северного Зауралья, г. Тюмень, Россия

e-mail: tadzhidinov_vo@mail.ru

Ханты-Мансийский автономный округ занимает лидирующие позиции по количеству добываемой нефти среди регионов Российской Федерации. Основной фактор негативного воздействия на среду при эксплуатации месторождений — химическое загрязнение среды нефтью и ее продуктами. Для комплексной оценки воздействия антропогенных факторов на среду удобным объектом является сборная группа мелких млекопитающих (Гашев, 2000; Большаков, 2005).

Исследования по оценке воздействия нефтяного загрязнения среды на сообщества мелких млекопитающих проводили в Ханты-Мансийском автономном округе на территории Приобского, Правдинского и Нижневартовского нефтяных месторождений в период с 2009 г. по 2014г. Исследованные территории были разделены на четыре группы в зависимости от степени нефтяного загрязнения почвы (Чижов, Долингер, 1998): незагрязненные, слабо-, средне- и сильнозагрязненные.

Отлов мелких млекопитающих проводили методом ловушко-линий — по 25–50 давилок в течение 5–10 суток. Всего было отработано 39 350 ловушко-суток, отловлено 1339 зверьков, относящихся к 8 видам, представителей насекомоядных и грызунов. Видовую принадлежность определяли с помощью справочников-определителей (Виноградов, Громов, 1984; Юдин, 1989).

Для характеристики сообществ мелких млекопитающих на изучаемых участках рассчитывали показатели видового разнообразия и индекс доминирования. Комплексную оценку сообществ мелких млекопитающих проводили с использованием классических показателей биоразнообразия (индексы видового разнообразия Шеннона, Симпсона, индекс доминирования Симпсона, показатель выравненности Пиелу, показатель агрегированности (AG) (Одум, 1986)). Данные представлены в виде средних и их ошибок. Достоверность различий оценивали с помощью t-критерия Стьюдента.

Как известно, на изменение среды одними из первых реагируют показатели суммарного обилия видов мелких млекопитающих в сообществе: видовое разнообразие и относительное обилие. Суммарное обилие видов, составляющих сообщество, отражает сумму видовых реакций на комплекс внешних воздействий и характер межвидовых взаимодействий внутри сообщества.

Так, у сообществ мелких млекопитающих, обитающих на загрязненных территориях, отмечено достоверное снижение показателя относительного обилия:

для незагрязненных территорий данный показатель был равен 7.63, а в ряду от слабозагрязненных до сильнозагрязненных 2.52, 1.62, 0.53 соответственно. Схожие результаты получены при расчете показателя видового богатства, где наибольшее значение (2.46) отмечено для незагрязненных территорий, а на загрязненных территориях в ряду от слабо- к сильнозагрязненным, он равен 1.68, 0.57, 0.66 соответственно.

На незагрязненных территориях отмечено 8 видов мелких млекопитающих, из них 5 видов бурозубок: доминант — красная полёвка (48.7%), субдоминант — обыкновенная бурозубка (20.2%). На слабозагрязненных территориях отмечено 6 видов зверьков: доминант — красная полёвка (66%), субдоминант — обыкновенная бурозубка (19%). На средне- и сильнозагрязненных территориях обнаружено только 2 вида: красная полёвка и обыкновенная бурозубка. Обыкновенная бурозубка представлена единичными особями, ее доленое участие в отловах на среднезагрязненных территориях равно 14.3%, а на сильнозагрязненных — 6.1%.

При оценке видового разнообразия отмечено снижение показателей на загрязненных территориях. Так, с увеличением степени загрязнения, от незагрязненных к сильнозагрязненным территориям, показатели видового разнообразия Шеннона и Симпсона равны 0.64, 0.41, 0.19, 0.1 и 0.7, 0.51, 0.26, 0.11 соответственно. Из этих двух показателей индекс Симпсона более чувствителен к изменению обилия самых массовых видов, а индекс Шеннона, напротив, отражает изменения в обилии редких видов: чем меньше индекс Шеннона, тем меньше и видовое разнообразие сообщества.

О снижении видового разнообразия сообщества мелких млекопитающих, обитающих на загрязненных территориях, свидетельствует также увеличение индекса доминирования Симпсона, который описывает вероятность принадлежности любых двух особей, случайно отобранных из неопределенно большого сообщества, к одному и тому же виду. Мера доминирования уделяет основное внимание обилию самых обычных видов, а не видовому богатству и возрастает на фоне уменьшения равномерности распределения видов по обилию в сообществе. Так, наибольший индекс доминирования Симпсона характерен для сильнозагрязненного участка (0.89) и снижается с уменьшением степени загрязнения — до 0.3 на незагрязненных участках. С предыдущим показателем связан и обратно пропорционален ему индекс выравненности Пиелу (показывает относительное распределение особей среди видов), имеет самый высокий показатель на незагрязненных территориях (0.76) и минимальный на сильнозагрязненных участках (0.33).

Таким образом, нефтяное загрязнение приводит к существенным сдвигам структуры и численности сообществ мелких млекопитающих, снижает относительное обилие и изменяет видовой состав. Показатели видового разнообразия и численности изменяются в градиенте нефтяного загрязнения и имеют обратную зависимость от степени загрязнения.

INFLUENCE OF OIL POLLUTION ON THE SMALL MAMMALS
COMMUNITIES OF THE MIDDLE TAIGA OF KHANTY-MANSI
AUTONOMOUS OKRUG

Tadzhidinov V. O.

FSBEI HE «Northern Trans-Ural SAU», Tyumen, Russia

e-mail: tadzhidinov_vo@mail.ru

Parameters of biodiversity (indexes of Shannon, Simpson, Pielou) in small mammals inhabiting territories ranged on a degree of petroleum soil pollution are studied. It was found, that petroleum pollution results in essential shifts in structure and numbers of small mammals communities, decreases a relative abundance and changes specific structure in a gradient of contamination. Inverse relationship of investigated parameters from the degree of petroleum pollution was shown.

Key words: *petroleum pollution, small mammals, biodiversity.*

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ
ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ ОХРАНЯЕМОГО ЭПИФИТНОГО
ЛИШАЙНИКА *EVERNIA DIVARICATA* (L.) АСН. В УСЛОВИЯХ
МАЛОНАРУШЕННОГО ЛЕСА (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ)

Тарасова В. Н.¹, Обабко Р. П.^{1,2}, Фаворская М. А.³

¹*Петрозаводский государственный университет, г. Петрозаводск, Россия*

²*Институт леса Карельского научного центра РАН, г. Петрозаводск, Россия*

³*Отделение международной некоммерческой организации GREENPEACE в России,
г. Москва, Россия*

e-mail: tarasova1873@gmail.com

Популяционная экология лишайников — молодое и мало разработанное направление лихенологии. Вместе с тем знание особенностей популяционной структуры, ее взаимосвязей с условиями среды позволяет решать многие теоретические и практические задачи, включая изучение диапазонов устойчивости отдельных видов, оценки их способности к восстановлению после нарушений, оценку текущего состояния, прогноз изменения в будущем, а также разработку стратегии их охраны.

В последнее время, благодаря новым возможностям современной статистики, в экологии существенно возрос интерес к изучению пространственной структуры популяций и сообществ, однако в лихенологии этот вопрос остается практи-

чески неизученным. Между тем знание пространственной структуры позволяет объяснить закономерности произрастания и распространения талломов лишайников внутри лесных сообществ.

Лишайник *Evernia divaricata* (Parmeliaceae) — циркумбореальный вид, с широким ареалом, включающим тайгу и горные области почти по всей территории Европы и Азии. Это относительно крупный кустистый лишайник, достигающий в длину 20–40 см. Размножение вида происходит почти исключительно вегетативно, путем фрагментации повисающего таллома. В отличие от спор полового и бесполого размножения, а также специализированных структур вегетативного размножения (соредий и изидий) эти фрагменты достаточно крупные и тяжелые. Агентом их расселения служит ветер, а также, вероятно, птицы, поэтому вид распространяется довольно медленно. Апотеции у лишайника развиваются, но редко; еще реже образуются соралии.

По экологической характеристике *E. divaricata* — типичный эпифитный вид, произрастающий на стволах и ветвях хвойных деревьев, реже — лиственных, чаще всего в лесах с проточным или застойным увлажнением. Лишайник традиционно считается видом-индикатором малонарушенных бореальных лесов; внесен в Красную книгу Республики Карелии (2007). Он имеет охранный статус в смежных с Карелией регионах: в Вологодской (2004), Ленинградской (2000), Мурманской областях (2014), а также в Восточной Фенноскандии (1998), Норвегии (2010) и Финляндии (2010).

Исследование выполнено на территории заповедника «Кивач» (подзона средней тайги) в пределах низинного участка холмистой моренной равнины, покрытой ельником травяно-кустарничковым сфагновым, со значительной примесью березы, с давностью нарушения >290 лет. В этом местообитании ценопопуляция *E. divaricata* имеет высокую плотность и образует пятно на площади 0.4 га. В ходе обследования была изучена центральная, наиболее плотно заселенная часть (50×60 м) площадью 0.3 га. Регистрацию талломов вида производили методом сплошного учета на высоте 0–2 м; отмечали характеристики деревьев и микроусловий; для каждого образца измеряли длину и ширину таллома. На всем участке выполнено картографирование всех деревьев и кустарников (потенциальных субстратов) высотой >1 м. Данные о пространственной структуре обрабатывали при помощи программы MapInfo и с применением функции $K(r)$ Рипли, реализованной в пакете Spatstat среды статистического программирования R.

Установлено, что на 593 деревьях и кустарниках, обнаруженных на обследованном участке, произрастает 874 таллома *E. divaricata*. Длина таллома варьирует от 0.5 до 39 см, средняя длина составляет 7.4 ± 0.14 см, плотность в сообществе — 0.3 шт/м². Вид заселяет большой спектр вертикальных субстратов (стволы крупных берез и сосен, ветви елей, сухостойный можжевельник, стволы старой ивы, ветви рябины и ольхи), но основными форофитами являются *Picea* spp. (53% всех талломов) и *Betula* spp. (34%), при этом максимальное число талломов отмечается на ветвях ели (47%) разного возраста и стволах крупных берез (33%).

Еловый древостой абсолютно разновозрастной структуры, что характерно для ненарушенных коренных еловых лесов. Возраст деревьев ели и березы варьирует от 18 до 286 лет, высота составляет 0.6–24 м. Изучение пространственной структуры отдельных видов форофитов показало, что деревья ели размещены в сообществе случайно; то же наблюдается и для деревьев данного вида с произрастающими на них талломами *E. divaricata*. Деревья березы произрастают контагиозно, при этом особи группируются в радиусе 0.5–14 м, что, вероятно, вызвано особенностями вегетативного размножения данного вида. Для деревьев березы с талломами лишайника также отмечается групповое размещение, однако при радиусе 1–2 м (в большей степени) и 4–7 м, 10–11 м (в меньшей степени).

В объединенной выборке деревьев особи потенциальных форофитов всех видов размещены в горизонтальном пространстве сообщества контагиозно и группируются на расстоянии, не превышающем 1–2 м. В то же время особи деревьев и кустарников с талломами *E. divaricata* образуют группировки более выражено (при более высоких значениях функции Рипли) и при радиусах 1–3 м (в большей степени), а также при 5, 7, 12 м.

Визуализация данных по максимальной длине таллома, их числу на дереве и наличию на деревьях на высоте >2 м позволяет выделить конкретное место в пространстве сообщества — предположительное начало расселения ценопопуляции вида, начавшееся от исходного материнского таллома. Наиболее успешное (и вероятностное) воспроизводство новых талломов происходит на субстратах, произрастающих на расстоянии, не превышающем 1–3 м от местообитания материнских талломов. При увеличении времени для роста и расселения вероятность перенесения талломов на более дальние расстояния повышается, в результате чего образуются отдельные ядра (группы большого числа деревьев, заселенных лишайником, с максимальной длиной и плотностью талломов), образовавшиеся от исходной материнской группировки. В результате в сообществе появляются объединения особей форофитов, заселенных *E. divaricata*, имеющих радиус 5 м и более.

Таким образом, важнейшим условием для распространения вида является близость к источнику расселения, наличие подходящих условий для закрепления фрагментов талломов и длительность его существования.

Работа выполнена в рамках государственного задания кафедры ботаники и физиологии растений ПетрГУ (проект № 5.8740.2017/к, Министерство образования Российской Федерации).

THE FEATURES OF SPATIAL STRUCTURE POPULATION OF PROTECTED EPIPHYTIC LICHEN *EVERNIA DIVARICATA* (L.) ACH. IN OLD-GROWTH FOREST (REPUBLIC OF KARELIA)

Tarasova V. N.¹, Obabko R. P.^{1,2}, Favorskaja M. A.³

¹Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Russia

²Forest Research Institute of Karelian Research Center RAS, Petrozavodsk, Russia

³Office of international environmental organization GREENPEACE in Russia, Moscow, Russia

e-mail: tarasova1873@gmail.com

The spatial structure of population of lichen *Evernia divaricata* with dissemination through thallus fragmentation has been studied. It is shown that the most successful (and probabilistic) reproduction of new individuals from maternal thalli occurs on new substrates growing at a distance not exceeding 1–3 m.

Key words: spatial structure, *Evernia divaricata*, old-growth forest.

ИНВАЗИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ ВО ФЛОРЕ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Третьякова А. С.

Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия

e-mail: Alyona.Tretyakova@urfu.ru

В настоящее время фракция адвентивных растений в Свердловской области насчитывает 360 видов. По основным показателям таксономической структуры адвентивная фракция флоры Свердловской области резко отличается от аборигенной (бореальной). Более южный характер адвентивной фракции флоры обнаруживается в повышенной роли ксерофильных семейств (*Brassicaceae*, *Cheporodiaceae*, *Lamiaceae*, *Malvaceae*, *Boraginaceae*) и родов (*Atriplex*, *Chenopodium*, *Malva*). Такая структура объясняется тем, что основными источниками заноса адвентивных видов являются флоры более южных регионов — Южная Европа, Юго-Восточная Азия, Южная Сибирь.

Биоморфологический спектр адвентивной фракции флоры Свердловской области существенно отличается от такового аборигенной фракции. В обоих случаях преобладают травянистые жизненные формы, но в аборигенной фракции большинство из них многолетние травы, а в адвентивной — малолетние. Относительно выше в адвентивной фракции доля деревьев и кустарников благодаря древесным интродуцентам. Абсолютно отсутствуют среди антропофитов споровые растения.

Основу адвентивных растений составляют представители сегетальной и, особенно, рудеральной ценоотических групп. На долю видов, характерных для вторичных местообитаний, приходится в целом около половины видового состава адвентивной фракции (53%). Небольшим числом видов представлены растения естественных растительных сообществ: луговых (*Centaurea jacea* и *Myosotis arven-*

sis), степных (*Reseda lutea*), водных (*Eloдея canadensis*, *Lemna gibba*), прибрежно-водных (*Typha laxmannii*) и др.

Адвентивная фракция отличается повышенной динамичностью видового состава. Для нее характерны две основные тенденции. Первая — привнесение новых видов: за период с середины XIX в. и на начало XXI в. она пополнилась более чем 180 адвентивными видами. Вторая тенденция — исчезновение видов. Так, за этот же период исчез из состава адвентивной флоры 21 вид: сеgetальные растения, исчезающие в связи с изменением состава возделываемых растений и совершенствованием методов очистки зерна; культивируемые пищевые и декоративные растения, исключенные из ассортимента широко возделываемых растений; случайно заносимые редкие адвентивные растения.

Нами изучено распространение адвентивных видов в антропогенных и природных местообитаниях. Максимальное число адвентивных видов (215) отмечено в селитебных местообитаниях, а в парковых и кладбищенских их почти вдвое меньше: 127 и 112 видов соответственно. С рудерально-сеgetальными местообитаниями связано 286 (75%) адвентивных видов. Общей чертой антропогенных местообитаний является крайне ограниченное число экотопически специфичных видов — их доля изменяется от 1% до 20%. Большим своеобразием отличаются флоры транспортных, селитебных и свалочных местообитаний.

В природных местообитаниях встречается 130 адвентивных видов. Наибольшим разнообразием адвентивных растений отличаются водные и прибрежные (82 вида) и луговые (87 видов) местообитания. Для петрофитных и болотных местообитаний характерно крайне низкое участие адвентивных растений — 43 и 15 видов соответственно. В широком смысле все 130 видов адвентивных растений, встречающихся в растительных сообществах естественного происхождения, могут рассматриваться как инвазионные.

Еще один аспект изучения адвентивных растений в Свердловской области — рассмотрение особенностей их географического распространения. Южные территории области отличаются повышенным видовым богатством чужеродных растений и насчитывают в своем составе от 117 до 136 видов. С продвижением на север число чужеродных видов резко сокращается — 60–69 видов. Максимальным разнообразием адвентивных растений (218 видов) и высокой специфичностью видового состава характеризуется южнотаежный район Свердловской области, где расположен областной центр г. Екатеринбург.

Группы специфичных видов для западных и восточных районов области небольшие по объему. Так, нами отмечено пять средне- и южно-европейских по происхождению видов, все местонахождения которых расположены западнее линии Екатеринбург–Серов, большей частью в Красноуфимской лесостепи: *Impatiens parviflora*, *Chaenorhinum minus*.

Группа растений, находящихся на западном пределе распространения, более многочисленна и насчитывает 30 адвентивных видов, встречающихся исключительно в восточных районах области (восточнее линии Екатеринбург–Серов): *Aconogonon divaricatum*, *Eragrostis pilosa*, *Plantago depressa* и др.

Общеизвестно, что основной вектор антропогенных миграций видов направлен с юга на север. В частности, около трети адвентивных видов на Среднем Урале имеют южное происхождение: степные (48 видов) и лесостепные (28 видов). Для многих из них северная граница распространения находится в полосе южной тайги: *Salsola tragus*, *Isatis costata*, *Gypsophila perfoliata*, *Cardaria draba*, *Taraxacum stenolobum* и др. Для 6 видов северная граница распространения располагается в средне-таежных районах области: *Artemisia dracuncululus*, *Lepidium latifolium*, *Dracocephalum nutans*. Один лесостепной вид (*Rumex stenophyllus*) и три степных (*Artemisia sieversiana*, *Saussurea amara*, *Atriplex patens*) достигли района северной тайги.

Обратные случаи, когда адвентивные виды проникают из северных районов в южные, — более редки. Например, в Свердловской области в г. Екатеринбурге отмечены единичные находки арктобореального (*Rumex sibiricus*) и гипоарктобореального (*Elymus turuchanensis*) видов. Оба этих вида являются крайне редкими эфемерофитами.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 19-016-00135).

INVASIVE PLANTS IN THE FLORA OF SVERDLOVSK REGION

Tretyakova A. S.

Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia

e-mail: Alyona.Tretyakova@urfu.ru

The article considers modern biological diversity of alien plants in the flora of the Sverdlovsk region (Middle Urals) and their bioecological features. We have shown their biotopic and geographical distribution in the region.

Key words: biodiversity, flora, Sverdlovsk region, alien plants.

ВЕСЕННИЙ АСПЕКТ НАСЕЛЕНИЯ МНОГОНОЖЕК (СНІЛОРОДА, ДІПЛОРОДА) ЗАПОВЕДНИКА ШАЙТАН-ТАУ

Фарзалиева Г. Ш.

Пермский государственный национальный исследовательский университет,
г. Пермь, Россия

e-mail: g.farzalieva@yandex.ru

Шайтан-Тау — государственный природный заповедник федерального значения, расположен на севере Кувандыкского района Оренбургской области, на

территории одноименного хребта Южного Урала. Главной особенностью заповедника является уникальная дубравная лесостепь, лучшая по степени сохранности на всем пространстве восточно-европейской лесостепи от Прикарпатья до Южного Урала (Заповедник Шайтан-Тау, 2019). До настоящего времени информация о многоножках заповедника отсутствовала.

Изучение населения многоножек проводилось методами почвенных ловушек (пластиковые стаканы объемом 250 мл с фиксатором) и почвенных проб (25x25 см). Для этого в начале мая 2018 г. было установлено по 10 ловушек в 14 биотопах, расположенных на межгорном профиле вдоль поймы р. Сакмары, почвенные пробы были взяты в 6 лесных биотопах. Обнаружено 8 видов хищных многоножек и только один вид растительноядных диплопод — кивсяк серый *Rossiulus kessleri*, который является характерным лесостепным элементом (Головач, 1995). Среди хищных многоножек фаунистический интерес представляет находка лишь одного вида — степной костянки *Lithobius steppicus*, впервые отмеченной в лесостепи. Остальные виды широко распространены в умеренной полосе Приуралья.

Методом почвенных проб исследовано население многоножек осинника, березняка, ильмово-тополевого прибрежного леса и двух дубрав, различающихся положением на южном и северном склонах гор. В лесных сообществах плотность многоножек значительно варьировала — от 41–47 экз/м² в дубравах до 130 экз/м² в осиннике. Всего в почвенных пробах обнаружено 6 видов хилопод и 1 вид диплопод (*R. kessleri*). Доминантным видом во всех биотопах была хищная костянка *Lithobius curtipes*. Наибольшим видовым богатством (5 видов) и своеобразием населения многоножек отличался ильмово-тополевый прибрежный лес (только здесь обнаружены влаголюбивая костянка *Lamyctes emarginatus* и землянка *Strigamia pusilla*).

Попадаемость многоножек различалась между биотопами на порядок: от 1.3 в пойменном ильмово-тополевым лесу до 150.5 экз/100 лов.-сут. в горной степи. Во всех случаях высокая попадаемость обусловлена активностью неполовозрелых особей кивсяка *R. kessleri*. Попадаемость хилопод была очень низкой как в лесных, так и безлесных сообществах (от 1.3 до 4.2 экз/100 лов.-сут.). В лесных сообществах отмечены два вида костянок *Lithobius proximus* и *L. curtipes*, в то время как землянка *Pachymerium ferrugineum* и костянка *Lithobius steppicus* обнаружены только в степи.

В целом весенний аспект населения многоножек лесных биоценозов однообразен, со сходным комплексом видов и преобладанием неполовозрелых особей. Население степных и луговых сообществ отличается резким доминированием лесостепного кивсяка *R. kessleri*.

Сравнение результатов двух методов позволяет предположить, что хищные многоножки исследованных сообществ весной обладают слабой горизонтальной миграционной активностью и большую часть времени находятся в толще подстилки. Единственный вид диплопод, напротив, демонстрирует значительную горизонтальную активность, о чем косвенно свидетельствует очень высокая попадаемость этого вида в некоторых сообществах.

SPRING ASPECT OF THE MYRIAPODA ASSEMBLAGES (CHILOPODA, DIPLOPODA) OF THE SHAITAN-TAU RESERVE

Farzalieva G. Sh.

Perm state university, Perm, Russia

e-mail: g.farzalieva@yandex.ru

Myriapoda population of the natural reserve Shaitan-Tau was first time investigated in the work. Eight species of carnivorous centipedes were found out as also one species of phytivorous diplopods — grey vegetable-eating milliped *Rossiulus kessleri* — which is a character forest-steppe species. First time for forest-steppe zone the stone centipede *Lithobius steppicus* was remarked.

Key words: *centipedes, Shaitan-Tau, vernal phenological aspect, population.*

ГРАДИЕНТ АФФЕРЕНТАЦИИ ОТ СОЦИАЛЬНО-ЗНАЧИМОГО ОБЪЕКТА КАК ФАКТОР МЕДИЦИНСКОЙ УСТОЙЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИОННОГО СОЦИОЦЕНОЗА — СОЦИАЛЬНОГО ОРГАНИЗМА

Худоногов И. Ю.

Ростовский государственный медицинский университет, г. Ростов-на-Дону, Россия

e-mail: fux1@ya.ru

Представлена новая методология мониторинга человеческих сообществ, основанная на параллельном изучении накопленной заболеваемости и градиента афферентации от социально значимых объектов в рандомизированных выборках взрослого населения, находящихся в меняющейся информационно-когнитивной и социально-экономической среде.

Наблюдения за изменениями общественной жизни в России за последние 30 лет позволяют предположить, что одноименное социальное образование обладает всеми свойствами биоценоза (объединения в одном пространственно-временном континууме различных видов животных, растений и представителей других царств живого мира) и может называться соответственно социоценозом, состоящим исключительно из людей, разбитых в свою очередь на социальные группы и слои (аналоги видов или родов биоты), связанные между собой устойчивыми товарно-денежными и аффилиативно-когнитивно-информационными связями. При переходе от филогенеза (истории вида или рода) к филоценогенезу, как к истории группы видов или родов (дословно с греч.: phylon — род, koinos — общий

(общность), *genēs* — происхождение, зарождение, развитие), мы можем утверждать, что имеем дело с частным случаем биологической эволюции, подчиняющейся общим закономерностям и базовым свойствам материи, к которым можно отнести дискретность. Например, можно четко различать границу между различными участками геологического, гидрологического, биологического, экономического, социального, информационного и иных пространств и считать их условно однородными внутри границ рассматриваемого участка. При этом различия между участками определяются в первую очередь различиями в индивидуальном развитии биоценологических (социоценологических) систем. Важным фактором устойчивости ценоза считается сбалансированность потоков энергии-вещества между участками (слоями, уровнями, звеньями пищевой цепи). Дисбаланс потоков вызывает сукцессию — наследование — смену одного ценоза другим, что обозначает для предшественника его гибель, которая происходит латентно и начинается для социоценозов с ухудшения показателей общественного здоровья (ОЗ). В нашем исследовании таким критерием ОЗ стал уровень накопленной заболеваемости (НЗ), устойчивый рост которого предвещает сукцессию.

Вышесказанное определило цель нашей работы: верифицировать устойчивость социального организма (социоценоза Южного и Северо-Кавказского федеральных округов) на основе измерения градиента афферентации (ГА) от социально значимого объекта (СЗО) как объективной характеристики сукцессии, начинающейся с энергетического (информационно-вещественного) дисбаланса. Методическую основу работы составили исторический, социологический и статистический методы. За период с 2014 по 2016 г. было обследовано 1657 взрослых жителей СКФО и ЮФО. Количественный анализ социально значимых информационных потоков внутри экспериментального социоценоза в условиях разворачивающегося экономического кризиса позволил выявить значимый энергетический (информационно-вещественный) дисбаланс. Авторы предлагают точку отсчета и шкалу, позволяющую объективно оценивать энергетический баланс (устойчивость) социоценоза в меняющейся социально-экономической среде. В результате работы было установлено, что через выборку протекал общий поток СЗО (Худонов, 2017), интенсивность которого равнялась 75.9 СЗО на каждые 100 человек. Поток состоял из приобретений и потерь. Потери преобладали у 9.8% участников опроса, нулевой баланс был у 43.9%, а 46.3% — чаще приобретали. В целом по выборке потерь было зарегистрировано на 8.8% больше, чем приобретений. Этот дисбаланс мы склонны относить к предвестникам сукцессии российского социоценоза. Однако выделение из потока СЗО самостоятельной альтруистической (АЧ) и прагматической (ПЧ) частей позволило надеяться на благоприятный исход социогенеза. В АЧ потока, который и соответствовал духовным ценностям (СЗО), приобретений было на 30.8% больше, чем потерь, что, очевидно, связано с активизацией религиозной деятельности основных конфессий России. В ПЧ потока потерь было на 73.4% больше, чем приобретений (экономический кризис). Угловые коэффициенты при сопоставлении с НЗ составили: при потерях в АЧ: 0.42, ПЧ: 0.60; приобретениях в АЧ: — 0.25; ПЧ: — 0.74.

В заключении необходимо отметить, что зафиксированные предпосылки ухудшения параметров социоценоза (вплоть до сукцессии) понятны и легко объяснимы с точки зрения информационно-когнитивных диспропорций, и они же свидетельствуют о существовании возможностей для улучшения массового здоровья на фоне качественного изменения потока СЗО. Основой предлагаемой стратегии адаптации населения к социально-экономической нестабильности являются информационно-когнитивные инвестиции духовных ценностей в аксиологическую сферу каждого человеческого индивида.

GRADIENT OF AFFERENTATION FROM SOCIAL-SIGNIFICANT OBJECT AS A FACTOR OF MEDICAL SUSTAINABILITY OF POPULATION SOCIOCENOSIS — SOCIAL ORGANISM

Khudonogov I. Yu.

Rostov State Medical University, Rostov-on-Dong, Russia

e-mail: *fux1@ya.ru*

A methodology of human communities (sociocenos) monitoring which based on parallel studying of cumulative morbidity and gradient of afferentation from social — significant objects in samples of adult population is offered. Sociocenos, similarly biocenosis, consists of people divided into social groups and layers (similarity of species / genus of biota), connected among themselves by steady commodity-money relations and affiliate-cognitive-informational links. Imbalance in sociocenos it is connected with deterioration of public health parameters which criterion is the level of cumulative morbidity the growth of which foreshadows succession.

Key words: *sociocenos, the public health, cumulative morbidity.*

СПЕЦИФИКА СООБЩЕСТВ МИКРОМАМАЛИЙ И ИХ ЗАРАЖЕННОСТИ ГЕЛЬМИНТАМИ В УРБАНОГЕННО-НАРУШЕННЫХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ: ЛЕСОПАРКАХ И ПАРКАХ

Черноусова Н. Ф.

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

e-mail: *nf_cher@mail.ru*

Лесопарки г. Екатеринбурга — лесные экотоны в широком смысле этого слова (Соловьева, Розенберг, 2006), испытывающие аэротехногенное загрязнение и ре-

креационное воздействие, различающееся по степени нагрузки в разных частях лесопарка, в зависимости от близости к застройке. Они отличаются от естественных лесных сообществ снижением возобновительной способности насаждений, увеличением густоты подлеска и обогащением его видового состава. Рекреационная нагрузка приводит к нарушению лесной подстилки, почвенного покрова, внедрению под лесной полог синантропных видов растений. (Черноусова и др., 2014). Целью работы было изучение сообществ микромаммалий и зараженности их эндопаразитами в урбаногенно-нарушенных лесных экосистемах.

Исследования проводили в пяти лесопарках, расположенных по периметру города и двух внутригородских лесных участках: Центральном парке культуры и отдыха (ЦПКиО) и закрытой территории Дендрария Ботанического сада УрО РАН, которые диаметрально отличаются по уровню рекреационной нагрузки. В результате многолетних исследований установлено, что в лесопарках одного типа лесорастительных условий мелкие млекопитающие имеют сходную динамику, однако внутри города эта закономерность нарушается. Стрессовые условия городской среды являются более мощным фактором воздействия на структуру и динамику мелких млекопитающих, чем тип лесорастительных условий (Черноусова, 2010). Для городских сообществ характерна более высокая численность грызунов за счет гемисинантропных видов рода *Apodemus*, обычно избегающих хвойных лесов: малой лесной (*Apodemus (Sylvemus) uralensis*) и полевой (*A. agrarius*) мышей. Это в большей степени следствие обогащения видового состава и увеличения густоты кустарникового подлеска, смещающие градиент местообитаний в благоприятные для этих видов условия. Повышение температуры в окрестностях города за счет его теплового излучения также благоприятствует распространению мышей рода *Apodemus*. Причем, как показано нами ранее (Черноусова, 2010), если в 90-е годы доминировала полевая мышь, то в последующие ее почти полностью вытеснила малая лесная, ставшая доминантом почти во всех лесопарках и внутригородских лесных участках.

Наиболее высокие индексы разнообразия и выровненности, и самый низкий индекс доминирования (*D*) обнаружены для сообщества микромаммалий естественного лесного насаждения, а самые низкие индексы Шеннона и Пиелу, и высокий индекс *D* оказались у сообществ внутригородских участков: в Дендрарии (участок без рекреации) и ЦПКиО (максимальная рекреация). Несмотря на достаточно большую площадь Центрального парка, покрытую сосновым лесом, условия здесь наиболее неблагоприятны для типичных лесных видов из-за наличия выраженного фактора беспокойства, поэтому их число и обилие минимально. В лесопарках показатели разнообразия сообществ занимают промежуточное положение между городскими локалитетами и контрольным лесом. Как уже указывалось, доминирующим видом в городской черте почти во всех локалитетах была малая лесная мышь, лишь в юго-западном и северо-западном лесопарках содоминантом была рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*), она же была доминантом в контрольном лесу.

Инвазию эндопаразитами детально проанализировали для наиболее многочисленного в лесопарках и парках вида грызунов — лесной мыши. Первоначально рассмотрели возможность связи между обилием вида-хозяина (*A. uralensis*) и экстенсивностью его инвазии (*ЭИ*) гельминтами в динамике за три года. Хотя для трех из семи изученных локалитетов коэффициент корреляции между обилием грызуна и *ЭИ* ≈ 0.7 (для остальных не превышая 0.5), во всех случаях он не был значимым. Фактически связь между численностью лесной мыши и *ЭИ* эндопаразитами отсутствует, и заражение животных гельминтами происходит при любом обилии популяции хозяина. Наиболее высокие показатели *ЭИ* всеми гельминтами *A. uralensis* зафиксировали на внутригородских участках: ЦПКиО и Дендрарии. Однако значимые различия в *ЭИ* мышей между отдельными местообитаниями были только для двух локалитетов: ЦПКиО (самая высокая *ЭИ*) и лесопарком в юго-юго-западной части города, где *ЭИ* была самой низкой. Наибольшее число всех гельминтов на одну зараженную особь (интенсивность инвазии — *ИИ*) выявлено в наименьшем по площади участке — Дендрарии. Здесь этот показатель был почти в два раза выше, чем во всех лесопарках. Однако ни в одном случае сравнения сайтов *ИИ* эндопаразитами значимо не различались из-за высокой изменчивости показателя, хотя в среднем отличались иногда более чем в два раза. При анализе по отдельным классам гельминтов: ни для цестод, ни для нематод *ИИ* мышей из изученных локалитетов также значимо не различалась. В среднем для всех участков *ЭИ* мышей нематодами была более чем в два раза выше, чем цестодами ($t = 5.7, p < 0.01$).

Особый интерес с практической точки зрения представляет анализ инвазии грызунов опасными для человека гельминтами. Наиболее зараженной ими оказалась популяция *A. uralensis* в Дендрарии. Здесь *ЭИ* ими была значительно выше, чем на других городских лесных участках. *ИИ* опасными для человека гельминтами в Дендрарии также была более чем в два раза выше, чем в остальных локалитетах, уступая только юго-западному лесопарку, где этот показатель оказался в полтора раза выше, чем даже в Дендрарии. Благоприятным с эпидемиологической точки зрения было то, что в наиболее часто посещаемых людьми лесопарках (Лесоводов России и юго-юго-западном), где процент мышей с опасными для человека гельминтами сравним с другими местообитаниями, *ИИ* оказалась наименьшей. В Центральном парке процент мышей, зараженных опасными для человека гельминтами, был относительно низким — около 20%, а *ИИ* сравнима с остальными обследованными участками (кроме Дендрария).

Таким образом, фитоценотические характеристики нижних ярусов, имеющие первоочередное значение для мелких млекопитающих, различаются между местообитаниями в зависимости от степени урбаногенного воздействия. В трансформированных сосновых фитоценозах лесопарков и парков происходят изменения, приводящие к формированию относительно устойчивых во времени сообществ, отличающихся от окружающих естественных лесных сообществ как по видовому составу микромаммалий, так и по характеризующим их параметрам разнообразия. За счет более высокой численности грызунов в городской черте создаются условия для поддержания эпизоотий, в том числе и опасных для человека гельминтов.

**SPECIFICITY OF MICROMAMMALIA COMMUNITIES AND THEIR
INFESTATION WITH HELMINTHS IN FOREST ECOSYSTEMS
DISTURBED BY URBANIZATION: PARK-FORESTS AND PARKS**

Chernousova N. F.

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

e-mail: nf_cher@mail.ru

Micromammal communities and their infestation by endoparasites in disturbed by urbanization forest ecosystems were studied. It was found out the changes in the transformed pine phytocenoses of the park-forests and the parks that bring about the formation of relatively stable in time communities, which differ from the surrounding natural forest communities both in the micromammalia species composition and in their diversity parameters. Due to the higher rodent abundance in the urban area there are conditions for the maintenance of epizootics, including dangerous to human helminths.

Key words: *micromammal communities, urban ecosystems, endoparasites.*

**ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ РАЗВИТИЯ НЕПРЕРЫВНОЙ
ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СЕТИ В ПРЕДЕЛАХ УРАЛЬСКОЙ ГОРНО-
РАВНИННОЙ СТРАНЫ**

Чибилёв А. А.¹, Чибилёва Т. В.²

¹*Институт степи УрО РАН, Россия, Оренбург*

²*Оренбургский государственный педагогический университет, Россия, Оренбург*

e-mail: orensteppe@mail.ru; nelon2007@yandex.ru

Уральская горно-равнинная страна как природное образование — один из крупных мегарегионов Евразии идентифицируется как самостоятельная трансконтинентальная физико-географическая страна, объединяющая горные, предгорные и равнинные ландшафты с широким спектром широтных зон (от полупустынь до тундры) и высотных поясов (от горной степи до гольцов и современных ледников) (Чибилёв, 2011). Уникальность географического положения Урала, связанная с тем, что он является единственной крупной орографической структурой Евразии, имеющей меридианальное простирание, протяженностью более чем 2600 км при ширине от 120 до 480 км.

Как природная страна Урал имеет четко выраженную срединную часть, т.н. «костяк» горной системы. В северной части продолжением меридианального остова горной системы является невысокий хребет Пай-Хой, который вытянут

в северо-западном направлении и обрывается на побережье Карского моря. На юге Мугоджары имеют продолжение в виде узкой холмистой гряды Шошкаколь, упирающейся в пустынное Шагырайское плато, представляющее собой северные чинки плато Устюрт. Горы Урала представлены двумя-тремя субпараллельными хребтами, за исключением его самой узкой части (хребет Пайер) и наиболее широкой части в пределах Южного Урала, где прослеживается до 6–9, расходящихся в виде луча хребтов.

С запада к осевой части Урала примыкают предгорные холмистые и увалистые равнины, а также обширное Уфимское плато. С востока примыкают параллельные хребты разной высоты (Малый Урал, Ильмены, Крыкты, Ирендык), узкая полоса предгорных равнин, а к югу от Верхотурья до Мугоджар обширная высокая плоская равнина Уральского пенепплена.

С учетом рассмотренного орографического строения Уральской горно-равнинной страны, спектра широтных зон и высотных зон авторами предложена принципиально новая схема природного районирования Урала в качестве физико-географической основы формирования ландшафтно-экологического каркаса и создания непрерывной сети особо охраняемых природных территорий (ООПТ). В отличие от всех известных схем районирования Урала (Добрынин, 1948; Макунина, Соловьев, 1959; Прокаев, Оленев, 1962; Чикишев, 1966 и др.) предлагается выделить 9 областей (Югорская, Заполярно-Уральская, Полярно-Уральская, Приполярно-Уральская, Северо-Уральская, Средне-Уральская, Южно-Уральская, Приюжно-Уральская, Мугоджарская). На основе анализа морфологического строения выделенных областей Урала выделяется 36 подобластей от низменно-равнинных до среднегорных. Данная сетка природного районирования Урала учитывает орографические, широтно-зональные и высотно-зональные особенности мегарегиона и предлагается в качестве матрицы размещения репрезентативной сети ООПТ. С учетом существующей сети государственных заповедников новые природные резерваты в ранге заповедников, или их участков (в т.ч. в заповедных зонах национальных парков) необходимо создать в каждой из выделенных 36 подобластей. Количество заповедников может быть меньшим за счет создания кластерных участков, охватывающих подобласти по широтному профилю, включая: центральную горную часть, западные, восточные предгорья и равнины по типу организации госзаповедника «Оренбургский», включающего в себя пять кластерных участков, расположенных по широтному профилю на отрезке протяженностью 750 км.

Важным условием создания репрезентативной сети ООПТ является необходимость включения в состав региональных КЛТ (ключевых ландшафтных территорий, образующих заповедники), следующих разновидностей ландшафтных эталонов (Чибилёв, 2011):

-зональных ландшафтных эталонов, в первую очередь плакоров на равнинах, высоких равнинах и горных плакоров — плато;

- ландшафтно-геоморфологических эталонов, охватывающих разнообразие форм рельефа;
- ландшафтно-гидрологических узлов, охватывающих истоки и верховья важнейших рек разных бассейнов;
- биолого-популяционных эталонов, в т. ч. убежищ редких и эндемичных видов флоры и фауны — рефугиев;
- экотонных ландшафтных эталонов;
- эталонов характерных и редких ландшафтов;
- высотно-ландшафтных эталонов, в первую очередь, на главных вершинах осевой части Уральских гор;
- рекреационно-эстетических ландшафтных объектов.

Пространственный анализ существующей сети заповедников и национальных парков позволяет выявить области и подобласти Урала, не обеспеченные репрезентативными ООПТ. Это, в первую очередь области Заполярного, Приполярного и Полярного Урала, подобласти восточного склона Урала и Мугоджары.

Предложенная матрица физико-географического деления Уральской горно-равнинной страны позволит создать на основе ландшафтно-экологического каркаса единую непрерывную сеть ООПТ, необходимую для сохранения ландшафтного и биологического разнообразия мегарегиона.

Исследование выполнено в рамках темы «Эволюция и пространственная дифференциация ландшафтов Южного Приуралья в условиях климатических и антропогенных изменений» Комплексной программы УрО РАН (№АААА–А18–118011690034–6).

GEOGRAPHIC PRINCIPLES OF THE CONTINUOUS ENVIRONMENTAL NETWORK DEVELOPMENT WITHIN THE URAL HIGHLAND AND PLAINLAND COUNTRY

Chibilev A. A.¹, Chibileva T. V.²

¹*Institute of Steppe of the UB RAS, Orenburg, Russia*

²*Orenburg state pedagogical University, Orenburg, Russia*

e-mail: orensteppe@mail.ru; nelon2007@yandex.ru

Geographic principles of development of the continuous environmental network within the Ural highland and plainland country are represented. The Key Landscape Territory (KLT) system is discussed.

Key words: *environmental network, nature reserves, national parks, the Urals*

ПЕРЕОПЫЛЕНИЕ МЕЖДУ ПОПУЛЯЦИЯМИ КУКУРУЗЫ ПРИ ИХ СОВМЕСТНОМ ВЫРАЩИВАНИИ

Чумаков М. И., Гусев Ю. С., Гуторова О. В., Волохина И. В.

*Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов РАН,
г. Саратов, Россия*

e-mail: *chumakovmi@gmail.com*

С 1985 г. идет активное развитие сельскохозяйственной биотехнологии с использованием генно-инженерно-модифицированных (ГМ) сортов растений. После выпуска ГМ-кукурузы в середине 90-х годов прошлого века вопросы распространения ГМ-культур путем их перекрестного опыления с не ГМ-культурами стали актуальными для сохранения биоразнообразия и практических посевов. Согласно международной Конвенции по биоразнообразию, каждая страна-участница должна разработать стратегию и программу по сохранению и использованию своих биоресурсов, принимая во внимание их гарантированное и безопасное воспроизводство (Голиков и др., 1997). В частности, требуется оценка возможных рисков при выращивании ГМ-сортов для сохранения биоразнообразия, однако научно обоснованной оценки критериев безопасного совместного выращивания нетрансформированных и ГМ сортов растений, и кукурузы в частности, на данный момент в России нет.

В работе приведен анализ мировой литературы за последние 20 лет по экспериментальной оценке возможных рисков распространения ГМ-сортов кукурузы при совместном выращивании с обычными сортами и мер по устранению рисков для сохранения биоразнообразия. Кукуруза (*Zea mays*) является однодомным ветроопыляемым видом и достигает 3 м в высоту, в связи с чем является растением с повышенным риском для распространения ГМ-сортов ветром с пылью, переносимой на сотни метров. Анализ мирового опыта, накопленного в области экспериментальной оценки возможных рисков при выращивании ГМ-сортов кукурузы для сохранения биоразнообразия, показал, что рекомендованные безопасные изолирующие расстояния при совместном выращивании ГМ- и не ГМ-сортов кукурузы весьма различаются в зависимости от страны и законодательных мер. В частности, изолирующие расстояния, рекомендуемые различными странами ЕС, при одинаковом пороге содержания ГМ в пище значительно различаются и составляют от 25 до 600 м (Devos et al., 2005; Riesgo et al., 2010). Впервые для России приведены данные модельных полевых экспериментов по частоте переопыления кукурузы-донора пыльцы с кукурузой-реципиентом в зависимости от факторов, влияющих на распространение пыльцы: расстояние, синхронность цветения донора и рецептора пыльцы, угол листьев. Эксперименты проводились в Саратовском районе Саратовской области, на полях ФГБНУ РосНИИСК «Россорго» (Саратов). Кукуруза-донор пыльцы была окружена линиями-реципиентами с разными сроками цветения. Отбор початков производился на расстоянии

1–40 м. Всего собрано и проанализировано 17 409 зерен четырех линий-реципиентов. Установлено, что максимальный процент (0.01%) скрещиваний у линий кукурузы с одинаковыми сроками цветения зарегистрирован на расстоянии 1–4 м от растения-донора, при увеличении расстояния до 10 м процент скрещиваний падал в 5 раз, а на расстоянии 40 м от растения-донора количество гибридных зерен среди свободно опыленных зерен растения-реципиента падал в 125 раз. Интересно отметить, что на близких расстояниях (1–4 м) гибридные зерна на початках линий-реципиентов наблюдались в 16 раз больше у линии с более ранними сроками цветения или у линии с одинаковыми сроками цветения, но с более острым углом листьев.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 18–29–14048мк).

TRANSPOLLINATION BETWEEN MAIZE POPULATIONS DURING COCULTURING

Chumakov M. I., Gusev Yu. S., Gutorova O. V., Volokhina I. V.

Institute of Biochemistry and Physiology of Plants and Microorganisms RAS, Saratov, Russia

e-mail: chumakovmi@gmail.com

We present an analysis of the world literature on the experimental assessment of the possible risks of the spread of genetically modified Maize varieties cultivated together with conventional varieties and on the measures of eliminating the risks for biodiversity conservation. For the first time in Russia, we present the data from model field experiments on the frequency of transpollination between the pollen donor Maize and the pollen recipient Maize. The dependence of the crossing frequency on the distance, blooming time and leaf angle was determined.

Key words: *Zea mays*, genetically modified varieties, transpollination, biological resources, biodiversity conservation.

НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ НА МАТЕМАТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ МЕЖВИДОВОЙ КОНКУРЕНЦИИ

Юсифов Э. Ф., Мамедов А. А., Новрузов Н. Э., Халилова В. С.

Институт зоологии НАН Азербайджана, г. Баку, Азербайджан

e-mail: director@zoology.science.az

Представлены результаты исследований с помощью математической модели динамики численности членистоногих при их разноуровневых взаимодействиях

в процессе собственного жизнеобеспечения. Модель основана на дифференциальных уравнениях и проявила себя адекватной при сравнении экспериментальных и натуральных данных.

Экосистема как функциональное образование, объединяющее биологические объекты и среду обитания, является необходимым условием существования живых существ. Практически все живые объекты, входящие в состав экосистем, существуют не обособленно, а связаны между собой разнообразными биоценотическими отношениями. Находясь в многоуровневой зависимости от других членов сообщества, между биологическими видами могут возникать самые разные взаимодействия — от истинного нейтралитета до жесткой конкуренции, в основном в сфере трофических и топических связей (Одум, 1975). Выраженные конкурентные отношения возникают в том случае, если живые организмы используют один и тот же пищевой ресурс, наличие которого ограничено в силу его малочисленности или труднодоступности. Формально типы конкурентного взаимодействия могут быть самыми разными — от прямой физической борьбы до вполне мирного сосуществования. Тем не менее виды с одинаковыми кормовыми предпочтениями, состоящие в одном сообществе, рано или поздно вытесняют своих конкурентов. В случае, если ресурс имеется в избыточном количестве, то виды с идентичными потребностями не будут конкурировать друг с другом. В результате межвидовой конкуренции особи одного из видов обычно процветают, тогда как у других могут снижаться репродуктивность, выживаемость молодых особей или скорость их роста. Оказывая влияние на динамику численности популяции, межвидовая конкуренция в свою очередь может влиять на половозрастной состав и пространственное распределение видов (Яковлев, Резникова, 2014).

Описание стратегии и тактики пищедобывательного поведения хищных членистоногих, рассматриваемых в работах отдельных авторов, в значительной степени посвящено хищным представителям классов насекомых и паукообразных (в основном представителей отряда Aranei) (Шаров, 1986; Исаев и др., 2015; Фролов, 2017). В большинстве такого рода публикаций стратегия и тактика освоения жизненного пространства и пищедобывательное поведение хищных членистоногих рассматриваются в общем ключе и основываются на камеральных данных, что, видимо, объясняется отсутствием или недостаточностью объективного материала, сбор которого в полевых условиях чрезвычайно трудоемок. Между тем стратегия и тактика действий любого живого объекта в целях собственного пространственного и трофического жизнеобеспечения может представлять плеяду эпизодов, в целом образующую единую систему внутривидовых и межвидовых конкурентных отношений. В свою очередь каждый из таких эпизодов, возникающих в процессе развития конкурентных отношений, может представлять собой не всегда предсказуемую для исследователя конкурентную ситуацию. Так, например, наблюдения в условиях эксперимента показывают, что переход живых объектов от позиции стратегического конкурентирования к тактическому и его элементам определяется не только необходимостью оперативного использования ресурса,

но и вынужденной адаптацией к каждой тактической ситуации в отдельности. В естественных же условиях, где потенциальные конкуренты обычно располагают более широким спектром объектов питания и практически не ограничены в пространственно-временном отношении, в подобных тактических адаптациях возможно не было бы необходимости.

Цель настоящей работы — исследование с помощью математической модели динамики изменения численности хищников и жертв в сообществе членистоногих в сфере их внутривидовых и межвидовых конкурентных отношений по трофической и топической составляющим.

Объектами для изучения были выбраны пять крупных представителей членистоногих герпетобионтов: пестрый скорпион *Mesobuthus eupeus*, обыкновенная сольпуга *Galeodes araneoides*, паук-тарантул *Lycosaprae grandis*, кольчатая сколопендра *Scolopendra cingulata* и шероховатая жужелица *Carabus scabrosus*, из-за их широкого распространения, схожего сезонного и суточного ритмов активности и синтопичного обитания. Необходимый фактический материал был собран по стандартным методикам, применяемым в энтомологии, в процессе многолетних полевых и стационарных исследований (Фасулати, 1971; Гиляров, 1975) в семиаридных ландшафтах предгорий юго-восточных склонов Большого Кавказа (в пределах Азербайджана). На его основе построена математическая модель, адекватность которой была подтверждена при сравнении экспериментальных и натурных данных.

Конкурентные отношения между членистоногими, представляющими единый или схожий трофический уровень, возникают при потреблении ресурсов, имеющих в ограниченном количестве. Обострение конкурентных отношений происходит в периоды острого дефицита ресурсов. Какие-либо принципиальные различия межвидовой и внутривидовой конкуренции отсутствуют. Возможны случаи большей остроты внутривидовой конкуренции на фоне менее выраженной межвидовой и наоборот. При этом интенсивность обоих типов конкуренции может варьировать в зависимости от условий обитания. Если же условия среды неблагоприятны для одного из видов, то конкуренция между представляющими его особями может со временем усилиться. В результате данный вид может быть вытеснен с территории доминантным видом, для которого существующие условия оказались более подходящими. Однако в сложных по таксономическому составу и экологической структуре сообществах таких обособленных пар среди видов практически не образуется, и проявление конкуренции носит, скорее, диффузный характер, т.е. одновременно конкурируют несколько или даже группы видов за одни и те же факторы среды. Поскольку наличие пищи в необходимом количестве зависит не только от экологических условий биотопа, но и от площади его территории, конкуренция между видами по трофической составляющей может перерасти в конкуренцию по топическому принципу.

При создании математической модели исходили из предположений, что у каждого из хищников имеется потребность в объектах питания с разным спо-

собом передвижения; хищники используют одну стратегию охоты; все процессы — рождаемость, смертность — обладают интенсивностью пропорциональной численности объектов; у хищников присутствуют качественные предпочтения в выборе пищи.

Коэффициенты определяли путем выделения характеристик, присущих модельным объектам. В качестве базовой модели использовалась система «хищник–жертва». Исследования, проведенные с помощью построенной модели, показали, что реакция системы на любое возмущение носит колебательный характер. Характеры решений зависят от начального возмущения и отличаются величиной амплитуды и периода колебаний. Установленные решения математической модели представляют собой аттракторы, которые характерны для биологических систем. Приведенные численные и графические результаты, полученные с использованием предложенной модели, убедительно демонстрируют, что любое изменение начальных данных оказывает влияние на динамику численности паукообразных. Предложенная модель может использоваться для прогнозирования численности герпетобионтных паукообразных на отдельно взятых семиаридных территориях. Использование данной модели в перспективе можно существенно расширить, привлекая большее количество переменных и соответствующих коэффициентов.

SOME RESULTS OF RESEARCH OF INTERSPECIFIC COMPETITION ON THE MATHEMATICAL MODEL

Yusifov E. F., Mamedov A. A., Novruzov N. E., Khalilova V. S.

Institute of Zoology, Azerbaijan National Academy of Science, Baku, Azerbaijan
e-mail: *director@zoology.science.az*

In the work the research of Arthropoda numbers dynamics at their multilevel interactions in the process of life sustenance was carried out by the mathematical model. As a base model was the model «predator-prey». The investigation, implemented by means of built model, has displayed that the response of a system to any disturbance bears oscillatory character. The proposed model can be used for the forecast of herpetobiont Arachnida numbers in separate semiarid territories.

Key words: *model «predator-prey», intra-species competition, Arthropoda, semiarid landscape.*

ВСЕГДА ЛИ СНИЖЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ СООБЩЕСТВА ПРИВОДИТ К УМЕНЬШЕНИЮ ВЕСА ОСОБЕЙ?

Якушов В. Д.

Пензенский государственный университет, г. Пенза, Россия

e-mail: bio.yakuschov@gmail.com

Изменения массы тела мелких млекопитающих в зависимости от стадии колебаний численности сообщества — одно из следствий «эффекта Читти»: масса тела в популяциях при снижении численности меньше, чем при высокой плотности (Chitty, 1952; Boonstra, Voag, 1987; Sundell, Norrdahl, 2002). Мы проводили многолетние наблюдения за изменениями численности сообщества землероек-бурозубок в Средней Енисейской тайге. Сообщество бурозубок состояло из 8 видов, доминировали *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. isodon* и *S. minutus*. Исследования вели с 1973 по 1994 г. и с 2007 по 2018 г.

В программах Past и MS Office Excel проведен автокорреляционный анализ динамики численности сообщества, подтверждающий, что первый период наблюдений характеризовался четкими 4-летними циклическими колебаниями численности (Захаров и др., 2011), тогда как во второй период наблюдаемые колебания численности носили, скорее, флуктуирующий характер (Sheftel, 1989). Для сравнения были взяты пять пар лет: две — в циклический период динамики (1989–1990, 1993–1994 гг.) и три — в период с флуктуирующей динамикой численности (2011–2012, 2013–2014, 2016–2017 гг.). Во всех случаях от первого ко второму году наблюдалось резкое падение численности, для циклических колебаний характерна более высокая амплитуда.

При анализе материала было выявлено, что в циклический период колебаний у большинства видов наблюдалась тенденция к уменьшению веса — в случае 1993–1994 гг. критерий знаков показал значимость этой тенденции. В анализируемые в данном периоде годы для девяти видов бурозубок изменения веса были достоверны ($p < 0.05$ в случае перезимовавших *S. araneus* и *S. roboratus*, *S. minutus* и *S. isodon* и сеголеток *S. araneus*, *S. caecutiens*, *S. isodon*, *S. tundrensis*). При флуктуирующей динамике в 2011–2012 гг. наблюдалась тенденция к снижению веса при падении численности, в двух случаях эти изменения статистически значимы ($p < 0.05$ в случае сеголеток *S. araneus*, *S. caecutiens*). При снижении численности в 2013–2014 гг. для большинства видов подобной тенденции не наблюдалось, и лишь одно изменение было достоверно ($p < 0.05$ для сеголеток *S. araneus*). В случае 2016–2017 гг. подобной тенденции вообще не наблюдалось.

Анализ изменений веса зверьков при перепадах численности среди прочего может использоваться как индикатор, дающий возможность отличить циклические колебания численности от флуктуаций: при циклических колебаниях числен-

ности, которые обычно происходят при стабильных условиях, преобладает эндогенная регуляция популяционных процессов, что отражается на популяционных параметрах, в данном случае на весе: при снижении численности сообщества вес зверьков также снижается. Нециклические колебания численности регулируются внешними факторами, предположительно метеоусловиями, и изменения в весе особей при разных уровнях численности выражены значительно слабее.

Выражаю благодарность своему научному руководителю, к.б.н. Шефтелю Б.И., за помощь в исследовании данного вопроса.

ALWAYS DO A SHARP FALLING OF THE NUMBER OF A COMMUNITY ARE DECREASING THE WEIGHT OF SPECIALS?

Yakushov V. D.

Penza State University, Penza, Russia

e-mail: bio.yakuschov@gmail.com

Perennial observations for numbers dynamics in a shrew community were drawn from 1973 to 1994 and from 2007 to 2018 in taiga of the Middle Yenisey region. The former observation period was characterized by distinct 4-year cyclic fluctuations of numbers; in the latter period the numbers fluctuations were of chaotic character. In the period of cyclic fluctuations the weight of animals in most species receded with numbers decline. At the irregular fluctuations the changes in individual weight were appreciably less well-defined.

Key words: *numbers dynamics, shrews, body weight, taiga.*

ПРИЛОЖЕНИЕ

ЭЛЕКТРОННЫЙ АРХИВ ОЦИФРОВАННЫХ НАУЧНЫХ ТРУДОВ АКАДЕМИКА С. С. ШВАРЦА И ПУБЛИКАЦИЙ О НЁМ

Гребенников М. Е.

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

e-mail: gme@ipae.uran.ru

В Институте экологии растений и животных УрО РАН, начиная с 2014 г., ведутся работы по оцифровке публикаций сотрудников и изданий Института. В общем электронном архиве научных публикаций, размещенном на сайте Института экологии растений и животных, в свободном доступе представлены монографии, авторефераты и другие публикации сотрудников Института (раздел страницы «Библиотека ИЭРиЖ» https://www.ipae.uran.ru/publications_pdf). Размещены также все выпуски Трудов Института, тематические сборники, материалы конференций, учебные пособия, определители, региональные Красные книги, другие справочные пособия и библиографические указатели.

К 100-летию со дня рождения академика Станислава Семеновича Шварца все печатные работы академика и основные публикации о нем переведены в электронный формат. Ранее опубликованные списки публикаций С. С. Шварца [1, 2] были уточнены и дополнены: из списка исключены 4 работы, добавлены 12 новых. Новый список работ академика представлен на сайте ИЭРиЖ УрО РАН и включает научные, научно-популярные работы, рецензии на книги, сообщения о работе сторонних и руководимых автором научных учреждений, подготовленные автором информационные сообщения о прошедших конференциях и съездах научных обществ, выступления в печати, интервью и беседы с журналистами, доклады к различным событиям общественно-политического характера (<https://www.ipae.uran.ru/memorial/s.s.scwarz/publications>). Помимо основных научных интересов печатное наследие академика С. С. Шварца представлено работами, затрагивающими философские проблемы экологии, эволюции, развития общества и биосферы.

По уточненным данным список состоит из 303 работ. Тем не менее, скорее всего, он не является абсолютным, поскольку не исключено, что в дальнейшем он будет дополнен работами научно-популярного и публицистического плана. Из этого списка оцифрована 291 публикация (96%), общим объемом 5320 страниц (в файлах). На момент верстки данного сборника в цифровом виде отсутствуют 12 работ. В числе работ, оставшихся не оцифрованными, две диссертации (рукописи). Остаются недоступными тезисы к кандидатской диссертации (1946 г.).

Для оцифровки использованы книги, журналы и газеты из основного и запасного фонда библиотеки ИЭРиЖ УрО РАН, а также хранящиеся в ней оттиски статей и подборка газетных вырезок о сотрудниках и истории Института. Пред-

ставлены также книги и газеты из Свердловской областной универсальной научной библиотеки им. В. Г. Белинского. В библиотеках Зоологического института РАН и Санкт-Петербургского государственного университета поиск и сканирование работ выполнил М. В. Винарский.

Некоторые книги были любезно предоставлены коллегами из личных библиотек (В. Г. Монахов, А. Г. Васильев). Благодаря созданному Н. Г. Ерохиным именному указателю на все номера журнала «Уральский следопыт», стала доступной информация о всех статьях где упоминался С. С. Шварц. Так были обнаружены в этом журнале две заметки академика и несколько статей о нем, ранее не учтенные в списках.

Особую роль на последнем этапе создания электронного архива публикаций академика и публикаций о нем имело обращение к его личному архиву в Депозитарии архивных фондов Уральского отделения РАН (Фонд 18. С. С. Шварц). Фонд был просмотрен полностью, что позволило обнаружить и оцифровать несколько ранее недоступных научных публикаций (материалы в сборнике и тезисы), а также газетных статей. Наиболее редкими оказались газеты ФРГ 1972 года «Kölnische Rundschau» и «Kölner Stadt-Anzeiger», в которых опубликованы ранее неизвестное интервью академика, информация о его пребывании в Кёльне и участие в заседании Немецкого общества по изучению млекопитающих. Кроме пополнения списка работ, анализ архивных документов позволил исключить авторство С. С. Шварца из одной публикации. В сохранившемся письме в редакцию газеты «Известия» он сообщил, что не являлся автором статьи «Пока не пробудился гнев природы...», хотя и согласен с содержанием (речь идет о запрете на весеннюю охоту). В газете «Известия» за 16 апреля 1968 г. перечислены авторы: Шварц С., Колесников Б., Марвин М., Рябинин Б.

При оцифровке в каждую работу (не монографического характера), помимо собственно страниц с авторским текстом, включены страницы с информацией, позволяющей наиболее точно составить библиографическое описание данного источника (титул, оборот титула, в некоторых случаях и обложка). Публикации статей представлены файлами формата pdf, монографии в формате djvu или в обоих форматах.

Выявлено и оцифровано 108 публикаций о С. С. Шварце, объемом 604 страницы (доступны на https://www.ipae.uran.ru/library/publications_pdf/about_Swarz). Это книги и отдельные статьи, посвященные С. С. Шварцу, освещающие его научную, общественную деятельность, руководство лабораторией, Институтом, воспоминания о нем коллег и близких, публикации журналистов, статьи в справочных изданиях и энциклопедиях.

Биографическая справка, публикации и литература о нем в электронном виде доступны на его мемориальной странице «Станислав Семенович Шварц» на сайте ИЭРиЖ УрО РАН (<https://www.ipae.uran.ru/memorial/s.s.swarz>).

В заключение выражаю благодарность всем оказавшим помощь и принимавшим участие в этой работе: Складовой Н. П. (зав. сектором Депозитарного хранения архивных фондов УрО РАН) за предоставленную возможность работать с

документами из личного фонда С. С. Шварца (Ф. 18), консультации и пояснения, а также оцифровку некоторых документов; Волчковой Э. Р. (Свердловская областная универсальная научная библиотека им. В. Г. Белинского) — за помощь в поиске работ и их оцифровке; Катрин Шнибс (Германия, Дрезден, Zoological Museum of Senckenberg Natural History Collections in Dresden) и ее трем немецким коллегам — за поиск и оцифровку номеров журнала *Wissenschaft und Fortschritt* (1967 г.). Благодарю сотрудников ИЭРиЖ УрО РАН: А. Г. Васильева, И. А. Васильеву и В. Г. Монахова — за предоставленные книги из личных библиотек; А. В. Иванову — за выполненный перевод с немецкого языка интервью С. С. Шварца; Е. А. Байтмирову — за помощь в работе в СОУНБ им. Белинского; Л. Н. Степанова — за найденные редкие работы С. С. Шварца в Интернете; Н. Г. Ерохина — за информацию из именного указателя журнала «Уральский следопыт» и предоставленные для оцифровки номера этого журнала из личной библиотеки.

ЛИТЕРАТУРА:

1. Список основных работ С. С. Шварца: [1946 -1980 гг.] / сост. И. В. Братцева // Академик С. С. Шварц, Материалы к биографии. Воспоминания: к 80-летию со дня рождения / сост. А. Г. Васильев и др.; под ред. В. Н. Большакова и др. — Екатеринбург: УрО РАН, 1999. — С. 175–198.

2. Список основных трудов С. С. Шварца: [1946–1980 гг.] / сост. И. В. Братцева // Станислав Семенович Шварц, 1919–1976. — М.: Наука, 2002. — С. 104–119.

ELECTRONIC ARCHIVE OF DIGITIZED SCIENTIFIC WORKS OF ACADEMICIAN S.S. SHWARTZ AND PAPERS ABOUT HIM

Grebennikov M. E.

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

e-mail: gme@ipae.uran.ru

Web site of the Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS includes the electronic archive of digitized scientific works of academician S. S. Shwartz and papers about him (<https://www.ipae.uran.ru/memorial/s.s.swarz/publications>).

Key words: *S. S. Shwartz, IPAE UB RAS, electronic archive, digitizing, scientific works*

СОДЕРЖАНИЕ

Список секций	5
Программный комитет	6
СЕКЦИЯ 1. ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ	7
ПОВЕДЕНЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГОРОДСКОЙ И ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИЙ КРЯКВЫ (<i>ANAS PLATHYRYNCHOS</i>) Авилова К. В., Скобеева В. А.	8
ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕЩА (<i>ABRAMIS BRAMA</i>) В РАЗЛИЧНЫХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ЗОНАХ ГОЛАРКТИКИ Бабуева Р. В.	10
ЧАСТОТНО-ВРЕМЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПЕСНИ МУХОЛОВКИ- ПЕСТРУШКИ (<i>FICEDULA HYPOLEUCA</i>) В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ШУМОВОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ Бастрикова А. Е., Гашков С. И.	12
ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ЦИКЛЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ПРЕДГОРЬЯХ СЕВЕРНОГО УРАЛА Бобрецов А. В., Петров А. Н., Быховец Н. М.	15
ВИТАЛИТЕТНАЯ СТРУКТУРА И ЖИЗНЕННАЯ СТРАТЕГИЯ <i>DELPHINIUM</i> <i>PUBIFLORUM</i> (DC.) TURCZ. EX HUTN НА ТЕРРИТОРИИ САРАТОВСКОЙ И УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТЕЙ Богослов А. В., Шилова И. В., Кашин А. С., Крицкая Т. А., Пархоменко А. С., Гребенюк Л. В.	17
АКАДЕМИК СТАНИСЛАВ СЕМЕНОВИЧ ШВАРЦ КАК ПРОВОЗВЕСТИК ПОПУЛЯЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МЫШЛЕНИЯ Большаков В. Н.	20
ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ <i>LARIX GMELINII</i> У СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЫ РАСПРОСТРАНЕНИЯ Бондарев А. И.	21
ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ ТАЙМЫРСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ДИКИХ СЕВЕРНЫХ ОЛЕНЕЙ В НАЧАЛЕ XXI В.: ПРЕДПОСЫЛКИ, СОВРЕМЕННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ Бондарь М. Г., Колтащиков Л. А.	23
ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ Браславская Т. Ю.	26

РАСТЕНИЯ ТРАВЯНОГО ЯРУСА, ИЗБИРАЕМЫЕ ДЛЯ ПИТАНИЯ РЫЖЕЙ ПОЛЁВКОЙ <i>Буяльская Г., Грюм Л.</i>	28
ПЕРСПЕКТИВЫ ИЗУЧЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (LIPOTYRNIA, RODENTIA) В ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКОЙ ТУНДРЕ <i>Быховец Н. М., Петров А. Н.</i>	30
ДИНАМИКА ПЛОТНОСТИ ОБЫКНОВЕННОЙ ЛИСИЦЫ (<i>VULPES VULPES</i>) В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ <i>Госьков А. М., Корытин Н. С.</i>	32
ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ НАСЕЛЕНИЯ И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ГРЫЗУНОВ <i>Добринский Н. Л.</i>	34
ЦИКЛИЧЕСКИЕ СОСТАВЛЯЮЩИЕ ДИНАМИЧЕСКИХ РЯДОВ, ВЫЯВЛЯЕМЫЕ МЕТОДОМ ГЛАВНЫХ КОМПОНЕНТ (PCA-SEQ) <i>Ефимов В. М., Ковалева В. Ю.</i>	37
НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ЭКОЛОГИИ АЗИАТСКОГО БАРСУКА (<i>MELES LEUCURUS</i>) В АЛТАЙСКОМ КРАЕ <i>Загайнова О. С., Марков Н. И., Панкова Н. Л., Бондарев А. Я.</i>	39
ВЛИЯНИЕ ХАРАКТЕРИСТИК ДЕРЕВЬЕВ НА ПОКАЗАТЕЛИ СУБЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ <i>LOBARIA PULMONARIA</i> (L.) NOFFM. В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ КАРЕЛИИ <i>Игнатенко Р. В., Тарасова В. Н.</i>	41
О ФЕНОМЕНЕ ВИЗИТЕРСТВА У ПТИЦ-ДУПЛОГНЕЗДНИКОВ И ЕГО ИНФОРМАЦИОННОЙ РОЛИ В ПОСЛЕГНЕЗДОВОЙ ПЕРИОД <i>Ильина Т. А.</i>	44
ПРОВОЦИРОВАННАЯ ДИСПЕРСИЯ: ПОСЛЕДСТВИЯ ЛОКАЛЬНОГО ВЫЛОВА <i>Калинин А. А.</i>	46
ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ПОДХОД В ИЗУЧЕНИИ ЭКОЛОГИИ ОТКРЫТОЖИВУЩИХ НАСЕКОМЫХ-ФИТОФАГОВ <i>Каплин В. Г.</i>	49
ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ БЕЛКИ ОБЫКНОВЕННОЙ (<i>SCIURUS VULGARIS</i> L.) НА АЛТАЕ-САЯНСКОМ УЧАСТКЕ АРЕАЛА <i>Кельбешев Б. К.</i>	51
ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ КЛЮЧЕВЫХ ВИДОВ ГОРНО-ТАЕЖНЫХ КЕДРОВНИКОВ ВОСТОЧНОГО САЯНА <i>Коновалова М. Е.</i>	54
ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ОБЫКНОВЕННОЙ ЛИСИЦЫ: ВНЕШНЕЕ ВЛИЯНИЕ ИЛИ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫЕ ФАКТОРЫ? <i>Корытин Н. С.</i>	56

ЭКОЛОГИЯ РЕДКИХ ВИДОВ АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА СЕНГИЛЕЕВСКИЕ ГОРЫ <i>Кривошеев В. А.</i>	59
ПОПУЛЯЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ДРЕВОСТОЕВ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ В КОНТРАСТНЫХ ЛЕСОРАСТИТЕЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ <i>Кулагин А. Ю.</i>	62
АНАЛИЗ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ЕВРАЗИИ (НА ПРИМЕРЕ ПОЛЕВОК РОДА <i>MYODES</i>) <i>Курхинен Ю., Хляп Л., Левых А., Добролюбов А., Ивантер Э., Бабина С., Катаев Г., Козулин В., Кузнецова И., Куприянова И., Кутенков А., Мергасова Л., Новикова Т., Оваскайнен О., Павлов А., Павлова К., Потиха Е., Рогожникова Е., Каменева А., Сивков А., Хенттонен Х., Хуйту О., Гаишев С., Якимова А.</i>	65
ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА МЕСТООБИТАНИЙ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (<i>SOREX ARANEUS</i>) В КОНТРАСТНЫХ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ: КОРМОВОЙ АСПЕКТ <i>Лукьянова Л. Е., Ухова Н. Л.</i>	68
ИЗМЕНЕНИЕ ПОПУЛЯЦИИ РЫЖИХ ЛЕСНЫХ МУРАВЬЕВ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ <i>Мальшиева О. Д., Мальшиева К. Д., Мальшев И. Д.</i>	71
ПОТЕПЛЕНИЕ КЛИМАТА В ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ И ДИНАМИКА АРЕАЛОВ ПТИЦ КАК ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ОТВЕТ НА ИЗМЕНЕНИЯ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ <i>Мельников Ю. И.</i>	73
АНАЛИЗ РЕЖИМОВ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ НАСЕКОМЫХ ПРИ ПЛОТНОСТНО ЗАВИСИМОЙ РЕГУЛЯЦИИ С ЗАПАЗДЫВАНИЕМ: МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ И ЧИСЛЕННЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТЫ <i>Неверова Г. П., Фрисман Е. Я.</i>	75
НЕСТАНДАРТНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МНОГОПЕРЕМЕННЫХ СТАТИСТИЧЕСКИХ ТЕХНИК В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ <i>Нохрин Д. Ю.</i>	77
ОБИЛИЕ И БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (<i>LIROTYRNLA, RODENTIA</i>) В МАЛОЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЕ <i>Петров А. Н., Быховец Н. М.</i>	80
МОНИТОРИНГ РЕДКИХ ВИДОВ В ЗАПОВЕДНИКЕ «СТОЛБЫ»: КАЛИПСО ЛУКОВИЧНАЯ (<i>CALYPSO BULBOSA (L.)</i>) <i>Полянская Д. Ю.</i>	82
ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОХОТНИЧЬИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЕВРЕЙСКОЙ АВТОНОМНОЙ ОБЛАСТИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ГОРИМОСТИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ <i>Ревуцкая О. Л., Глаголев В. А., Фетисов Д. М.</i>	84

ЭНДОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ В РАЗВИТИИ СТАРЫХ НАСАЖДЕНИЙ СОСНЫ <i>Рогозин М. В.</i>	87
ВЛИЯНИЕ ЗАГРЯЗНЕНИЯ НЕРЕСТОВЫХ ВОДОЕМОВ НА РЕПРОДУКТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ ЛЯГУШКИ <i>RANA DYBOWSKII</i> GUENTER, 1876 (ВЛАДИВОСТОК, РОССИЯ) <i>Родина Э. Е.</i>	90
СМЕНЯЕМОСТЬ ТИГРОВ (<i>PANTHERA TIGRIS</i> L, 1758) В ЛАЗОВСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ И НАЦИОНАЛЬНОМ ПАРКЕ «ЗОВ ТИГРА» <i>Салькина Г. П., Поддубная Н. Я., Колесников В. С., Колчин С. А.</i>	91
РЕЗУЛЬТАТЫ ИНТРОДУКЦИИ И ЭКОЛОГИЯ ЛЕСНОГО БИЗОНА В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ <i>Сафронов В. М., Сметанин Р. Н.</i>	94
НАРУШЕНИЕ СОЦИАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ И ОТВЕТНЫЕ РЕАКЦИИ В ПОПУЛЯЦИИ ОДИЧАВШИХ ЛОШАДЕЙ <i>Спасская Н. Н.</i>	96
ЭКОЛОГИЯ КРАСНОЙ ПОЛЁВКИ (<i>MYODES RUTILUS</i>) ГОРОДА СУРГУТА <i>Стариков В. П., Петухов В. А., Морозкина А. В.</i>	99
СРАВНЕНИЕ ДИНАМИКИ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ <i>EVERNIA PRUNASTRI</i> (L.) ACH. И <i>HYROGYMNIA PHYSODES</i> (L.) NYL. <i>Суетина Ю. Г.</i>	101
ЭЛЕМЕНТНЫЙ СОСТАВ ФИТОМАССЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ <i>MAIANTHEMUM</i> <i>VIFOLIUM</i> В КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ <i>Сулейманова В. Н., Егошина Т. Л.</i>	103
СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ <i>CONVALLARIA MAJALIS</i> В ПОДЗОНЕ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ <i>Сулейманова В. Н., Егошина Т. Л., Егорова Н. Ю.</i>	105
О ВОЗМОЖНОСТИ ОЦЕНКИ АДАПТИВНОЙ НОРМЫ РЕАКЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ ОСНОВНЫХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ХВОЙНЫХ ВИДОВ НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА КОСВЕННЫХ ДАННЫХ <i>Тихонова И. В.</i>	108
ПРОСТОЙ МЕТОД ОЦЕНКИ ОБИЛИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ <i>Толкачёв О. В., Байтиминова Е. А., Маклаков К. В.</i>	110
ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ <i>SARABUS ARCENSIS</i> (COLEOPTERA, SARABIDAE) В ЛЕСАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ МЕЩЁРЫ <i>Трушицына О. С., Бочаров А. А.</i>	113
ВАРИАТИВНОСТЬ РАСПОЛОЖЕНИЯ ГНЕЗД КУЛИКА-СОРОКИ (<i>HAEMATOPUS</i> <i>OSTRALEGUS LONGIPES</i>) В УДМУРТИИ <i>Тюлькин Ю. А.</i>	115

СЕВЕРНЫЙ МОРСКОЙ КОТИК ДО И ПОСЛЕ ПРОМЫСЛА: РЕЗУЛЬТАТЫ КАЛИБРОВКИ МАТЕМАТИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ ПО ДАННЫМ НАБЛЮДЕНИЙ (НА ПРИМЕРЕ ПОПУЛЯЦИИ О-ВА ТЮЛЕНИЙ) <i>Фрисман Е. Я., Жданова О. Л., Кузин А. Е.</i>	117
ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ МОХНОНОГОГО КАНЮКА (<i>BUTEO LAGOPUS</i>) В ЮЖНЫХ ТУНДРАХ ПОЛУОСТРОВА ЯМАЛ <i>Фуфачев И. А., Соколова Н. А., Соколов А. А.</i>	120
АНАЛИЗ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ АРЕАЛА ПО КРИТЕРИЯМ ОПТИМАЛЬНОСТИ (НА ПРИМЕРЕ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ <i>MYODES RUTILUS</i>) <i>Хляп Л. А., Окулова Н. М., Варшавский А. А.</i>	121
ЭФФЕКТЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ПЛОТНОСТИ В ЦИКЛИЧЕСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ <i>Чепраков М. И.</i>	124
МАРКИРОВОЧНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ЛЕМУРОВ ВАРИ (<i>VARESCIA: LEMURIDAE</i>) <i>Черевко Л. С.</i>	127
ВОЗРАСТНОЕ СООТНОШЕНИЕ У ВАРАКУШКИ <i>LUSCINIA SVECICA</i> ВО ВРЕМЯ ВЕСЕННЕГО ПРОЛЕТА И ГНЕЗДОВАНИЯ В РАЙОНЕ ОЗЕРА ЧАНЫ (ЮГ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ) <i>Чернышов В. М.</i>	129
ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИИ СТЕПНОЙ КОШКИ (<i>FELIS LYBICA ORNATA</i>) В КАЗАХСТАНСКОЙ ЧАСТИ ПУСТЫНИ КЫЗЫЛКУМ <i>Шакула Г. В.</i>	131
СРАВНЕНИЕ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ СООБЩЕСТВА ЗЕМЛЕРОЕК В XX И В XXI ВЕКАХ В СРЕДНЕЙ ЕНИСЕЙСКОЙ ТАЙГЕ <i>Шефтель Б. И., Якушов В. Д.</i>	132
ИЗМЕНЕНИЕ МАССЫ ТЕЛА ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (<i>SOREX ARANEUS</i>) И КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ (<i>MYODES RUTILUS</i>) В СНЕЖНЫЙ ПЕРИОД ГОДА <i>Юодвиршиус С. В., Стариков В. П., Муртазин Д. И.</i>	134
РОЛЬ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ТЕОРИЙ В ЗАПОВЕДНОМ ДЕЛЕ <i>Якимчук А. В.</i>	136
СЕКЦИЯ 2. ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ	139
МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ МОЛЛЮСКОВ РОДА <i>CERASTODERMA</i> (<i>BIVALVIA</i>) ПРИ ИЗМЕНЕНИИ РЕЖИМА ВОДОЕМОВ И ЦЕНОТИЧЕСКОГО КОНТРОЛЯ <i>Андреев Н. И., Андреева С. И.</i>	140
РАЗНООБРАЗИЕ АДАПТАЦИЙ НОРНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ К ТЕМПЕРАТУРНОМУ РЕЖИМУ ГРУНТА <i>Беловежец К. И.</i>	142

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ СУБПОПУЛЯЦИОННЫХ ГРУПП В ЛАБОРАТОРНОЙ ЛИНИИ КОМНАТНОЙ МУХИ <i>MUSCA DOMESTICA</i> L. И ИХ ВЗАИМНОЕ ВЛИЯНИЕ В ОНТОГЕНЕЗЕ <i>Беньковская Г. В., Никоноров Ю. М., Ахметкиреева Т. Т.</i>	145
ЭВОЛЮЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ В XXI ВЕКЕ: НОВЫЕ КОНЦЕПЦИИ <i>Васильев А. Г.</i>	147
УРБАНИЗИРОВАННЫЕ ЛАНДШАФТЫ КАК МОДЕЛЬНЫЕ ТЕРРИТОРИИ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫХ ТРЕНДОВ <i>Вершинин В. Л.</i>	150
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ В ВИДООБРАЗОВАНИИ ПРЕСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ <i>Винарский М. В., Болотов И. Н.</i>	152
ЭВОЛЮЦИЯ УРОВНЯ БАЗАЛЬНОГО МЕТАБОЛИЗМА И ДЛИТЕЛЬНОСТИ АКТИВНОСТИ У ЭНДОТЕРМНЫХ ЖИВОТНЫХ: ВЛИЯНИЕ ВРЕМЕНИ ИХ ПРОИСХОЖДЕНИЯ <i>Гаврилов В. М., Голубева Т. Б.</i>	155
РАЗНООБРАЗИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ВОСТОЧНО-УРАЛЬСКОГО РАДИОАКТИВНОГО СЛЕДА <i>Городилова Ю. В., Чибиряк М. В.</i>	157
ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ПОПУЛЯЦИЯХ БАРХАТНИЦ (LEPIDOPTERA: SATYRIDAE) ПРИ ИЗОЛЯЦИИ ВРЕМЕНЕМ И РАССТОЯНИЕМ <i>Захарова Е. Ю.</i>	160
С. С. ШВАРЦ И АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ И ЭКОЛОГИИ <i>Колчинский Э. И.</i>	163
ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ПОЛИМОРФИЗМА ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (СЕМ. CANIDAE) НА МИКРОГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ШКАЛЕ <i>Кораблёв Н. П., Кораблёв М. П., Кораблёв П. Н., Седова Н. А.</i>	165
СЛОЖНЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МЕЖДУ ПРОСТОЙ СТРУКТУРОЙ И ПРОСТОЙ СРЕДОЙ: ПРОСТРАНСТВЕННЫЙ ПАТТЕРН ИЗМЕНЧИВОСТИ НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ У КАРЛИКОВОГО ЖИРНОХВОСТОГО ТУШКАНЧИКА <i>RYGERETMUS PUMILIO</i> (RODENTIA: DIPODIDAE) <i>Криштуфек Б., Янжекович Ф., Шенброт Г., Иванчик Д., Кленовчек Т.</i>	168
О ПРИРОДЕ ХРОНОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ <i>Лобков В. А.</i>	170
АНТРОПОГЕННОЕ ВЛИЯНИЕ НА РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ <i>Мальгин В. М., Баскевич М. И., Хляп Л. А.</i>	173
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ ВИДОВ К ОБИТАНИЮ НА ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА <i>Марков Н. И., Загайнова О. С.</i>	175

ЭВОЛЮЦИЯ ИЛИ ТУДА И ОБРАТНО: ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ ФЕНОТИПИЧЕСКИХ ПОСЛЕДСТВИЙ БУТЫЛОЧНОГО ГОРЛЫШКА В ПОПУЛЯЦИЯХ ПОЛЕВОК (ARVICOLINAE, RODENTIA) <i>Маркова Е. А., Бобрецов А. В., Зыков С. В., Сибиряков П. А., Смирнов Н. Г., Ялковская Л. Э.</i>	177
ЭВОЛЮЦИОННАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ: МЕХАНИЗМЫ, СВЯЗЬ С УСЛОВИЯМИ ОБИТАНИЯ И ИЗМЕНЕНИЕ В ХОДЕ ФИЛОГЕНЕЗА <i>Махров А. А.</i>	179
ГЛУХАЯ КУКУШКА (<i>CUCULUS OPTATUS</i>) — МОДЕЛЬНЫЙ ВИД ДЛЯ ТЕСТИРОВАНИЯ НОВЫХ ИССЛЕДОВАТЕЛЬКИХ ВОПРОСОВ В ОБЛАСТИ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ ГНЕЗДОВЫХ ПАРАЗИТОВ <i>Мещерегина С. Г., Головатин М. Г., Бачурин Г. Н., Бурский О. В.</i>	181
ТЕОРИЯ АККЛИМАТИЗАЦИИ ПОЗВОНОЧНЫХ В РАБОТАХ С. С. ШВАРЦА И ЕГО ШКОЛЫ <i>Монахов В. Г.</i>	184
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ МИКРОЭВОЛЮЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДА <i>PINUS SYLVESTRIS</i> <i>Петрова И. В., Санников С. Н., Черепанова О. Е.</i>	187
СОВРЕМЕННЫЙ ЭТАП ЭВОЛЮЦИИ И КОНЦЕПТУАЛЬНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ <i>Пучковский С. В.</i>	190
ПЕРИОДИЗАЦИЯ ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ ОТЕЧЕСТВЕННОЙ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ НАУКИ ВО ВТОРОЙ ПОЛОВИНЕ XX В. — НАЧАЛЕ XXI В. <i>Рижинашвили А. Л.</i>	192
ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ ТЕЛА И РАЗМЕРНОГО ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА У ЖИВОРОДЯЩЕЙ ЯЩЕРИЦЫ <i>ZOOTOSA VIVIPARA</i> : ВЛИЯНИЕ СПОСОБА РАЗМНОЖЕНИЯ, ВНУТРИВИДОВОЙ ФИЛОГЕНИИ И КЛИМАТА <i>Ройтберг Е. С., Орлова В. Ф., Булахова Н. А., Куранова В. Н., Епланова Г. В., Зиненко А. И., Аррибас О., Хофманн С., Любисавлевич К., Краточвил Л., Стариков В. П., Стрийбосх Х., Леонтьева О. А., Бёме В.</i>	195
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ КАТАСТРОФЫ И ИМПУЛЬСНАЯ МИКРОЭВОЛЮЦИЯ <i>Санников С. Н.</i>	198
СТАБИЛИЗИРУЮЩИЙ ОТБОР В ЭВОЛЮЦИИ БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ <i>Смирнов В. В., Щербakov А. М., Смирнова-Залуми Н. С., Суханова Л. В.</i>	201
СТАБИЛЬНОСТЬ И КАНАЛИЗОВАННОСТЬ РАЗВИТИЯ КРЫЛЬЕВ БОЯРЫШНИЦЫ <i>APORIA CRATAEGI</i> L. (LEPIDOPTERA: PIERIDAE) В ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ <i>Солонкин И. А., Шкурихин А. О.</i>	203
ВЛИЯНИЕ УРБАНИЗАЦИИ НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА ЖУЖЕЛИЦЫ <i>PTEROSTICHUS MELANARIUS</i> <i>Суходольская Р. А., Савельев А. А.</i>	205

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ПРОСТРАНСТВЕННОЙ И ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЗОН ГИБРИДИЗАЦИИ СУСЛИКОВ В ПОВОЛЖЬЕ <i>Титов С. В., Кузьмин А. А., Симаков М. Д., Чернышова О. В., Наумов Р. В.</i>	207
ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРЫЛЬЕВ БЕЛЯНОК <i>PIERIS RAPAE</i> И <i>P. NARI</i> В ШИРОТНОМ ГРАДИЕНТЕ УРАЛА <i>Шкурихин А. О., Ослина Т. С.</i>	210
СЛУЧАЙНЫЕ ПРОЦЕССЫ В ЭВОЛЮЦИИ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ <i>SOREX ARANEUS</i> (MAMMALIA, LIPOTYRNLA) <i>Щипанов Н. А., Павлова С. В.</i>	211
СЕКЦИЯ 3. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ МОРФОЛОГИЯ И ЭКОФИЗИОЛОГИЯ	214
ПАРАМЕТРЫ ВОДНОГО РЕЖИМА ТАЛЛОМОВ ЛИШАЙНИКА ЛОБАРИЯ ЛЁГочНАЯ (<i>LOBARIA PULMONARIA</i>) ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ <i>Андросова В. И., Чирва О. В., Игнатенко Р. В.</i>	215
УЛЬТРАСТРУКТУРА ЭМАЛИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА БЕЛИЧЬИ (RODENTIA, SCIURIDAE) <i>Арасланов И. Ф.</i>	217
ЗИМНЯЯ СПЯЧКА ЖИВОТНЫХ В КРИОЛИТОЗОНЕ <i>Ахременко А. К., Ахременко Я. А.</i>	219
ПОЛОВОЕ СОЗРЕВАНИЕ И ФОРМИРОВАНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНО-РЕПРОДУКТИВНЫХ ГРУПП САМЦОВ МАЛОЙ ЛЕСНОЙ МЫШИ ПРИ РАЗЛИЧНОЙ ПЛОТНОСТИ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ <i>Боков Д. А.</i>	220
ПРЕДПОЧТЕНИЕ ЗАПАХОВ (КОНСПЕЦИФИК VS НОНСПЕЦИФИК) НА ПРИМЕРЕ ДВУХ ВИДОВ МЫШЕЙ РОДА <i>ARODEMUS</i> <i>Большакова Н. П.</i>	223
ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОМОРФОЛОГИЯ: ПОДХОДЫ И МЕТОДЫ (НА ПРИМЕРЕ ГРЫЗУНОВ) <i>Васильева И. А., Васильев А. Г.</i>	225
СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФИЗИОЛОГИИ КОЖНОГО ТРАНСПОРТА ЧЕТЫРЕХ ВИДОВ АМФИБИЙ F. <i>RANIDAE</i> <i>Гурвич А. Н.</i>	228
МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ГЕПАТОЦИТОВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (INSESTIVORA, RODENTIA) ИЗ ПРОМЫШЛЕННЫХ РАЙОНОВ УРАЛА <i>Давыдова Ю. А., Нестеркова Д. В., Мухачева С. В.</i>	229
О СТРУКТУРНЫХ КРИТЕРИЯХ НАРУШЕНИЯ ГИСТОГЕНЕЗА В ЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПРИ ОЦЕНКЕ ВЛИЯНИЯ ТОКСИКОГЕННЫХ ФАКТОРОВ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ <i>Дёмина Л. Л., Шевлюк Н. Н., Шудобаева Д. К., Боков Д. А.</i>	232

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФОРМЫ НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ ГУДАУРСКОЙ ПОЛЕВКИ (<i>CHIONOMYS GUD</i>) НА ЦЕНТРАЛЬНОМ И ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ МЕТОДАМИ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ <i>Дышечкова Л. С.</i>	234
КСИЛОГЕНЕЗ СОСНЫ (<i>PINUS SYLVESTRIS</i> L.) В УСЛОВИЯХ ЮЖНОЙ ГРАНИЦЫ БОРЕАЛЬНОГО ЭКОТОНА <i>Журавлева И. В., Искандиров П. Ю.</i>	236
ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ В УСЛОВИЯХ ЛИПЕЦКОГО ПРОМЫШЛЕННОГО ЦЕНТРА <i>Зайцев Г. А.</i>	237
МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ЛИСТЬЕВ КАК ИНДИКАТОРЫ ОТВЕТА РАСТЕНИЙ НА КЛИМАТ <i>Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Мигалина С. В., Юдина П. К., Иванов Л. А.</i>	238
ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА АДАПТАЦИОННОЙ СТРАТЕГИИ КОПЫТНОГО ЛЕММИНГА (<i>DICROSTONYX TORQUATUS</i> PALL., 1778) В УСЛОВИЯХ НИЗКИХ ТЕМПЕРАТУР И ГИПОКСИИ <i>Ковальчук Л. А., Чёрная Л. В., Микшевич Н. В.</i>	241
ПРИРОДНАЯ ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИНДЕКСОВ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ <i>Королева И. М., Терентьев П. М.</i>	244
ИЗУЧЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ КРАСНЫХ ПОЛЕВОК С ТЕРРИТОРИИ ТАЕЖНО-ЛЕСНОЙ ЗОНЫ ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ МЕТОДОМ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ <i>Кохонов Е. В., Рядинская Г. С., Нехорошев О. Г.</i>	246
ВЛИЯНИЕ СОЦИАЛЬНЫХ УСЛОВИЙ НА ГУМОРАЛЬНЫЙ ИММУНИТЕТ РЫЖЕЙ И КРАСНО-СЕРОЙ ПОЛЕВОК (<i>CLETHRIONOMYS</i> , RODENTIA, CRICETIDAE): ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ <i>Кравченко Л. Б.</i>	249
ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ У <i>SARABUS GRANULATUS</i> (COLEOPTERA, SARABIDAE) В УСЛОВИЯХ МЕЩЁРСКОЙ НИЗМЕННОСТИ <i>Кузнецова Ю. Н., Трушицына О. С., Ананьева С. И., Бочаров А. А.</i>	251
РАЗМЕРЫ ЧЕРЕПА ЛЕСНЫХ КУНИЦ ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ <i>Лансинк Г. М. Д., Пулланен А., Монахов В. Г.</i>	253
ПРИМЕНЕНИЕ ИДЕЙ ТЕОРИИ ИНФОРМАЦИИ К АНАЛИЗУ ОХОТНИЧЬЕГО ПОВЕДЕНИЯ ГРЫЗУНОВ С РАЗНЫМИ ТИПАМИ ПИТАНИЯ <i>Левенец Я. В., Новиковская А. А., Пантелеева С. Н., Резникова Ж. И., Гуреева А. В., Феоктистова Н. Ю., Суров А. В.</i>	256
СТРОЕНИЕ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ И ПОГЛОЩАЮЩИХ КОРНЕЙ ПЕТРОФИТНЫХ BRASSICACEA <i>Малахеева А. В., Синенко О. С., Малыгин М. В.</i>	258

РАНО РАСПУСКАЮЩАЯСЯ И ПОЗДНО РАСПУСКАЮЩАЯСЯ РАСА ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В ЗАПОВЕДНИКЕ «БЕЛОГОРЬЕ». УЧАСТОК «ЛЕС НА ВОРСКЛЕ» <i>Мальшиева К. Д.</i>	260
СВЯЗЬ ИЗОТОПНОГО СОСТАВА УГЛЕРОДА $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ СО СТРУКТУРОЙ ЛИСТА У БЕРЕЗ ПРИ СМЕНЕ КЛИМАТА <i>Мигалина С. В., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Иванов Л. А., Ренненберг Х.</i>	262
ВЛИЯНИЕ НЕДОСТАТКА ВЛАГИ НА ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ САЖЕНЦЕВ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД ПОД ПОЛОГОМ ЛЕСА <i>Молчанов А. Г., Гурицев А. И., Беляева Е. А.</i>	264
СРАВНЕНИЕ ПОВРЕЖДЕННОСТИ ЛИСТЬЕВ ИНВАЗИВНОГО <i>ACER NEGUNDO</i> И АБОРИГЕННЫХ ДЕРЕВЬЕВ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ <i>Молчанова Д. А., Мумбер А. Г.</i>	266
ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЖИЗНЕННО ВАЖНЫХ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ВОДЯНОЙ ПОЛЕВКИ В ПОПУЛЯЦИОННОМ ЦИКЛЕ <i>Музыка В. Ю., Потапова О. Ф., Потапов М. А.</i>	268
ИЗМЕНЕНИЕ АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ЗАСУШЛИВОГО КЛИМАТА <i>Немерешина О. Н., Филиппова А. В., Гусев Н. Ф., Рябинина З. Н.</i>	270
ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЭТОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ В УРБАНИСТИЧЕСКИХ ГРАДИЕНТАХ <i>Новиков Е. А., Горина Н. Д., Задубровский П. А., Кондратьев Е. Ю., Музыка В. Ю., Панов В. В., Поликарпов И. А.</i>	273
ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФАКУЛЬТАТИВНЫХ СТЕРЕОТИПОВ ОХОТНИЧЬЕГО ПОВЕДЕНИЯ У ОБЩЕСТВЕННЫХ ГРЫЗУНОВ <i>Новиковская А. А., Пантелеева С. Н., Резникова Ж. И.</i>	274
МЕТОД МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИНДИКАТОРОВ И ФУНКЦИОНАЛЬНО- ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОДХОД ПРИ РЕШЕНИИ СОВРЕМЕННЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ЗАДАЧ <i>Оленев Г. В.</i>	276
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИ ПЛАСТИЧНОГО ВИДА — РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ (<i>CLETHRIONOMYS GLAREOLUS</i>) В ТЕСТАХ, ОЦЕНИВАЮЩИХ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКУЮ АКТИВНОСТЬ, ТРЕВОЖНОСТЬ И ПРОСТРАНСТВЕННУЮ ПАМЯТЬ <i>Плескачева М. Г., Малыгин В. М., Купцов П. А.</i>	279
ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ НОРМАЛЬНЫХ СПЕРМАТОЗОИДОВ ГРЫЗУНОВ <i>Смирнов Г. Ю.</i>	282
МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТЬЕВ И АДАПТИВНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ <i>BETULA PENDULA</i> ROTH В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕНЕЗА <i>Тагирова О. В.</i>	284

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ЛИСТА КАК ПОКАЗАТЕЛИ ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ ПШЕНИЦЫ <i>Терлецкая Н. В., Ережтова У., Алтаева Н. А., Зорбекова А. Н.</i>	286
ПРИЗНАКИ НЕЙТРАЛЬНОСТИ ПРИ ФОРМИРОВАНИИ СПЕКТРОВ ФЛАВОНОИДОВ В ПРИРОДНЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ <i>Усманов И. Ю., Щербаков А. В., Юмагулова Э. Р., Иванов В. Б.</i>	288
РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТА С <i>FRAGARIA VESCA L. (ROSACEAE)</i> В КОНЦЕПЦИИ «ПОЛИЦЕНТРИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ РАСТЕНИЯ» <i>Федорова С. В.</i>	290
ВЛИЯНИЕ СЕЗОННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ НА КЛЕТКИ ЛЕЙКОЦИТАРНОГО РЯДА У <i>LASIOPRODOMYS BRANDTII</i> В МОНГОЛИИ <i>Энххмаа Е., Адия Я.</i>	292
ИЗМЕНЕНИЕ ПАРАМЕТРОВ ЛИСТЬЕВ И СТРУКТУРЫ МЕЗОФИЛЛА СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ ВДОЛЬ ЗОНАЛЬНО-КЛИМАТИЧЕСКОЙ ТРАНСЕКТЫ ЮЖНОГО УРАЛА И КАЗАХСТАНА <i>Юдина П. К., Иванов Л. А., Мигалина С. В., Ронжина Д. А., Иванова Л. А.</i>	294
СЕКЦИЯ 4. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ГЕНЕТИКА И ФИЛОГЕОГРАФИЯ	297
ГЕНЕТИЧЕСКОЕ СТРУКТУРИРОВАНИЕ НАСЕЛЕНИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ СВИДЕТЕЛЬСТВУЕТ О ФОРМИРОВАНИИ «ПОПУЛЯЦИОННОЙ СИСТЕМЫ» <i>Артамонов А. В., Щипанов Н. А.</i>	298
АМИНОКИСЛОТНАЯ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЬ СУБЪЕДИНИЦЫ I ЦИТОХРОМОКСИДАЗНОГО КОМПЛЕКСА (СОI) И МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ <i>Артамонова В. С., Махров А. А., Рольский А. Ю.</i>	299
ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ «ЖЕЛТЫХ» ТРЯСОГУЗОК НА ТЕРРИТОРИИ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ В УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ <i>Артемяева Е. А., Мищенко А. В., Калинина Д. А.</i>	302
МОРФО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ <i>PELORHYNLAX RIDIBUNDUS</i> УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЙ <i>Бархатов А. С., Юсупов С. Р.</i>	304
ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ В ГИБРИДНЫХ КОМПЛЕКСАХ СОЛОДКИ (<i>GLYCYRRHIZA</i>) В УРАЛЬСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА <i>Беляев А. Ю., Васфилова Е. С., Быструшкин А. Г.</i>	306

РАСПРОСТРАНЕННОСТЬ И ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЭНДОСИМБИОТИЧЕСКОЙ БАКТЕРИИ <i>WOLBACHIA</i> И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА ПРИСПОСОБЛЕННОСТЬ И ГОРМОНАЛЬНЫЙ СТАТУС НАСЕКОМОГО-ХОЗЯИНА <i>Груntenко Н. Е., Адоньева Н. В., Андрееenkova О. В., Бурдина Е. В., Быков Р. А., Илинский Ю. Ю., Раушенбах И. Ю.</i>	309
МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКОГО МЕХАНИЗМА ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ В ЕСТЕСТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ (НА ПРИМЕРЕ ПЕСЦОВ, <i>ALOPEX LAGOPUS</i>) <i>Жданова О. Л., Фрисман Е. Я.</i>	311
КРИПТИЧЕСКИЕ ВИДЫ КОМПЛЕКСА <i>DAPHNIA LONGISPINA</i> (CLADOCERA): СПОСОБЫ ИХ ИДЕНТИФИКАЦИИ, ФИЛОГЕНИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ В ВОДОЕМАХ АЗИАТСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ <i>Зуйкова Е. И.</i>	313
ДАЛЬНИЙ ВОСТОК РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ КАК ЗОНА ЭНДЕМИЗМА ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ (CRUSTACEA: CLADOCERA): ПРИМЕР ГРУППЫ ВИДОВ <i>DAPHNIA CURVIVOSTRIS</i> <i>Котов А. А., Карабанов Д. П., Беккер Е. И.</i>	315
ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МАРКЕРОВ ХЛОРОПЛАСТНОЙ ДНК ДЛЯ ФИЛОГЕОГРАФИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ СОЛОДКИ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ <i>Лалетина И. А.</i>	316
ПОЛИМОРФИЗМ МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ ЛОКУСОВ ХЛОРОПЛАСТНОЙ ДНК ЕЛИ СИБИРСКОЙ <i>Ларионова А. Я., Семерикова С. А., Семериков В. Л., Экерт А. К., Кравченко А. Н., Корчагина О. С.</i>	318
ХРОМОСОМА, СПЕЦИФИЧНАЯ ДЛЯ ЗАРОДЫШЕВОЙ ЛИНИИ, У ПЕВЧИХ ПТИЦ <i>Малиновская Л. П., Задесенец К. С., Торгашева А. А.</i>	320
РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ АЛТАЙСКОГО ЦОКОРА <i>MYOSPALAX MYOSPALAX</i> <i>Москвитина Н. С., Жигалин А. В., Тютеньков О. Ю., Бабанина Н. С., Коробицын И. Г., Симонов Е. П.</i>	322
ГОРНЫЕ ЛЕСА — ЗОНЫ ГИБРИДИЗАЦИИ ИЛИ ИНИЦИАЛЬНОГО ГЕНОМА? <i>Овчинникова Н.Ф.</i>	324
ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ ИНТРОДУКЦИИ В ПОПУЛЯЦИЯХ СОБОЛЯ (<i>MARTES ZIBELLINA</i>) ЗАПАДНОЙ СИБИРИ <i>Ранюк М. Н., Модоров М. В., Монахов В. Г.</i>	327
МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ <i>TRIFOLIUM PRATENSE</i> И <i>APORRECTODEA CALIGINOSA</i> ПРИ ТЕХНОГЕННОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ ПОЧВ <i>Рыбак А. В., Белых Е. С., Майстренко Т. А., Вележанинов И. О., Пылина Я. И., Шадрин Д. М., Чадин И. Ф.</i>	330

ДИНАМИКА АРЕАЛОВ БОРЕАЛЬНЫХ ХВОЙНЫХ ПОД ДЕЙСТВИЕМ ЛЕДНИКОВЫХ КЛИМАТИЧЕСКИХ ЦИКЛОВ — ИССЛЕДОВАНИЕ НА ОСНОВЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ И ПАЛЕО-ДАННЫХ <i>Семериков В. Л.</i>	332
ИСТОРИЯ РАССЕЛЕНИЯ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА КАВКАЗЕ И В КРЫМУ ПО ДАННЫМ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ ДНК <i>Семериков Н. В.</i>	334
МУЛЬТИГЕНОМНАЯ ИСТОРИЯ РОДА <i>ABIES</i> <i>Семерикова С. А., Семериков В. Л.</i>	336
ФИЛОГЕОГРАФИЯ ЕВРОПЕЙСКИХ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ВИДОВ ДЕРЕВЬЕВ В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА <i>Семерикова С. А., Филиппов Е. Г., Семериков Н. В., Исаков И. Ю.</i>	338
МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ ВИДОВ- ДВОЙНИКОВ <i>MICROTUS ARVALIS</i> (ФОРМА <i>OBSCURUS</i>) И <i>MICROTUS ROSSIAE- MERIDIONALIS</i> НА ТЕРРИТОРИИ УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ <i>Сибиряков П. А., Стариков В. П., Петухов В. А., Русаков В. А., Наконечный Н. В., Дупал Т. А., Полявина О. В., Ялковская Л. Э., Маркова Е. А.</i>	340
МЕТАПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА АРЕАЛА ОБЫКНОВЕННОГО ФИЛИНА (<i>VUBO VUBO LINNAEUS</i> , 1758) В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ ПО ДАННЫМ АНАЛИЗА МИКРОСАТЕЛЛИТНОЙ ДНК <i>Симаков М. Д., Лапишин А. С., Андрейчев А. В., Кузнецов В. А., Алтеев М. А., Титов С. В.</i>	342
ЗАКОН ИЛИ ПРАВИЛА ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ? I. ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ И ЗАКОН ВАВИЛОВА <i>Суслов В. В., Пономаренко М. П., Рассказов Д. А.</i>	344
ЗАКОН ИЛИ ПРАВИЛА ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ? II. РЯДЫ КОПА И ВАВИЛОВА <i>Суслов В. В., Пономаренко М. П., Рассказов Д. А.</i>	347
ЗАКОН ИЛИ ПРАВИЛА ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ? III. АДАПТАЦИЯ И САМОАДАПТАЦИЯ <i>Брагин А. О., Суслов В. В., Орлов Ю. Л.</i>	350
ЗАКОН ИЛИ ПРАВИЛА ГОМОЛОГИЧЕСКИХ РЯДОВ? IV. УРБАНИЗАЦИЯ И ДОМСТИКАЦИЯ <i>Брагин А. О., Суслов В. В., Орлов Ю. Л.</i>	352
ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И МОРФОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОБОЛЯ (<i>MARTES ZIBELLINA</i>) СРЕДНЕГО ПРИАМУРЬЯ <i>Фрисман Л. В., Капитонова Л. В., Брыкова А. Л.</i>	353
МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СОРТО-КЛОНОВ <i>MALUS SIEVERSII</i> ДЖУНГАРСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ <i>Шадманова Л. Ш., Ситпаева Г. Т., Фризен Н.</i>	356

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ПРОДУКТИВНОСТЬ АРИДНОГО ПАСТБИЩНОГО ВИДА <i>KOCHIA PROSTRATA</i> , ПРОИЗРАСТАЮЩЕГО НА РАЗНЫХ ТИПАХ ПОЧВ <i>Щуйская Е. В., Лебедева М. П., Колесников А. В.</i>	358
К ВОПРОСУ О ВНУТРИВИДОВОЙ СИСТЕМАТИКЕ БЕРЕГОВОЙ (<i>RIPARIA RIPARIA</i>) И БЛЕДНОЙ (<i>R. DILUTA</i>) ЛАСТОЧЕК <i>Щербатова М. М., Коробицын И. Г., Горошко О. А., Тютеньков О. Ю., Головнёва А. А., Ковалевский А. В., Кохонов Е. В.</i>	359
ИЗМЕНЧИВОСТЬ ХЛОРОПЛАСТНОЙ ДНК УРАЛЬСКИХ ВИДОВ РОДА <i>ALYSSUM</i> L. СЕКЦИИ <i>ODONTARRHENA</i> (<i>BRASSICACEAE</i>) <i>Юнусова Д. Р.</i>	362
ВСТРЕЧАЕМОСТЬ И РАЗНООБРАЗИЕ ЭНДОСИМБИОНТА <i>WOLBACHIA</i> В ПОПУЛЯЦИЯХ <i>APORIA CRATAEGI</i> (<i>LEPIDOPTERA: PIERIDAE</i>) <i>Юрлова Г. В., Бьков Р. А., Деменкова М. А., Бурнашева А. П., Дубатолов В. В., Данилова М. В., Илинский Ю. Ю.</i>	364
ЗАВИСИМОСТЬ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЛЕСНОГО ФИТОЦЕНОЗА ОТ ВЫСОТЫ В ГОРНОЙ ЭКОСИСТЕМЕ <i>Якимов В. Н., Герасимова А. С., Чжан Ю.</i>	366
МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПАШЕННОЙ ПОЛЕВКИ (<i>MICROTUS AGRESTIS</i> L., 1761, <i>ARVICOLINAE, RODENTIA</i>) ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ <i>Ялковская Л. Э., Сибиряков П. А., Маркова Е. А., Хорачек И., Бородин А. В.</i>	368
СЕКЦИЯ 5. ИСТОРИЧЕСКАЯ ЭКОЛОГИЯ И ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ	370
ГРЫЗУНЫ ЧЕТВЕРТИЧНОГО ПЕРИОДА ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ: СТАРЫЕ ПРОБЛЕМЫ — НОВЫЕ ПОДХОДЫ <i>Бородин А. В., Маркова Е. А., Струкова Т. В.</i>	371
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ БИОМОВ УРАЛА В ГОЛОЦЕНЕ ПО ДАННЫМ СПОРОВО-ПЫЛЬЦЕВОГО АНАЛИЗА <i>Галимов А. Т., Антипина Т. Г., Панова Н. К.</i>	374
ОСОБЕННОСТИ КЛИМАТИЧЕСКОГО ОТКЛИКА В ДРЕВЕСНО-КОЛЬЦЕВЫХ ХРОНОЛОГИЯХ ЕЛИ И СОСНЫ НА ВЕРХНЕМ ПРЕДЕЛЕ ИХ ПРОИЗРАСТАНИЯ В ХИБИНАХ <i>Галимова А. А., Кукарских В. В.</i>	375
РЕКОНСТРУКЦИЯ ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ ПРИРОДНЫХ ЯВЛЕНИЙ С ПОМОЩЬЮ СВЕТЛЫХ КОЛЕЦ ЛИСТВЕННИЦЫ В АЗИАТСКОЙ СУБАРКТИКЕ ЗА ПОСЛЕДНИЕ 400 ЛЕТ <i>Гурская М. А.</i>	376

ОПРЕДЕЛЕНИЕ РАЦИОНА РАННИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА <i>SPERMOPHILUS</i> С ПОМОЩЬЮ АНАЛИЗА ДЕНТАЛЬНОГО МИКРОРЕЛЬЕФА <i>Гусовский В. В.</i>	377
МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЗАДНИХ КОНЕЧНОСТЕЙ ОРЛА ХААСТА (<i>HARPAGORNIS MOOREI</i> , АССРITRIDAE) — ВЫМЕРШЕГО ПЕРНАТОГО ХИЩНИКА НОВОЙ ЗЕЛАНДИИ <i>Зиновьев А. В.</i>	378
ОРНИТОГЕННАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ИЗ ЖИВЫХ ОБЪЕКТОВ В СУБФОССИЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ <i>Кропачева Ю. Э.</i>	379
СРЕДНЕГОЛОЦЕНОВЫЕ МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ <i>Кузьмина Е. А., Смирнов Н. Г., Улитко А. И.</i>	382
НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ ПОЗВОНОЧНЫХ РАННЕГО ПЛЕЙСТОЦЕНА В ПЕЩЕРЕ ТАВРИДА (КРЫМ) <i>Лопатин А. В., Лавров А. В., Вислобокова И. А., Зеленков Н. В., Гимранов Д. О., Старцев Д. Б., Тарасенко К. К., Титов В. В.</i>	384
РЕКОНСТРУКЦИЯ ПАЛЕОЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ В СРЕДНЕМ ПЛЕЙСТОЦЕНЕ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ ПО ПРОДУКТАМ ОРГАНО-МИНЕРАЛЬНЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ ПАЛЕОПОЧВ И ОТЛОЖЕНИЙ <i>Некрасова О. А., Учаев А. П., Дергачева М. И., Бажина Н. Л.</i>	386
ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ГОЛОЦЕНЕ НА УРАЛЕ <i>Панова Н. К., Антипина Т. Г.</i>	389
РЕКОНСТРУКЦИЯ ТРАНСФОРМАЦИЙ В ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ НА ОСНОВЕ ГРАФИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ПРОПОРЦИЙ В ДИАТОМОВЫХ КОМПЛЕКСАХ И ФИТОПЛАНКТОННЫХ АССОЦИАЦИЯХ <i>Разумовский Л. В., Разумовский В. Л.</i>	391
СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ СОНЬ (GLIRINAE И LEPTHINIAE): ЧТО ГОВОРИТ ДЕНТАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ <i>Синица М. В.</i>	394
ПОЛИМАСШТАБНЫЙ АНАЛИЗ ДИНАМИКИ НАСЕЛЕНИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ <i>Смирнов Н. Г.</i>	395
ПЛЕЙСТОЦЕН-ГОЛОЦЕНОВЫЕ ПОЛЕВКИ (RODENTIA, ARVICOLINAE) РОДА <i>CLETHRIONOMYS</i> ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА (НА ПРИМЕРЕ ПЕЩЕРЫ ТЕТЮХИНСКАЯ) <i>Усольцева А. О.</i>	397
С. С. ШВАРЦ И ДЕНДРОХРОНОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НА ЯМАЛЕ <i>Шиятов С. Г., Хантемиров Р. М.</i>	399

СЕКЦИЯ 6. РАДИАЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ И ЭКОТОКСИКОЛОГИЯ	402
ПРИМЕНЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОЙ ТЕСТ-СИСТЕМЫ ТРАДЕСКАНЦИИ ДЛЯ ОЦЕНКИ МУТАГЕННОЙ И ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ВОДНЫХ ПРОБ ОЗ. СЕВАН (АРМЕНИЯ) <i>Авалян Р. Э., Агаджанян Э. А., Атоянц А. Л., Арутюнян Р. М.</i>	403
АДАПТИВНЫЕ И ПОВРЕЖДАЮЩИЕ ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ У МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ ПРИ ДЛИТЕЛЬНОМ ОБИТАНИИ В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННО ПОВЫШЕННОГО РАДИАЦИОННОГО ФОНА <i>Баилыкова Л. А., Раскоша О. В., Ермакова О. В.</i>	405
ВЛИЯНИЕ СОРТОВЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ <i>SOLANUM TUBEROSUM</i> НА ТОКСИЧНОСТЬ ХИМИЧЕСКИХ И БИОЛОГИЧЕСКИХ ИНСЕКТИЦИДОВ ДЛЯ ЛИЧИНОК КОЛОРАДСКОГО ЖУКА <i>LEPTINOTARSA DECEMLINEATA</i> <i>Беньковская Г. В., Марданишин И. С., Никоноров Ю. М., Сорокань А. В., Ахметкиреева Т. Т., Китаев К. А.</i>	408
ВЛИЯНИЕ ЭЛЕКТРОМАГНИТНОГО ИЗЛУЧЕНИЯ НА ПРОРАСТАНИЕ РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ СЕМЯН ЯЧМЕНЯ <i>Гапоненко С. О., Бардюкова А. В.</i>	411
БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ РАДИАЦИОННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ У МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ЗОНЕ ВЛИЯНИЯ ВУРС <i>Григоркина Е. Б.</i>	412
ЭКОЛОГИЯ ПОЧВ — НАУКА БИОСФЕРНОГО КЛАССА <i>Дергачева М. И.</i>	415
ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В СОЗДАНИИ АДЕКВАТНОЙ ТЕСТ-СИСТЕМЫ ДЛЯ ОЦЕНКИ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ГОРОДА ПАВЛОДАРА ВЫБРОСАМИ АЛЮМИНИЕВОГО ПРОИЗВОДСТВА <i>Дупал Т. А., Сергазинова З. М., Ержанов Н. Т., Литвинов Ю. Н.</i>	417
БИОЛОГИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В УСЛОВИЯХ РАДИОАКТИВНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ <i>Ермакова О. В., Баилыкова Л. А.</i>	420
ОПРЕДЕЛЕНИЕ ФОРМ НАХОЖДЕНИЯ ТЕХНОГЕННЫХ РАДИОНУКЛИДОВ В ПОВЕРХНОСТНЫХ ВОДАХ СЕМИПАЛАТИНСКОГО ИСПЫТАТЕЛЬНОГО ПОЛИГОНА МЕТОДОМ КАСКАДНОЙ ФИЛЬТРАЦИИ <i>Жапашева Ж. Е.</i>	423
РАДИОЦЕЗИЙ В РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ ДАЛЬНЕЙ ЗОНЫ ВЫПАДЕНИЙ СПУСТЯ 30 ЛЕТ ПОСЛЕ АВАРИИ НА ЧАЭС <i>Железнова О. С., Тобратов С. А.</i>	425
ГОМЕОСТАТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ: ВОЗМОЖНЫЕ ПОДХОДЫ <i>Захаров В. М.</i>	427

ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ ПАУКООБРАЗНЫХ (ARANEI, OPILIONES) ПОСЛЕ СОКРАЩЕНИЯ ИНДУСТРИАЛЬНЫХ ВЫБРОСОВ <i>Золотарев М. П., Маклаков К. В.</i>	429
РАДИОАКТИВНОСТЬ МОЛЛЮСКОВ И РЫБ В БАССЕЙНЕ РЕКЕ ЗАРАФШАН <i>Изатуллаев З. И., Ахмедова Г., Боймуродов Х. Т., Маматкулов О. Б., Эгамкулов А. Н., Нурмуродов Л. Т.</i>	431
ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ БИОТЕСТОВ ДЛЯ ОЦЕНКИ РАДИОАКТИВНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ РЕКИ ЕНИСЕЙ <i>Иняткина Е. М., Трофимова Е. А.</i>	434
ДИНАМИКА МИГРАЦИОННЫХ ПУТЕЙ ТАЙМЫРСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ ДИКОГО СЕВЕРНОГО ОЛЕНЯ, КАК ОТВЕТНАЯ РЕАКЦИЯ НА ЗАГРЯЗНЕНИЕ ПАСТБИЩ В ИМПАКТНОЙ ЗОНЕ НОРИЛЬСКОГО ГОРНО-МЕТАЛЛУРГИЧЕСКОГО КОМБИНАТА <i>Кочкарев П. В., Кочкарев А. П.</i>	435
ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЭФФЕКТЫ У РАСТЕНИЙ, ПРОИЗРАСТАЮЩИХ В МЕСТАХ ИСПЫТАНИЯ БОЕВЫХ РАДИОАКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ <i>Минкенова К. С., Байгазинов Ж. А., Мамырбаева А. Н., Кенесарина А. О.</i>	437
РТУТЬ В РАЗНЫХ БИОКОМПОНЕНТАХ ВОДНЫХ И НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ: РЕЗУЛЬТАТЫ И ВОПРОСЫ <i>Поддубная Н. Я., Иванова Е. С., Хабарова Л. С., Румянцева О. Ю., Чистякова У. В., Мазуркевич А. А., Денисова Е. А., Городничина Я. А., Арсентьева П. А., Гудкова Н. А., Сапожникова В. Р., Воронина Т. С., Костенко Н. Г.</i>	439
ИССЛЕДОВАНИЕ МИГРАЦИИ КРИСТАЛЛИЗИОННО-СВЯЗАННОЙ ФОРМЫ ТРИТИЯ В РАСТЕНИЯ <i>Поливкина Е. Н., Тимонова Л. В., Ларионова Н. В.</i>	442
ФАКТОРЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО РИСКА И ИХ ПОСЛЕДСТВИЯ ДЛЯ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ <i>Руднева И. И.</i>	444
ИЗУЧЕНИЕ ФОРМ НАХОЖДЕНИЯ ТРИТИЯ В ПОЧВЕ В РАЙОНЕ «АТОМНОГО» ОЗЕРА <i>Сержанова З. Б.</i>	447
ОЦЕНКА УРОВНЯ ПОВРЕЖДЕНИЯ ДНК В ПОПУЛЯЦИЯХ ИНДИКАТОРНЫХ ВИДОВ НАЗЕМНЫХ МОЛЛЮСКОВ <i>Снегин Э. А., Снегина Е. А.</i>	448
РАДИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В РАЙОНАХ РАЗВЕДКИ И ДОБЫЧИ РАДИОАКТИВНОГО СЫРЬЯ В ЯКУТИИ <i>Собакин П. И.</i>	451

ЭКСТРАПОЛЯЦИЯ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ РАДИОАДАПТАЦИИ ДИКИХ ГРЫЗУНОВ НА ФОРМИРУЮЩИЕСЯ В ПРОЦЕССЕ ОСВОЕНИЯ ИНОПЛАНЕТНОЙ СРЕДЫ ЧЕЛОВЕЧЕСКИЕ ПОПУЛЯЦИИ <i>Любашевский Н. М., Стариченко В. И.</i>	453
ИНВЕРСИОННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ <i>CHIRONOMUS PLUMOSUS</i> (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) ОЗЕРА СУНГУЛЬ ЧЕЛЯБИНСКОЙ ОБЛАСТИ <i>Филинкова Т. Н.</i>	456
ВЛИЯНИЕ РАДИОАКТИВНОГО И ХИМИЧЕСКОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ НА ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОДОРОЖНИКА БОЛЬШОГО <i>Шималина Н. С.</i>	458
СЕКЦИЯ 7. ЭКОЛОГИЯ СООБЩЕСТВ И ФИЛОЦЕНОГЕНЕТИКА	460
ДИНАМИКА ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ЭКОТОНЕ «ЛЕС-ТУНДРА» НА ПРИПОЛЯРНОМ УРАЛЕ <i>Алесенков Ю. М., Иванчиков С. В.</i>	461
РОЛЬ ДОЛГОВРЕМЕННЫХ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ В ДИНАМИКЕ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ В ГОРНЫХ УСЛОВИЯХ <i>Ананин А. А.</i>	463
НОВЫЙ АТЛАС ЭКОСИСТЕМ МОНГОЛИИ КАК ОСНОВА ДЛЯ ЛАНДШАФТНО-ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА <i>Андреев А. В., Гунин П. Д., Бажа С. Н., Востокова Е. А., Петухов И. А., Саандарь М., Адъяа Я.</i>	465
ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ЕЛОВЫХ КУЛЬТУРЦЕНОЗОВ В РАЗНОТРАВНО-ЗЕЛЕНОМОШНОМ ТИПЕ ЛЕСА В СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ <i>Андреева Е. М., Терехов Г. Г., Стеценко С. К.</i>	468
РАСТЕНИЯ-ИНТРОДУЦЕНТЫ КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЛОВУШКИ ДЛЯ ПОТЕНЦИАЛЬНЫХ ИНВАЙДЕРОВ — НАСЕКОМЫХ И ПАТОГЕНОВ <i>Баранчиков Ю. Н., Серая Л. Г.</i>	470
ВЛИЯНИЕ ТИПА МИКОРИЗЫ НА СКОРОСТЬ РАЗЛОЖЕНИЯ СМЕСИ КОРНЕЙ В ЗОЛЬНОМ СУБСТРАТЕ <i>Бетехтина А. А., Некрасова О. А., Радченко Т. А., Дергачева М. И.</i>	473
ИТОГИ ИССЛЕДОВАНИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ АСПЕКТОВ ВОСПРОИЗВОДСТВА СИГОВЫХ РЫБ НИЖНЕЙ ОБИ <i>Богданов В. Д.</i>	475

ОЦЕНКА ЛЕСОВОССТАНОВИТЕЛЬНОГО ПОТЕНЦИАЛА ЭКОСИСТЕМ В ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЕ ЦЕНТРАЛЬНОЙ МОНГОЛИИ <i>Богданов Е. А.</i>	478
ИЗМЕНЕНИЕ ВЕСЕННЕЙ ФЕНОЛОГИИ ВЫЗЫВАЕТ МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ГОДОВОГО ЦИКЛА ПТИЦ <i>Бурский О. В.</i>	480
ВЛИЯНИЕ ХАРАКТЕРИСТИК МЕСТООБИТАНИЯ НА ФОРМИРОВАНИЕ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА В СКАЛЬНЫХ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ (г. ВОЛДА, АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛ.) <i>Валекжанин А. А., Тарасова В. Н., Обабко Р. П.</i>	482
БИОЛОГИЧЕСКОЕ СИГНАЛЬНОЕ ПОЛЕ КАК ФАКТОР УСТОЙЧИВОСТИ ЭКОСИСТЕМ <i>Ванисова Е. А.</i>	484
О ДОЛГОТНЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ФАУН КРОВОСОСУЩИХ КОМАРОВ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ <i>Вигоров Ю. Л., Некрасова Л. С., Вигоров А. Ю.</i>	486
АДАПТАЦИИ СООБЩЕСТВ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ К СУЩЕСТВОВАНИЮ В ПРИРОДНЫХ ЛАНДШАФТАХ СЕВЕРА <i>Вольперт Я. Л., Шадрина Е. Г.</i>	489
ТРАНСФОРМАЦИЯ НАСЕЛЕНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ХОДЕ ПРОМЫШЛЕННОГО ОСВОЕНИЯ ПРИРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ <i>Вольперт Я. Л., Шадрина Е. Г.</i>	491
ДОЖДЕВЫЕ ЧЕРВИ-ВСЕЛЕНЦЫ В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ <i>Голованова Е. В.</i>	494
ВИДОВОЕ БОГАТСТВО РЫБ БАСЕЙНА РЕКИ БАЙДАРАТАЯХА <i>Горбунов Л. С.</i>	495
ЗАПАС И СТРУКТУРА НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ ЮЖНЫХ СУБАРКТИЧЕСКИХ ТУНДР В РАЙОНЕ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ Р. ЕРКАТАЯХА <i>Горбунова А. М.</i>	497
СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ДРЕВОСТОЕВ ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЫ ЛЕСА В ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ПЛАТО ПУТОРАНА <i>Григорьев А. А., Дэви Н. М., Кукарских В. В., Галимова А. А., Вьюхин С. О., Моисеев П. А., Фомин В. В.</i>	498
ОБ УСЫХАНИИ СОСНЫ В БАРГУЗИНСКОЙ КОТЛОВИНЕ <i>Гунин П. Д., Бажа С. Н., Убугунов В. Л., Дробышев Ю. И., Убугунова В. И.</i>	501
ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ГОРНО- ТАЕЖНЫХ КЕДРОВНИКОВ ИДАРСКОГО БЕЛОГОРЬЯ (ВОСТОЧНЫЙ САЯН) <i>Данилина Д. М.</i>	503

ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ КРУПНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИХ РЕСУРСОВ В ПРЕДУРАЛЬЕ <i>Дворников М. Г., Ширяев В. В., Сафонов В. Г.</i>	505
ВЗАИМООТНОШЕНИЯ УССУРИЙСКОГО ПОЛИГРАФА И ЧЁРНОГО ПИХТОВОГО УСАЧА ПРИ ПОСЕЛЕНИИ НА ПИХТЕ СИБИРСКОЙ <i>Демидко Д. А., Петько В. М., Пашенова Н. В., Бабичев Н. С., Ефременко А. А., Перцовая А. А., Баранчиков Ю. Н.</i>	508
СОВРЕМЕННЫЕ СУКЦЕССИИ ВОДРОСЛЕВЫХ СООБЩЕСТВ ЕВРО-АРКТИЧЕСКОГО РЕГИОНА В МЕНЯЮЩИХСЯ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ <i>Денисов Д. Б.</i>	511
СОПРОВОЖДАЕТСЯ ЛИ ИНВАЗИЯ <i>ACER NEGUNDO</i> L. ГОМОГЕНИЗАЦИЕЙ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ? <i>Дубровин Д. И.</i>	514
ДИНАМИКА ВЫСОКОГОРНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ УРАЛА НА ФОНЕ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА В ПОСЛЕДНЕМ СТОЛЕТИИ <i>Ерохина О. В., Григорьев А. А., Соковнина С. Ю., Шалаумова Ю. В.</i>	515
ВЕСЕННИЙ АСПЕКТ НАСЕЛЕНИЯ ГЕРПЕТОБИОНТНЫХ ПАУКОВ (<i>ARANEI</i>) ЗАПОВЕДНИКА ШАЙТАН-ТАУ <i>Есюнин С. Л.</i>	517
СКОРОСТЬ ИЗМЕНЕНИЙ ДРЕВОСТОЯ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ В ОЧАГЕ МАССОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ ПОЛИГРАФА УССУРИЙСКОГО <i>Ефременко А. А.</i>	520
ЭКОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЕДИНИЦЫ И ПРОБЛЕМА ОХРАНЫ РЕДКИХ ВИДОВ <i>Животовский Л. А., Османова Г. О.</i>	521
ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ И ПРОДУЦЕНТЫ В НАРОЧАНСКИХ ОЗЕРАХ: ОТ ЭВТРОФИРОВАНИЯ К БЕНТИФИКАЦИИ ЭКОСИСТЕМЫ <i>Жукова А. А.</i>	524
ПАТТЕРН ЛИШАЙНИКОВО-ЗЕЛЕНОМОШНЫХ СОСНЯКОВ ЗАПАДА ПОДЗОНЫ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ: МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ И ДИНАМИКИ <i>Загидуллина А. Т., Тиходеева М. Ю.</i>	526
ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЭКСТРАЗОНАЛЬНЫХ СТЕПЕЙ ЮЖНОГО УРАЛА <i>Золотарева Н. В., Подгаевская Е. Н.</i>	529
ВУЛКАНИЗМ И БИОРАЗНООБРАЗИЕ ОСТРОВА ХАРЕ-ЗИРЯ (БУЛЛЫ) В КАСПИЙСКОМ МОРЕ <i>Исаева Н. С., Юсифов Э. Ф., Кулиев И. С.</i>	532
РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ ЗЛАКОВ СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ <i>Кайбелева Э. И., Юдакова О. И., Архипова Е. А., Лысенко Т. М.</i>	534

ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ПОДХОД В ИЗУЧЕНИИ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ И ДИНАМИКИ ФИТОЦЕНОЗОВ <i>Каплин В. Г.</i>	536
ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И СОСТОЯНИЕ ФАУНЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ЛАПЛАНДСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ И МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ <i>Катаев Г. Д., Катаева Р. И.</i>	539
ВЗАИМОВЛИЯНИЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПОЧВЫ И ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ В ОМСКОЙ ОБЛАСТИ. <i>Князев С. Ю., Бабий К. А., Цвирко Е. И.</i>	542
ИЗУЧЕНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ХЛОРОФИЛЛА «А» В БЕРИНГОВОМ МОРЕ НА ОСНОВЕ СПУТНИКОВЫХ ДАННЫХ <i>Колбина Е. А., Абакумов А. И.</i>	543
ВИДОВОЙ СОСТАВ СМЕШАННЫХ СИНИЧЬИХ СТАЙ В ЛЕСАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ МЕЩЁРЫ <i>Косякова А. Ю.</i>	545
СООБЩЕСТВА ЭКТОПАРАЗИТОВ (ANOPHLURA) МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СРЕДНЕГО ПРИОБЬЯ <i>Кравченко В. Н., Петухов В. А.</i>	548
ДИНАМИКА ЧИСЛА ПОСТРАДАВШИХ ОТ УКУСОВ КЛЕЩЕЙ (ARACHNIDA: IXODIDA: IXODIDAE): ГАРМОНИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ, СИНТЕЗ И ПРОГНОЗ <i>Кишняев И. А., Мищенко В. А.</i>	549
МНОГОВИДОВЫЕ СООБЩЕСТВА — ЭКОСИСТЕМНЫЙ И ПОПУЛЯЦИОННЫЙ АСПЕКТЫ В ИЗУЧЕНИИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ <i>Литвинов Ю. Н.</i>	552
ЭКТОПАРАЗИТАРНЫЙ КОМПЛЕКС ПЕРЕЛЕТНЫХ ПТИЦ КУРШСКОЙ КОСЫ <i>Мальшева О. Д.</i>	554
ПОЧВЕННОЕ ДЫХАНИЕ В КЛЮЧЕВЫХ ТИПАХ ЛЕСОВ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ <i>Масягина О. В., Меняйло О. В., Матвиенко А. И., Махныкина А. В., Евграфова С. Ю., Прокушкин А. С., Мори С., Коике Т., Прокушкин С. Г.</i>	555
ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ГОМЕОСТАЗ И ОСНОВНЫЕ ПУТИ ЕГО ФОРМИРОВАНИЯ (НА ПРИМЕРЕ ОКОЛОВОДНЫХ И ВОДОПЛАВАЮЩИХ ПТИЦ) <i>Мельников Ю. И.</i>	558
МОНИТОРИНГОВЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ СОЧЛЕНОВ ПАРАЗИТАРНОЙ СИСТЕМЫ КЛЕЩЕВОГО ЭНЦЕФАЛИТА В ПРИРОДНЫХ ОЧАГАХ ПРИБАЙКАЛЬЯ <i>Мельникова О. В.</i>	559
БИОЛОГИЧЕСКАЯ ТРАНСФОРМАЦИЯ БЕЛОГО ФОСФОРА <i>Миндубаев А. З., Волошина А. Д., Бабынин Э. В., Сапармырадов К. А., Хаяров Х. Р., Бадеева Е. К.</i>	561

АНАЛИЗ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ПАРАЗИТИРОВАНИЯ ЭКТОПАРАЗИТОВ НА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ЗАПОВЕДНИКА «БАСЕГИ» <i>Мишланова Ю. Л.</i>	564
КЛИМАТОГЕННАЯ ДИНАМИКА ДРЕВОСТОЕВ И ИХ ПРОДУКТИВНОСТИ НА ВЕРХНЕМ ПРЕДЕЛЕ ИХ ПРОИЗРАСТАНИЯ В ХИБИНАХ, КОЛЬСКИЙ П-ОВ <i>Моисеев П. А., Галимова А. А., Бубнов М. О., Дэви Н. М., Фомин В. В.</i>	565
ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА НА ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ВЫСШИХ НОЧНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ КЕРЖЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА В 2003–2018 гг. <i>Мосягина А. Р., Хабибуллин Р. Д.</i>	567
ЭКОЛОГИЯ ПРОЦЕССОВ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗЛОЖЕНИЯ <i>Мухин В. А., Диярова Д. К., Воронин П. Ю.</i>	569
О НЕКОТОРЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ВЫСОТНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЭПИФИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ <i>Мучник Е. Э., Благовещенская Е. Ю.</i>	572
МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ СООБЩЕСТВ ХИЩНИК-ЖЕРТВА С ВОЗРАСТНЫМИ СТРУКТУРАМИ <i>Неверова Г. П., Жданова О. Л., Бапан Гош, Фрисман Е. Я.</i>	574
КРОВОСОСУЩИЕ КОМАРЫ НИЖНЕСЕРГИНСКОГО РАЙОНА СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ <i>Некрасова Л. С., Вигоров Ю. Л., Вигоров А. Ю.</i>	577
ГЕТЕРОГЕННОСТЬ БИОГЕОЦЕНОЗА КАК ОСНОВА ЕГО ПРОСТРАНСТВЕННО- ВРЕМЕННОЙ УСТОЙЧИВОСТИ <i>Неронов В. В.</i>	579
ЧЕМ БЫЛА ЭКОЛОГИЯ ДЛЯ ПРОФЕССОРА Н.П. НАУМОВА И АКАДЕМИКА С. С. ШВАРЦА В 1973 ГОДУ? <i>Никольский А. А.</i>	581
ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ БИОАКУСТИКА НАЗЕМНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ: ОПЫТ ПОЛЕВЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ <i>Никольский А. А.</i>	584
МАЛАКОЦЕНОЗЫ РЕКИ ОЧЁР (ПЕРМСКОЕ ПРИКАМЬЕ) <i>Овчанкова Н. Б.</i>	586
ДИНАМИКА ДРЕВЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ГОРНОСТЕПНЫХ СКЛОНАХ ГОРЫ КРАКА (РЕСПУБЛИКА БАШКОРТОСТАН) И ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЕЕ ФАКТОРЫ <i>Петрова А. А., Риянова И. И.</i>	589
РЫБЫ — ЛЕДНИКОВЫЕ РЕЛИКТЫ В ВОДОЕМАХ ЗАПАДНЫХ СКЛОНОВ УРАЛА <i>Пономарев В. И.</i>	590

ВСХОЖЕСТЬ МЕСТНЫХ РАСТЕНИЙ НЕ ПОДАВЛЯЕТСЯ В ПОЧВАХ ИЗ ЗАРОСЛЕЙ ИНВАЗИВНОГО <i>ACER NEGUNDO</i> <i>Рафикова О. С.</i>	592
К ВОПРОСУ О СТАТИСТИЧЕСКОЙ ЗНАЧИМОСТИ КОЭФФИЦИЕНТОВ СХОДСТВА <i>Родионов И. В., Созонтов А. Н.</i>	594
ДИНАМИКА ПАРЦЕЛЛЯРНОЙ СТРУКТУРЫ ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ ПРОЦЕССЕ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ПОПУЛЯЦИИ ЕЛИ В ПРОИЗВОДНЫХ БЕРЕЗНЯКАХ И НА ВЫРУБКАХ <i>Рыбакова Н. А.</i>	595
РОЛЬ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИХ И КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ ВЫСОКИХ ШИРОТ В ФОРМИРОВАНИИ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ВОРОБЬЕОБРАЗНЫХ ПТИЦ СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ <i>Рыжановский В. Н.</i>	598
МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ И ИХ РОЛЬ В ПРОКОРМЛЕНИИ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ СРЕДНЕГО ПРИОБЬЯ <i>Сарапульцева Е. С., Стариков В. П., Берников К. А.</i>	601
НАСЕЛЕНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В РАЙОНЕ НАКЫНСКОГО КИМБЕРЛИТОВОГО ПОЛЯ (СЕВЕРО-ЗАПАДНАЯ ЯКУТИЯ) <i>Сидоров М. М., Данилов В. А., Вольперт Я. Л.</i>	604
МЕТОДИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОЦЕНКИ ПРОДУКЦИИ КУСТИСТЫХ ЛИШАЙНИКОВ РОДА <i>CLADONIA</i> <i>Соковнина С. Ю.</i>	606
МОНИТОРИНГ НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ АРКТИЧЕСКОЙ ТУНДРЫ ЯМАЛА <i>Соколова Н. А., Соколов А. А., Фуфачев И. А., Эрих Д., Гилг О.</i>	609
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ ЭПИЛИТНЫХ ПРИБРЕЖНЫХ ЛИШАЙНИКОВ <i>Сонина А. В., Михайлина П. А.</i>	611
РОЛЬ АКТИВНЫХ ФОРМ КИСЛОРОДА В РЕГУЛЯЦИИ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ РАСТЕНИЙ КАРТОФЕЛЯ С СИМБИОТИЧЕСКИМИ ЭНДОФИТНЫМИ БАКТЕРИЯМИ <i>BACILLUS SUBTILIS</i> 26Д <i>Сорокань А. В., Бурханова Г. Ф., Искандарова З. М., Максимов И. В.</i>	613
МНОГОЛЕТНИЙ МОНИТОРИНГ БИОТЫ ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИХ ГРИБОВ В УСЛОВИЯХ НЕФТЕДОБЫЧИ И РЕКРЕАЦИИ <i>Ставищенко И. В.</i>	616
ВЛИЯНИЕ ПРИЕМОВ УЛУЧШЕНИЯ КАЧЕСТВА ПОСАДОЧНОГО МАТЕРИАЛА НА МИКОРИЗАЦИЮ КОРНЕЙ СОСНЫ В ЛЕСНОМ ПИТОМНИКЕ <i>Стеценко С. К., Андреева Е. М., Терехов Г. Г.</i>	618
СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОБИЛИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ НОР ГРЫЗУНОВ В ПУСТЫННОЙ И СТЕПНОЙ ПЕРИОДЫ НА ЮГЕ КАЛМЫКИИ <i>Суркова Е. Н.</i>	621

ВОЗДЕЙСТВИЕ НЕФТЯНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА СООБЩЕСТВА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ ХАНТЫ-МАНСИЙСКОГО АВТОНОМНОГО ОКРУГА <i>Таджидинов В. О.</i>	623
ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ ОХРАНЯЕМОГО ЭПИФИТНОГО ЛИШАЙНИКА <i>EVERNIA DIVARICATA</i> (L.) АСН. В УСЛОВИЯХ МАЛОНАРУШЕННОГО ЛЕСА (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ) <i>Тарасова В. Н., Обабко Р. П., Фаворская М. А.</i>	625
ИНВАЗИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ ВО ФЛОРЕ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ <i>Третьякова А. С.</i>	628
ВЕСЕННИЙ АСПЕКТ НАСЕЛЕНИЯ МНОГОНОЖЕК (СНІLОРОDА, DІPЛОРОDА) ЗАПОВЕДНИКА ШАЙТАН-ТАУ <i>Фарзалиева Г. Ш.</i>	630
ГРАДИЕНТ АФФЕРЕНТАЦИИ ОТ СОЦИАЛЬНО-ЗНАЧИМОГО ОБЪЕКТА КАК ФАКТОР МЕДИЦИНСКОЙ УСТОЙЧИВОСТИ ПОПУЛЯЦИОННОГО СОЦИОЦЕНОЗА — СОЦИАЛЬНОГО ОРГАНИЗМА <i>Худоногов И. Ю.</i>	632
СПЕЦИФИКА СООБЩЕСТВ МИКРОМАММАЛИЙ И ИХ ЗАРАЖЕННОСТИ ГЕЛЬМИНТАМИ В УРБАНОГЕННО-НАРУШЕННЫХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ: ЛЕСОПАРКАХ И ПАРКАХ <i>Черноусова Н. Ф.</i>	634
ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ РАЗВИТИЯ НЕПРЕРЫВНОЙ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СЕТИ В ПРЕДЕЛАХ УРАЛЬСКОЙ ГОРНО-РАВНИННОЙ СТРАНЫ <i>Чибилёв А.А., Чибилёва Т.В.</i>	637
ПЕРЕОПЫЛЕНИЕ МЕЖДУ ПОПУЛЯЦИЯМИ КУКУРУЗЫ ПРИ ИХ СОВМЕСТНОМ ВЫРАЩИВАНИИ <i>Чумаков М. И., Гусев Ю. С., Гуторова О. В., Волохина И. В.</i>	640
НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ НА МАТЕМАТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ МЕЖВИДОВОЙ КОНКУРЕНЦИИ <i>Юсифов Э. Ф., Мамедов А. А., Новрузов Н. Э., Халилова В. С.</i>	641
ВСЕГДА ЛИ СНИЖЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ СООБЩЕСТВА ПРИВОДИТ К УМЕНЬШЕНИЮ ВЕСА ОСОБЕЙ? <i>Якушов В. Д.</i>	645
ПРИЛОЖЕНИЕ	647
ЭЛЕКТРОННЫЙ АРХИВ ОЦИФРОВАННЫХ НАУЧНЫХ ТРУДОВ АКАДЕМИКА С. С. ШВАРЦА И ПУБЛИКАЦИЙ О НЁМ <i>Гребенников М. Е.</i>	648

CONTENT

<i>Section list</i>	5
SECTION 1. POPULATION ECOLOGY	7
BEHAVIORAL DIFFERENTIATION AND GENETIC VARIABILITY OF URBAN AND NATURAL POPULATIONS OF MALLARD ANAS PLATHYRYNCHOS <i>Avilova K. V., Skobeeva V. A.</i>	9
ECOLOGICAL DIFFERENTIATION OF BREAM (ABRAMIS BRAMA) POPULATIONS IN DIFFERENT GEOGRAPHIC ZONES OF THE HOLARCTIC <i>Babueva R. V.</i>	12
FREQUENCY AND TIME CHARACTERISTICS OF THE PIED FLYCATCHER FICEDULA HYPOLEUCA SONG IN THE CONDITIONS OF ANTHROPOGENIC NOISE POLLUTION <i>Bastrikova A. E., Gashkov S. I.</i>	14
POPULATION CYCLES OF SMALL MAMMALS IN THE FOOTHILLS OF THE NORTHERN URALS <i>Bobretsov A. V., Petrov A. N., Bykhovets N. M.</i>	17
VITALITY STRUCTURE AND LIFE STRATEGY OF DELPHINIUM PUBIFLORUM (DC.) TURCZ. EX HUTH ON THE TERRITORY OF THE SARATOV AND ULYANOVSK REGIONS <i>Bogoslov A. V., Shilova I. V., Kashin A. S., Kritskaya T. A., Parhomenko A. S., Grebenyuk L. V.</i>	19
ACADEMICIAN STANISLAV SEMENOVICH SHVARTZ AS THE PROCLAIMER OF POPULATION-ECOLOGICAL THINKING <i>Bol'shakov V. N.</i>	20
STRUCTURE PECULIARITIES OF THE LARIX GMELINII POPULATION AT THE NORTHERN DISTRIBUTION BORDER <i>Bondarev A. I.</i>	23
STRUCTURAL CHANGE IN THE WILD REINDEER TAIMYR POPULATION AT THE BEGINNING OF THE 21ST CENTURY: PREREQUISITES AND TREND <i>Bondar M. G., Kolpaschikov L. A.</i>	26
SPATIAL PATTERNS OF PLANT POPULATIONS <i>Braslavskaya T.Yu.</i>	27
HERB LAYER PLANTS CHOSEN TO EAT BY BANK VOLES <i>Bujalska G., Grüm L.</i>	29
PERSPECTIVES OF SMALL MAMMALS (LIPOTYPHLA, RODENTIA) RESEARCHES IN EAST EUROPEAN TUNDRA <i>Bykhovets N. M., Petrov A. N.</i>	32
DENSITY DYNAMICS OF THE RED FOX (VULPES VULPES) IN EASTERN EUROPE <i>Gos'kov A. M., Korytin N. S.</i>	34

POPULATION LIFE CYCLES AND DYNAMICS OF NUMBERS OF RODENTS <i>Dobrinskii N. L.</i>	36
CYCLIC COMPONENTS OF DYNAMIC SERIES DETECTED BY THE PRINCIPAL COMPONENT ANALYSIS (PCA-SEQ) <i>Efimov V. M., Kovaleva V. Yu.</i>	38
SOME ASPECTS OF ASIAN BADGER (<i>MELES LEUCURUS</i>) ECOLOGY IN ALTAYSKY KRAI (SOUTH-WESTERN SIBERIA) <i>Zagainova O. S., Markov N. I., Pankova N. L., Bondarev A. Ya.</i>	41
INFLUENCE OF TREE CHARACTERISTICS ON THE SUBPOPULATIONS OF <i>LOBARIA PULMONARIA</i> (L.) HOFFM. IN THE FOREST COMMUNITIES OF KARELIA <i>Ignatenko R. V., Tarasova V. N.</i>	43
HOLLOWS RECONNAISSANCE IN CAVITY-NESTING BIRDS AND ITS ROLE IN POST-NESTING TIME <i>Ilyina T. A.</i>	46
INDUCED DISPERSAL: CONSEQUENCES OF REMOVAL EXPERIMENTS <i>Kalinin A. A.</i>	48
POPULATION APPROACH TO THE STUDY OF ECOLOGY OF FREE-LIVING PHYTOPHAGOUS INSECTS <i>Kaplin V. G.</i>	51
SPATIAL PHENOTYPIC STRUCTURE OF SQUIRREL POPULATIONS (<i>SCIURUS VULGARIS</i> L.) IN THE ALTAI-SAYAN PART OF THE RANGE <i>Kelbeshekov B. K.</i>	53
ONTOGENETIC STRUCTURE OF KEY SPECIES COENOPOPULATION IN SIBERIAN PINE TAIGA FORESTS OF EASTERN SAYAN MOUNTAINS <i>Konovalova M.E.</i>	56
RED FOX POPULATION DYNAMICS: EXTERNAL INFLUENCE OR INTRAPOPULATION FACTORS? <i>Korytin N. S.</i>	59
ECOLOGY OF RARE SPECIES AMPHIBIANS AND REPTILES IN THE NATIONAL PARK SENGILEEV MOUNTAINS <i>Krivosheev V. A.</i>	61
POPULATION AND ECOLOGICAL ASPECTS DIFFERENTIATION OF TREES FOR FOREST FORMING SPECIES IN CONTRAST FORESTING CONDITIONS <i>Kulagin A. Yu.</i>	64
ANALYSIS OF THE LONG-TERM POPULATION DYNAMICS OF SMALL MAMMALS IN FOREST ECOSYSTEMS OF EURASIA (ON THE EXAMPLE OF <i>MYODES</i> SPP.) <i>Kurhinen J., Khljap L., Levyh A., Dobroliubov A., Ivanter E., Babina S., Kataev G., Kozulin V., Kuznecova I., Kupriyanova I., Kutenkov A., Mergasova L., Novikova N., Ovaskainen O., Pavlov A., Pavlova K., Potiha E., Rogoznikova E., Kameneva A., Sivkov A., Henttonen H., Huitu O., Gashev S., Jakimova A.</i>	67

ECOLOGICAL ESTIMATION OF COMMON SHREW (<i>SOEX ARANEUS</i>) HABITATS IN CONTRAST ENVIRONMENTAL CONDITIONS: FOOD ASPECT <i>Lukyanova L.E., Ukhova N. L.</i>	70
CHANGE IN THE WOOD ANT POPULATION IN THE NORTHWEST OF RUSSIA <i>Malysheva O. D., Malysheva K. D., Malyshev I. D.</i>	72
CLIMATE WARMING IN EASTERN SIBERIA AND THE DYNAMICS OF BIRD SPECIES RANGES AS A POPULATION RESPONSE TO CHANGES IN THE ENVIRONMENT <i>Me'nikov Yu. I.</i>	75
DYNAMICS MODE ANALYSIS OF INSECT POPULATION SIZE UNDER DENSITY DEPENDENT REGULATION WITH DELAY: MATHEMATICAL MODELING AND SIMULATION <i>Neverova G. P., Frisman E. Ya.</i>	77
NON-STANDARD USE OF MULTIVARIATE STATISTICAL TECHNIQUES IN ECOLOGICAL STUDIES <i>Nokhrin D. Yu.</i>	79
SMALL MAMMALS (LIPOTYPHLA, RODENTIA) ABUNDANCE AND BIOTOPIC DISTRIBUTION IN MALOZEMELSKAYA TUNDRA <i>Petrov A. N., Bykhovets N. M.</i>	82
MONITORING OF RARE SPECIES IN THE «STOLBY» RESERVE: OAKES (<i>CALYPSO BULBOSA</i> (L.)). <i>Polyanskaya D. Yu.</i>	84
SPATIAL DISTRIBUTION OF HUNTING MAMMALS IN JEWISH AUTONOMOUS REGION DEPENDING ON FIRE FREQUENCY <i>Revutskaya O. L., Glagolev V. A., Fetisov D. M.</i>	87
ENDOGENOUS FACTORS IN THE DEVELOPMENT OF OLD PLANTING OF PINE <i>Rogozin M. V.</i>	89
EFFECT OF POLLUTION IN SPAWNING WATERBODIES ON THE REPRODUCTIVE BEHAVIOR OF DYBOWSKI'S FROG <i>RANA DYBOWSKII</i> <i>Rodina E. E.</i>	91
TURNOVER OF INDIVIDUALS IN THE TIGER POPULATION (<i>PANTHERA TIGRIS</i> L., 1758) OF THE LAZOVSKI NATURE RESERVE AND NATIONAL PARK "CALL OF THE TIGER" <i>Salkina G. P., Poddubnaya N.Ya., Kolesnikov V. S., Kolchin S. A.</i>	94
THE RESULTS OF INTRODUCTION AND ECOLOGY OF THE WOOD BISON IN CENTRAL YAKUTIA <i>Safronov V. M., Smetanin R. N.</i>	96
SOCIAL STRUCTURE DISTURBANCE AND RESPONSES IN A POPULATION OF FERAL HORSES <i>Spasskaya N. N.</i>	98
ECOLOGY OF NORTHERN RED-BACKED VOLE (<i>MYODES RUTILUS</i>) IN SURGUT <i>Starikov V. P., Petukhov V. A., Morozkina A. V.</i>	100

COMPARISON OF THE STRUCTURE DYNAMICS IN POPULATIONS OF EPIPHYTIC LICHENS <i>EVERNIA PRUNASTRI</i> (L.) ACH. AND <i>HYPOGYMNIA PHYSODES</i> (L.) NYL. <i>Suetina Y. G.</i>	102
THE ELEMENTAL COMPOSITION OF COENOPOPULATIONS OF <i>MAIANTHEMUM BIFOLIUM</i> OF KIROV REGION <i>Suleimanova V. N., Egoshina T. L.</i>	105
THE STATE OF COENOPOPULATIONS OF <i>CONVALLARIA MAJALIS</i> IN CONIFEROUS-BROAD LEAVED FORESTS SUBZONE OF KIROV REGION <i>Suleimanova V. N., Egoshina T. L., Egorova N. Yu.</i>	107
ABOUT THE POSSIBILITY OF THE ASSESSMENT OF ADAPTIVE NORM OF REACTION OF POPULATIONS OF MAIN FOREST FORMING CONIFEROUS SPECIES BASED ON ANALYSIS OF INDIRECT DATA <i>Tikhonova I. V.</i>	110
THE SIMPLE METHOD FOR ESTIMATING ABUNDANCE OF SMALL MAMMALS <i>Tolkachev O. V., Baytimirova E. A., Maklakov K. V.</i>	112
THE LIFE CYCLE OF <i>CARABUS ARCENSIS</i> (COLEOPTERA, CARABIDAE) IN THE CENTRAL MESHCHERA FORESTS <i>Trushitsyna O. S., Bocharov A. A.</i>	114
VARIABILITY OF THE LOCATION OF OYSTERCATCHER <i>HAEMATOPUS OSTRALEGUS</i> NESTS IN UDMURTIA <i>Tjulkin Ju. A.</i>	117
NORTHERN FUR SEAL BEFORE AND AFTER HARVESTING: CALIBRATION RESULTS OF MATHEMATICAL MODELS ACCORDING TO OBSERVATION DATA (ON THE EXAMPLE OF TYULENIY ISLAND HERD) <i>Frisman E. Ya., Zhdanova O. L., Kuzin A. E.</i>	119
POPULATION DYNAMICS AND TROPHIC LINKS OF ROUGH LEGGED BUZZARDS (<i>BUTEO LAGOPUS</i>) IN SOUTHERN TUNDRA OF YAMAL PENINSULA <i>Fufachev I. A., Sokolova N. A., Sokolov A. A.</i>	121
ANALYSIS OF THE RANGE STRUCTURE BY CRITERIA OF OPTIMALITY (ON THE EXAMPLE OF THE RED VOLE <i>MYODES RUTILUS</i>) <i>Khlyap L. A., Okulova N. M., Warshavskiy A.A.</i>	123
EFFECTS OF DENSITY POPULATION IN A CYCLIC POPULATION OF BANK VOLE <i>Cheprakov M. I.</i>	126
SCENT MARKING BEHAVIOR OF RUFFED LEMUR (VARECIA: LEMURIDAE) <i>Cherevko L. S.</i>	129
AGE RATIO OF BLUETHROAT <i>LUSCINIA SVECICA</i> DURING SPRING PASSAGE AND NESTING NEAR LAKE CHANY (THE SOUTH OF WESTERN SIBERIA) <i>Chernyshov V. M.</i>	130

THE ASIATIC WILD CAT (<i>FELIS LYBICA ORNATA</i>) POPULATION CURRENT STATUS ASSESSMENT IN THE KAZAKHSTAN PART OF KYZYLKUM DESERT <i>Shakula G. V.</i>	132
THE COMPARISON OF NUMBER DYNAMICS TYPES IN SHREW COMMUNITY IN MIDDLE YENISEI TAIGA IN XX AND XXI CENTURIES <i>Sheftel B. I., Yakushov V. D.</i>	133
CHANGING OF BODY MASS OF <i>SOREX ARANEUS</i> AND <i>MYODES RUTILUS</i> IN THE SNOW PERIOD OF THE YEAR <i>Juodvirshis S. V., Starikov V. P., Murtazin D. I.</i>	136
THE ROLE OF ECOLOGICAL THEORIES IN NATURE CONSERVATION <i>Iakimchuk A. V.</i>	138
SECTION 2. EVOLUTIONARY ECOLOGY	139
MORPHOLOGICAL CHANGES IN MOLLUSCS OF THE GENUS <i>CERASTODERMA</i> (BIVALVIA) UNDER CHANGES OF THE HYDROLOGICAL REGIME AND CENOTIC CONTROL <i>Andreev N. I., Andreeva S. I.</i>	142
DIVERSITY OF THE MECHANISMS OF BURROWING MAMMALS' ADAPTATION TO THE GROUND TEMPERATURE REGIME <i>Belovezhets K. I.</i>	144
DIFFERENTIATION OF SUBPOPULATION GROUPS IN THE LABORATORY STRAIN OF HOUSEFLY <i>MUSCA DOMESTICA</i> L. AND THEIR CROSS EFFECTS IN ONTOGENESIS <i>Benkovskaya G. V., Nikonorov Yu. M., Akhmetkireeva T. T.</i>	147
EVOLUTIONARY ECOLOGY IN XXI CENTURE: THE NEW CONCEPTIONS <i>Vasil'ev A. G.</i>	150
URBANIZED LANDSCAPES AS A MODEL TERRITORIES FOR MICROEVOLUTIONARY TRENDS RESEARCH <i>Vershinin V. L.</i>	151
ECOLOGICAL FACTORS IN THE SPECIATION OF FRESHWATER MOLLUSCS <i>Vinarski M. V., Bolotov I. N.</i>	154
EVOLUTION OF THE BASAL METABOLISM RATE AND THE DURATION OF ACTIVITY IN ENDOTHERMIC ANIMALS: THE INFLUENCE OF THE ORIGIN TIME <i>Gavrilov V. M., Golubeva T. B.</i>	157
SMALL MAMMAL DIVERSITY AND VARIABILITY IN THE EAST URAL RADIOACTIVE TRAIL <i>Gorodilova Yu. V., Chibiryak M. V.</i>	160

PHENOTYPIC VARIATION IN SATYRS POPULATIONS (LEPIDOPTERA: SATYRIDAE) WHEN ISOLATED BY TIME AND DISTANCE <i>Zakharova E. Yu.</i>	162
S. S. SCHWARTZ AND THE CURRENT ISSUES OF THE EVOLUTIONARY THEORY AND ECOLOGY <i>Kolchinsky E. I.</i>	165
SPATIAL AND TEMPORAL DYNAMICS OF THE POLYMORPHISM OF CARNIVORE MAMMALS (CANIDAE) ON THE MICROGEOGRAPHIC SCALE <i>Korablev N. P., Korablev M. P., Korablev P. N., Sedova N.A.</i>	167
COMPLEX INTERACTIONS BETWEEN A SIMPLE STRUCTURE AND A SIMPLE ENVIRONMENT: SPATIAL PATTERN OF MANDIBLE VARIATION IN A DWARF FAT-TAILED JERBOA, <i>PYGERETMUS PUMILIO</i> (RODENTIA: DIPODIDAE) <i>Kryštufek B., Janžekovič F., Shenbrot G., Ivajnsič D., Klenovšek T.</i>	169
ABOUT THE CAUSES OF THE CHRONOGRAPHIC VARIABILITY OF MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS IN MAMMALS <i>Lobkov V. A.</i>	172
ANTHROPOGENIC INFLUENCE ON THE DISTRIBUTION OF THE COMMON VOLE SIBLING SPECIES <i>Malygin V. M., Baskevich M. I., Khlyap L. A.</i>	175
ECOLOGICAL MECHANISMS OF SPECIES' ADAPTATION FOR LIVING IN THE PERIPHERY OF GEOGRAPHICAL RANGE <i>Markov N. I., Zagainova O. S.</i>	176
EVOLUTION OR BACK AND FORTH: THE RESULTS OF THE STUDY OF THE PHENOTYPIC CONSEQUENCES OF POPULATION BOTTLENECKS IN ARVICOLINE RODENTS (ARVICOLINAE, RODENTIA) <i>Markova E. A., Bobretsov A. V., Zykov S. V., Sibiryakov P. A., Smirnov N. G., Yalkovskaya L. E.</i>	179
EVOLUTIONARY PLASTICITY: THE MECHANISMS, THE RELATION TO THE ENVIRONMENT AND THE CHANGE DURING PHYLOGENY <i>Makhrov A. A.</i>	181
ORIENTAL CUCKOO <i>CUCULUS OPTATUS</i> AS A MODEL SPECIES FOR THE TESTING OF NEW RESEARCH QUESTIONS IN NEST PARASITE ECOLOGY AND EVOLUTION <i>Meshcheryagina S. G., Golovatin M. G., Bachurin G. N., Bourski O. V.</i>	184
THEORY OF VERTEBRATE ACCLIMATIZATION IN THE WORKS BY S. S. SCHWARTZ AND HIS SCHOOL <i>Monakhov V. G.</i>	187
ECOLOGICAL AND GEOGRAPHICAL FACTORS OF THE MICROEVOLUTION OF <i>PINUS SYLVESTRIS</i> POPULATIONS <i>Petrova I. V., Sannikov S. N., Cherepanova O. E.</i>	189

MODERN STAGE OF EVOLUTION AND CONCEPTIONAL POTENTIAL OF EVOLUTIONARY BIOLOGY <i>Puchkovskiy S. V.</i>	192
HISTORICAL PERIODISATION OF THE NATIVE ECOLOGY SCIENCE DEVELOPMENT SINCE THE SECOND HALF OF XX CENTURY TILL THE BEGINNING OF XXI CENTURY <i>Rizhinashvili A. L.</i>	195
VARIATION IN ADULT BODY LENGTH AND SEXUAL SIZE DIMORPHISM IN THE COMMON LIZARD <i>ZOOTOCA VIVIPARA</i> : TESTING THE EFFECTS OF REPRODUCTIVE MODE, INTRASPECIFIC LINEAGE AND CLIMATE <i>Roitberg E. S., Orlova V. F., Bulakhova N. A., Kuranova V. N., Eplanova G. V., Zinenko O. I., Arribas O., Hofmann S., Ljubisavljević K., Starikov V. P., Kratochvíl L., Strijbosch H., Leontyeva O. A., Böhme W.</i>	198
ECOLOGICAL CATASTROPHES AND IMPULSIVE MICROEVOLUTION <i>Sannikov S. N.</i>	201
STABILIZING SELECTION IN THE EVOLUTION OF THE BAIKAL OMUL <i>Smirnov V. V., Sherbakov A. M., Smirnova-Zalumi N. S., Sukhanova L. V.</i>	203
WING DEVELOPMENT STABILITY AND CANALIZATION IN BLACK-VEINED WHITE BUTTERFLY <i>APORIA CRATAEGI</i> L. (LEPIDOPTERA: PIERIDAE) IN A NATURAL POPULATION <i>Solonkin I. A., Shkurikhin A. O.</i>	204
URBANIZATION IMPACT ON GENDER DIMORPHISM VARIATION IN GROUND BEETLE <i>PTEROSTICHUS MELANARIUS</i> <i>Sukhodolskaya R. A., Saveliev A. A.</i>	207
LONG-TERM DYNAMICS OF SPATIAL AND GENETIC STRUCTURE OF HYBRID ZONES OF GROUND SQUIRRELS IN THE VOLGA REGION <i>Titov S. V., Kuzmin A. A., Simakov M. D., Chernyshova O. V., Naumov R. V.</i>	209
GEOGRAPHICAL VARIATION IN <i>PIERIS RAPAE</i> L. AND <i>P. NAPI</i> L. WINGS ALONG A LATITUDINAL GRADIENT IN URALS <i>Shkurikhin A. O., Oslina T.S.</i>	211
RANDOM PROCESSES IN THE EVOLUTION OF COMMON SHREW <i>SOREX ARANEUS</i> (MAMMALIA, LIPOTYPHLA) <i>Schipanov N. A., Pavlova S. V.</i>	213
SECTION 3. ECOLOGICAL MORPHOLOGY AND ECOPHYSIOLOGY	214
PARAMETERS OF WATER REGIME OF <i>LOBARIA PULMONARY</i> IN BOREAL FORESTS OF SOUTHERN KARELIA <i>Androsova V. I., Chirva O. V., Ignatenko R.V.</i>	217
ENAMEL ULTRASTRUCTURE OF SCIURIDS (RODENTIA, SCIURIDAE) <i>Araslanov I. F.</i>	218

WINTER HIBERNATION OF ANIMALS IN THE CRYOLITHOZONE <i>Akhremenko A. K., Akhremenko Ya. A.</i>	220
SEXUAL DEVELOPMENT AND CLUSTERING INTO REPRODUCTIVE GROUPS IN THE PYGMY WOOD MOUSE MALES AT DIFFERENT DENSITIES OF ELEMENTARY POPULATIONS <i>Bokov D. A.</i>	222
SCENT PREFERENCE (CO-SPECIFIC VS NON-SPECIFIC) ON THE EXAMPLE OF TWO MICE SPECIES (<i>APODEMUS</i>) <i>Bolshakova N. P.</i>	225
POPULATION ECOMORPHOLOGY: APPROACHES AND METHODS (ON THE EXAMPLE OF RODENTS) <i>Vasil'eva I. A., Vasil'ev A. G.</i>	227
COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF PHYSIOLOGY OF SKIN TRANSPORT OF FOUR AMPHIBIAN SPECIES F. RANIDAE <i>Gurvich A. N.</i>	229
MORPHOMETRIC PARAMETERS OF THE HEPATOCYTES OF SMALL MAMMALS (INSECTIVORA, RODENTIA) FROM INDUSTRIAL DISTRICTS OF THE URALS <i>Davydova Yu. A., Nesterkova D. V., Mukhacheva S. V.</i>	231
ON MORPHOLOGICAL CRITERIA OF IMPAIRED HISTOGENESIS DURING EMBRYONAL DEVELOPMENT OF SMALL MAMMALS FOR ASSESSMENT OF TOXIGENIC ENVIRONMENTAL FACTORS <i>Dyomina L. L., Shevlyuk N. N., Shudobaeva D. K., Bokov D. A.</i>	234
COMPARATIVE ANALYSIS OF MANDIBLE SHAPE IN <i>CHIONOMYS GUD</i> OF THE CENTRAL AND WESTERN CAUCASUS BY METHODS OF GEOMETRIC MORPHOMETRICS <i>Dyshekova L. S.</i>	235
XYLOGENESIS OF SCOTCH PINE (<i>PINUS SYLVESTRIS</i> L.) IN CONDITIONS OF THE SOUTHERN BORDER OF BOREAL ECOTONE <i>Zhuravleva I. V., Iskandirov P. Y.</i>	237
FEATURES OF THE ROOT SYSTEM STRUCTURE OF EUROPEAN WHITE BIRCH IN THE CONDITIONS OF THE LIPETSK INDUSTRIAL CENTER <i>Zaitsev G. A.</i>	238
LEAF FUNCTIONAL TRAITS AS INDICATORS OF PLANT RESPONSE TO CLIMATE <i>Ivanova L. A., Ronzhina D. A., Migalina S. V., Yudina P. K., Ivanov L. A.</i>	241
ECOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL ESTIMATION OF ARCTIC LEMMING (<i>DICROSTONYX TORGUATUS</i> PALL., 1778) ADAPTATION STRATEGY IN THE CONDITIONS OF LOW TEMPERATURES AND HYPOXIA <i>Kovalchuk L. A., Chernaya L. V., Mikshevich N. V.</i>	243
NATURAL VARIABILITY OF THE MORPHOPHYSIOLOGICAL INDICES OF THE FRESHWATER FISH OF THE MURMANSK REGION <i>Koroleva I. M., Terentyev P. M.</i>	246

STUDY OF THE MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF NORTHERN RED-BACKED VOLE IN THE TERRITORY OF THE TAIGA FOREST ZONE OF THE SOUTH OF WESTERN SIBERIA BY THE GEOMETRIC MORPHOMETRICS METHOD <i>Kokhonov E. V., Ryadinskaya G. S., Nekhoroshev O. G.</i>	248
SOCIAL CONDITIONS AND HUMORAL IMMUNITY OF BANK AND GREY-SIDED VOLES (<i>CLETHRIONOMYS</i> , RODENTIA, CRICETIDAE): AN EXPERIMENTAL STUDY <i>Kravchenko L. B.</i>	251
VARIATION OF MORPHOMETRIC CHARACTERISTICS IN <i>CARABUS GRANULATUS</i> (COLEOPTERA, CARABIDAE) IN CONDITIONS OF MESHCHERA LOWLAND <i>Kuznetsova Yu. N., Trushitsyna O. S., Ananeva S. I., Bocharov A. A.</i>	253
SKULL SIZES OF PINE MARTENS IN EASTERN FENNOSCANDIA <i>Lansink G. M. J., Pöllänen A., Monakhov V. G.</i>	255
APPLICATION OF INFORMATION THEORY IDEAS TO THE ANALYSIS OF HUNTING BEHAVIOR OF RODENTS WITH DIFFERENT TYPES OF DIET <i>Levenets J. V., Novikovskaya A. A., Panteleeva S. N., Reznikova Zh. I., Gureeva A. V., Feoktistova N. Yu., Surov A. V.</i>	258
STRUCTURE OF ROOT SYSTEMS AND ABSORBING ROOTS IN PETROPHYTIC BRASSICACEAE <i>Malakheeva A. V., Sinenko O. S., Malygin M. V.</i>	259
EARLY LEAFING OUT AND LATE LEAFING OUT RACES OF PEDUNCULATE OAK IN THE NATURE RESERVE «BELOGORYE» (THE SITE «FOREST ON THE RIVER VORSKLA») <i>Malysheva K. D.</i>	261
THE RELATIONSHIP BETWEEN CARBON ISOTOPE COMPOSITION $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ AND LEAF STRUCTURE OF BIRCH SPECIES UNDER CLIMATE CHANGE <i>Migalina S. V., Ivanova L. A., Ronzhina D. A., Ivanov L. A., Rennenberg H.</i>	264
IMPACT OF MOISTURE DEFICIENCY ON ECO-PHYSIOLOGICAL INDICATORS OF TREE SEEDLINGS UNDER THE FOREST CANOPY <i>Molchanov A. G., Gurtsev A. I., Belyaeva E. A.</i>	266
COMPARISON OF LEAF DAMAGE IN THE INVASIVE <i>ACER NEGUNDO</i> AND NATIVE TREES IN THE SOUTHERN URALS <i>Molchanova D. A., Mumber A. G.</i>	267
VARIATION OF MORPHOPHYSIOLOGICAL INDICATORS OF WATER VOLE IN A POPULATION CYCLE <i>Muzyka V. Yu., Potapova O. F., Potapov M. A.</i>	270
THE CHANGE IN ANATOMICAL AND MORPHOLOGICAL FEATURES OF PLANTS IN ARID CLIMATES <i>Nemereshina O. N., Filippova A. V., Gusev N. F., Ryabinina Z. N.</i>	272
VARIABILITY OF THE ETHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF MURINE RODENTS IN URBANISTIC GRADIENTS <i>Novikov E. A., Gorina N. D., Zadubrovskii P. A., Kondratyuk E. Yu., Muzyka V. Yu., Panov V. V., Policarpov I. A.</i>	274

INDIVIDUAL VARIABILITY OF OPTIONAL HUNTING BEHAVIOR STEREOTYPES IN SOCIAL RODENTS <i>Novikovskaya A. A., Panteleeva S. N., Reznikova J. I.</i>	276
METHOD OF MORPHOPHYSIOLOGICAL INDICATORS AND FUNCTIONAL-ONTOGENY APPROACH FOR THE DECISION OF MODERN ECOLOGICAL PROBLEMS <i>Olenev G. V.</i>	279
EXPERIMENTAL STUDY OF ECOLOGICALLY FLEXIBLE SPECIES — THE BANK VOLE (<i>CLETHRIONOMYS GLAREOLUS</i>) — IN TESTS ON EXPLORATORY BEHAVIOR, ANXIETY AND SPATIAL MEMORY <i>Pleskacheva M. G., Malygin V. M., Kuptsov P. A.</i>	281
INTRASPECIFIC VARIABILITY OF MORPHOMETRIC PARAMETERS OF RODENTS NORMAL SPERMATOOZOA <i>Smirnov G. Yu.</i>	283
MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF LEAVES AND ADAPTIVE POLYMORPHISM OF <i>BETULA PENDULA</i> ROTH IN THE CONDITIONS OF TECHNOGENESIS <i>Tagirova O. V.</i>	286
MORPHOMETRIC PARAMETERS OF THE LEAF AS INDICATORS OF WHEAT TOLERANCE TO DROUGHT <i>Terletskaya N. V., Erezhetova U., Altaeva N. A., Zorbekova A. N.</i>	287
SIGNS OF NEUTRALITY IN THE FORMATION OF FLAVONOID SPECTRA IN NATURAL COENOPOPULATIONS <i>Usmanov I. Yu., Scherbakov A. V., Yumagulova E. R., Ivanov V. B.</i>	289
EXPERIMENTAL RESULTS WITH <i>FRAGARIA VESCA</i> L. (ROSACEAE) IN THE CONCEPT «POLYCENTRIC PLANT MODEL» <i>Fedorova S. V.</i>	292
INFLUENCE OF SEASONAL CHANGES ON THE DIFFERENT LEUCOCYTES OF <i>LASIOPODOMYS BRANDTII</i> IN MONGOLIA <i>Enkhmaa Enkhbat, Adiya Yansanjav</i>	294
LEAF TRAITS AND MESOPHYLL PARAMETERS OF STEPPE PLANTS ALONG THE ARIDITY GRADIENT IN SOUTHERN URALS AND KAZAKHSTAN <i>Yudina P. K., Ivanov L. A., Migalina S. V., Ronzhina D. A., Ivanova L. A.</i>	296
SECTION 4. ECOLOGICAL GENETICS AND PHYLOGEOGRAPHY	297
GENETIC STRUCTURING OF POPULATION OF THE COMMON SHREW AS A CASE OF «POPULATION SYSTEM» <i>Artamonov A. V., Shchipanov N. A.</i>	299
MITOCHONDRIAL CYTOCHROME C OXIDASE SUBUNIT 1 (<i>COI</i>) SEQUENCE AND INTERSPECIFIC HYBRIDIZATION <i>Artamonova V. S., Makhrov A. A., Rolskiy A. Yu.</i>	302

ECOLOGICAL AND GENETIC PROCESSES IN POPULATIONS OF “YELLOW” WAGTAILS IN THE TERRITORY OF THE MIDDLE VOLGA REGION IN THE ULYANOVSK REGION <i>Artemyeva E. A., Mishchenko A. V., Kalinina D. A.</i>	304
MORPHO-GENETIC STRUCTURE OF URBAN MARSH FROG <i>PELOPHYLAX</i> <i>RIDIBUNDUS</i> POPULATIONS <i>Barkhatov A. S., Yusupov S. R.</i>	305
THE ORIGIN AND ECOLOGICAL SIGNIFICANCE OF THE GENETIC DIVERSITY IN HYBRID COMPLEXES OF LICORICE IN THE URAL PART OF THE AREA <i>Belyaev A. Yu., Vasfilova E. S., Bystrushkin A. G.</i>	308
PREVALENCE AND GENETIC DIVERSITY OF <i>WOLBACHIA</i> ENDOSYMBIONT AND ITS IMPACT ON THE FITNESS AND HORMONAL STATUS OF HOST INSECT <i>Gruntenko N. E., Adonyeva N. V., Andreenkova O. V., Burdina E. V., Bykov R. A., Ilinsky Y. Y., Rauschenbach I. Yu.</i>	310
MATHEMATICAL MODELING OF THE ECOLOGICAL-GENETIC MECHANISM OF A REPRODUCTIVE STRATEGIES DIFFERENTIATION IN NATURAL POPULATIONS (ON THE EXAMPLE OF ARCTIC FOX, <i>ALOPEX LAGOPUS</i>) <i>Zhdanova O. L., Frisman E. Ya.</i>	313
CRYPTIC SPECIES OF THE <i>DAPHNIA LONGISPINA</i> COMPLEX (CLADOCERA): IDENTIFICATION, PHYLOGENY AND DISTRIBUTION IN WATER BODIES OF ASIAN PART OF RUSSIA <i>Zuykova E. I.</i>	315
THE FAR EAST OF RUSSIAN FEDERATION AS AN ENDEMISM ZONE FOR CLADOCERA (CRUSTACEA: CLADOCERA): CASE OF THE <i>DAPHNIA</i> <i>CURVIROSTRIS</i> SPECIES GROUP <i>Kotov A. A., Karabanov D. P., Bekker E. I.</i>	316
USING THE CHLOROPLAST DNA MARKERS FOR PHYLOGEOGRAPHIC STUDIES OF CLOSELY RELATED SPECIES OF LICORICE IN NORTHERN EURASIA <i>Laletina I. A.</i>	317
MICROSATELLITE LOCI POLYMORPHISM OF CHLOROPLAST DNA OF SIBERIAN SPRUCE <i>Larionova A. Ya., Semerikova S. A., Semerikov V. L., Ekart A. K., Kravchenko A. N., Korchagina O. S.</i>	320
GERM-LINE-RESTRICTED CHROMOSOME IN SONGBIRDS <i>Malinovskaya L. P., Zadesenets K. S., Torgasheva A. A.</i>	321
THE DISTRIBUTION AND GENETIC DIVERSITY OF THE ALTAI ZOKOR <i>MYOSPALAX MYOSPALAX</i> <i>Moskvitina N. S., Zhigalin A. V., Tyutenkov O. Yu., Babanina N. S., Korobitsyn I. G., Simonov E. P.</i>	324
MOUNTAIN FORESTS: ZONES OF HYBRIDIZATION OR INITIAL GENOME? <i>Ovchinnikova N. F.</i>	327

GENETIC CONSEQUENCES OF TRANSLOCATIONS IN POPULATIONS OF SABLE (<i>MARTES ZIBELLINA</i>) IN WESTERN SIBERIA <i>Ranyuk M. N., Modorov M. V., Monakhov V. G.</i>	329
MICROEVOLUTIONAL CHANGES IN NATURAL <i>TRIFOLIUM PRATENSE</i> AND <i>APORRECTODEA CALIGINOSA</i> POPULATIONS UNDER TECHNOGENIC SOIL POLLUTION <i>Rybak A. V., Belykh E. S., Maystrenko T. A., Velegzhaninov I. O., Pylina Y. I., Shadrin D. M., Chadin I. F.</i>	332
DYNAMICS OF THE BOREAL CONIFER RANGES UNDER THE GLACIAL CLIMATIC CYCLES — A RESEARCH BASED ON GENETIC AND PALEODATA <i>Semerikov V. L.</i>	334
HISTORY OF THE SCOTS PINE DISPERSION IN THE CAUCASUS AND CRIMEA ACCORDING TO THE DATA ON THE CYTOPLASMIC DNA VARIABILITY <i>Semerikov N. V.</i>	336
MULTIGENOMIC HISTORY OF THE GENUS <i>ABIES</i> <i>Semerikova S. A., Semerikov V. L.</i>	337
PHYLOGEOGRAPHY OF EUROPEAN BROAD-LEAF TREE SPECIES IN THE EASTERN PART OF THE RANGE <i>Semerikova S. A., Filippov E. G., Semerikov N. V., Isakov I. Y.</i>	339
MOLECULAR-GENETIC DATA OF THE DISTRIBUTION OF SIBLING-SPECIES <i>MICROTUS ARVALIS</i> (OBSCURUS FORM) AND <i>MICROTUS ROSSIAEMERIDIONALIS</i> IN THE URAL REGION AND WEST SIBERIA <i>Sibiriyakov P. A., Starikov V. P., Petukhov V. A., Rusakov V. A., Nakonechny N. V., Dupal T. A., Polyavina O. V., Yalkovskaya L. E., Markova E. A.</i>	341
METAPOPOPULATION STRUCTURE OF THE EAGLE OWL RANGE (<i>BUBO BUBO</i> LINNAEUS, 1758) IN THE MIDDLE VOLGA REGION ACCORDING TO MICROSATELLITE DNA ANALYSIS <i>Simakov M. D., Lapshin A. S., Andreychev A. V., Kuznetsov V. A., Alpeev M. A., Titov S. V.</i>	344
LAW OR RULES OF HOMOLOGOUS SERIES? I. EVOLUTION THEORIES AND THE VAVILOV'S LAW <i>Suslov V. V., Ponomarenko M. P., Rasskazov D. A.</i>	346
LAW OR RULES OF HOMOLOGOUS SERIES? II. COPE'S AND VAVILOV'S SERIES <i>Suslov V. V., Ponomarenko M. P., Rasskazov D. A.</i>	349
LAW OR RULES OF HOMOLOGOUS SERIES? III. ADAPTATION AND AUTOADAPTATION <i>Bragin A. O., Suslov V. V., Orlov Y. L.</i>	351
LAW OR RULES OF HOMOLOGOUS SERIES? IV. URBANIZATION AND DOMESTICATION <i>Bragin A. O., Suslov V. V., Orlov Y. L.</i>	353

GENETIC AND MORPHOTYPIC VARIABILITY OF THE SABLE (<i>MARTES ZIBELLINA</i>) IN MIDDLE AMUR TERRITORY <i>Frisman L. V., Kapitonova L. V., Brykova A. L.</i>	355
MOLECULAR AND GENETIC ANALYSIS OF THE CLONE CULTIVARS OF THE DZHUNGAR <i>MALUS SIEVERSII</i> POPULATION <i>Shadmanova L., Sitpayeva G., Friesen N.</i>	357
GENETICAL DIVERSITY AND PRODUCTIVITY OF THE ARID PASTURE LAND SPECIES <i>KOCHIA PROSTRATA</i> GROWING ON DIFFERENT TYPES OF SOIL <i>Shuyskaya E. V., Lebedeva M. P., Kolesnikov A. V.</i>	359
ON THE QUESTION OF SUBSPECIES CLASSIFICATION OF SAND (<i>RIPARIA RIPARIA</i>) AND PALE SAND (<i>R. DILUTA</i>) MARTINS <i>Scherbakova M. M., Korobitsyn I. G., Goroshko O. A., Tyutenkov O. Y., Golovneva A. A., Kovalevskiy A. V., Kohonov E. V.</i>	362
VARIABILITY OF THE CHLOROPLAST DNA OF THE URAL SPECIES OF THE GENUS <i>ALYSSUM</i> L. OF THE ODONTARRHENA (BRASSICACEAE) SECTION <i>Yunusova D. R.</i>	363
OCCURRENCE AND DIVERSITY OF THE ENDOSYMBIONT <i>WOLBACHIA</i> IN <i>APORIA CRATAEGI</i> (LEPIDOPTERA: PIERIDAE) POPULATIONS <i>Yurlova G. V., Bykov R. A., Demenkova M. A., Burnacheva A. P., Dubatolov V. V., Danilova M. V., Ilinsky Y. Y.</i>	365
ALTITUDE-DEPENDENCE OF PHYLOGENETIC STRUCTURE OF THE OAK FOREST IN THE MOUNTAIN ECOSYSTEM <i>Yakimov V. N., Gerasimova A. S., Zhang Y.</i>	367
MOLECULAR AND GENETIC VARIABILITY IN FIELD VOLE <i>MICROTUS AGRESTIS</i> L., 1761 (ARVICOLINAE, RODENTIA) IN THE CENTRAL PART OF NORTHERN EURASIA <i>Yalkovskaya L. E., Sibiryakov P. A., Markova E. A., Horacek I., Borodin A. V.</i>	369
SECTION 5. HISTORICAL ECOLOGY AND PALEOECOLOGY	370
QUATERNARY RODENTS OF THE WEST SIBERIAN PLAIN: OLD PROBLEMS — NEW SOLUTIONS <i>Borodin A. V., Markova E. A., Strukova T. V.</i>	373
DISTRIBUTION OF PLANT BIOMES IN THE URALS IN THE HOLOCENE ACCORDING TO THE DATA OF POLLEN ANALYSIS <i>Galimov A. T., Antipina T.G., Panova N. K.</i>	374
PECULIARITIES OF THE CLIMATIC RESPONSE IN THE TREE-RING CHRONOLOGIES OF SPRUCE AND PINE AT THE UPPER DISTRIBUTION LIMIT IN THE Khibiny <i>Galimova A. A., Kukarskih V. V.</i>	375
RECONSTRUCTION OF EXTREME NATURAL PHENOMENA BY LIGHT RINGS IN LARCH, GROWING IN THE ASIAN SUBARCTIC, OVER 400 YEARS <i>Gurskaya M. A.</i>	376

DETERMINATION OF THE FEED OF EARLY REPRESENTATIVES OF THE GENUS <i>SPERMOPHILUS</i> WITH DENTAL MICRORELIEF ANALYSIS <i>Gusovsky V. V.</i>	378
MORPHOLOGICAL PECULIARITIES OF THE HIND LIMBS OF THE HAAST'S EAGLE <i>HARPAGORNIS MOOREI</i> (ACCIPITRIDAE), AN EXTINCT NEW ZEALAND PREDATOR BIRD <i>Zinovyev A. V.</i>	379
ORNITHOGEN TRANSFORMATION OF SMALL MAMMALS FROM LIVING OBJECTS INTO THE SUBFOSSIL CONDITION <i>Kropacheva Yu. E.</i>	381
MIDDLE HOLOCENE SMALL MAMMALS OF THE SOUTHERN TRANS-URALS <i>Kuzmina E. A., Smirnov N. G., Ulitko A. I.</i>	384
NEW LOCALITY OF THE EARLY PLEISTOCENE VERTEBRATES IN THE CAVE TAVRIDA (CRIMEA) <i>Lopatin A. A., Lavrov A. V., Vislobokova I. A., Zelenkov N. V., Gimranov D. O., Startsev D. B., Tarasenko K. K., Titov V. V.</i>	385
RECONSTRUCTION OF THE PALEOECOLOGICAL CONDITIONS IN THE SOUTHERN URALS IN THE MIDDLE PLEISTOCENE BASED ON THE PRODUCTS OF THE ORGANIC AND MINERAL INTERACTIONS OF PALEOSOILS AND DEPOSITS <i>Nekrasova O. A., Uchaev A. P., Dergacheva M. I., Bazhina N. L.</i>	388
PALEOECOLOGY AND VEGETATION DYNAMICS IN THE URALS DURING HOLOCENE <i>Panova N. K., Antipina T. G.</i>	391
RECONSTRUCTION OF FRESHWATER ECOSYSTEMS TRANSFORMATIONS BASED ON GRAPHICAL ANALYSIS OF DIATOM COMPLEXES AND PHYTOPLANKTON ASSOCIATIONS TAXONOMIC PROPORTIONS <i>Razumovskiy L. V., Razumovskiy V. L.</i>	393
SYSTEMATICS AND PHYLOGENY OF THE GLIRIDS (GLIRINAE AND LEIITHIINAE): WHAT DOES DENTAL MORPHOLOGY SUGGEST? <i>Sinitza M. V.</i>	395
MULTISCALE ANALYSIS OF THE DYNAMICS OF THE SMALL MAMMAL POPULATION <i>Smirnov N. G.</i>	397
PLEISTOCENE-HOLOCENE VOLES (RODENTIA, ARVICOLINAE) OF THE GENUS <i>CLETHRIONOMYS</i> OF THE FAR EAST (ON THE EXAMPLE OF THE TETYUKHINSKAYA CAVE) <i>Usoltseva A. O.</i>	398
STANISLAV S. SHVARTS AND DENDROCHRONOLOGICAL RESEARCH ON THE YAMAL PENINSULA <i>Shiyatov S. G., Hantemirov R. M.</i>	401

SECTION 6. RADIATION ECOLOGY AND ECOTOXICOLOGY	402
APPLICATION OF THE TRADESCANTIA PLANT TEST SYSTEM FOR ESTIMATION OF THE MUTAGENIC AND CYTOGENETIC ACTIVITY OF THE LAKE SEVAN (ARMENIA) WATER SAMPLES <i>Avalyan R. E., Aghajanyan E. F., Atoyants A. L., Aroutiounian R. M.</i>	405
ADAPTIVE AND DESTROYING CYTOGENETIC EFFECTS OF MOUSE-LIKE RODENTS LONG-LIVING UNDER THE TECHNOGENICALLY ELEVATED BACKGROUND RADIATION LEVEL <i>Bashlykova L. A. Raskosha O. V., Ermakova O. V.</i>	408
THE EFFECT OF <i>SOLANUM TUBEROSUM</i> VARIETAL FEATURES ON TOXICITY OF CHEMICAL AND BIOLOGICAL INSECTICIDES FOR <i>LEPTINOTARSA DECEMLINEATA</i> LARVAE <i>Benkovskaya G. V., Mardanshin I. S., Nikonorov Yu. M., Sorokan A. V., Akhmetkireeva T. T., Kitaev K. A.</i>	410
INFLUENCE OF ELECTROMAGNETIC RADIATION ON SEED GERMINATION IN DIFFERENT VARIETIES OF BARLEY <i>Gaponenko S. O., Bardyukova A. V.</i>	412
BIOLOGICAL CONSEQUENCES OF RADIATION EXPOSURE IN SMALL MAMMALS INHABITING EURT ZONE <i>Grigorkina E. B.</i>	414
ECOLOGY OF SOILS — THE SCIENCE OF BIOSPHERE CLASS <i>Dergacheva M. I.</i>	417
THE USE OF SMALL MAMMALS AS ADEQUATE TEST SYSTEMS FOR EVALUATION OF POLLUTION FROM THE ALUMINUM MANUFACTURE IN PAVLODAR <i>Dupal T. A., Sergazinova Z. M., Erzhanov N. T., Litvinov Yu. N.</i>	420
BIOLOGICAL EFFECTS IN POPULATIONS OF SMALL MAMMALS UNDER THE ENVIRONMENTAL RADIOACTIVE CONTAMINATION <i>Ermakova O. V., Bashlykova L. A.</i>	423
DETERMINATION OF THE TECHNOGENIC RADIONUCLIDE SPECIATION FORMS IN THE SURFACE WATERS OF THE SEMIPALATINSK TESTING RANGE USING THE CASCADE FILTRATION METHOD <i>Zhapasheva Zh. E.</i>	424
RADIOCAESIUM IN VEGETATION OF FOREST ECOSYSTEMS OF THE FAR FALLOUT ZONE 30 YEARS AFTER THE CHERNOBYL ACCIDENT <i>Zheleznova O. S., Tobratov S.A.</i>	427
HOMEOSTATIC MECHANISMS OF BIOLOGICAL SYSTEMS: POSSIBLE APPROACHES <i>Zakharov V. M.</i>	428
DYNAMICS OF ARACHNIDS POPULATION (ARANEI, OPILIONES) AFTER REDUCTION OF INDUSTRIAL EMISSIONS <i>Zolotarev M. P., Maklakov K. V.</i>	431

RADIOACTIVITY OF MOLLUSKS AND OF PISCES IN THE ZARAFSHAN RIVER BASIN <i>Izzatullaev Z. I., Akhmedova G., Boymurodov H. T., Mamatkulov O. B., Egamqulov A. N., Nurmurodov L. T.</i>	433
USING PLANT BIOTESTS IN THE ESTIMATION OF THE RADIOACTIVE CONTAMINATION OF THE RIVER ENISEY <i>Inyatkina E. M., Trofimova E. A.</i>	435
MIGRATION ROUTS DYNAMICS OF THE TAIMYR WILD REINDEER POPULATION AS A RESPONSE TO THE POLLUTION OF PASTURES IN THE IMPACT ZONE OF THE NORILSK MMC <i>Kochkarev P. V., Kochkarev, A. P.</i>	437
CYTOGENETIC EFFECTS IN PLANTS GROWING IN VENUES WHERE WARFARE RADIOACTIVE AGENTS WERE TESTED <i>Minkenova K. S., Baigazinov Zh. A., Mamyrbayeva A. N., Kenesarina A. O.</i>	439
MERCURY IN DIFFERENT BIO-COMPONENTS OF WATER AND GROUND ECOSYSTEMS: RESULTS AND PROBLEMS <i>Poddubnaya N. Y., Ivanova E. S., Khabarova L. S., Rumyantseva O. Yu., Chistyakova U. V., Mazurkevich A. A., Denisova E. A., Gorodnichina Ya. A., Arsen'teva P. A., Gudkova N. A., Sapozhnikova V. R., Voronina T. S., Kostenko N. G.</i>	441
STUDY OF CRYSTALLINE BOUND TRITIUMTRANSFER INTO PLANTS <i>Polivkina Y.N., Timonova L.V., Larionova N.V.</i>	443
FACTORS OF ECOLOGICAL RISK AND THEIR CONSEQUENCES FOR WATER ECOSYSTEMS <i>Rudneva I. I.</i>	446
STUDY OF THE FORMS OF TRITIUM OCCURRENCE IN THE SOIL IN THE AREA OF THE «ATOMIC» LAKE <i>Serzhanova Z. B.</i>	448
EVALUATION OF THE DNA DAMAGE DEGREE IN THE POPULATIONS OF TERRESTRIAL MOLLUSKS INDICATOR SPECIES <i>Snegin E. A., Snegina E.A.</i>	450
RADIOECOLOGICAL RESEARCH IN THE AREAS OF EXPLORATION AND EXTRACTION OF RADIOACTIVE RAW MATERIAL IN YAKUTIA <i>Sobakin P. I.</i>	453
EXTRAPOLATION OF WILD RODENTS ADAPTATION PATTERNS TO THE HUMAN NEW FORMING POPULATIONS ADAPTABILITY IN PATHOGENIC ENVIRONMENT OF AN ALIEN PLANET <i>Lyubashevskiy N. M., Starichenko V. I.</i>	456
INVERSION POLYMORPHISM OF <i>CHIRONOMUS PLUMOSUS</i> (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) LAKE SUNGUL', CHELYABINSK REGION <i>Filinkova T. N.</i>	458
RADIOACTIVE AND CHEMICAL CONTAMINATION EFFECT ON THE ECOLOGICAL AND GENETIC PARAMETERS OF GREATER PLANTAIN <i>Schimalina N. S.</i>	459

SECTION 7. COMMUNITY ECOLOGY AND PHYLOCENOGENETICS	460
DYNAMICS OF FOREST VEGETATION IN ECOTONE «FOREST-TUNDRA» AT SUBPOLAR URALS	
<i>Alesnikov Yu. M., Ivanchikov S. V.</i>	<i>462</i>
ROLE OF LONG-TERM CLIMATE CHANGES IN THE DYNAMICS OF BIRD POPULATION IN MOUNTAINS	
<i>Ananin A. A.</i>	<i>465</i>
NEW ATLAS OF THE ECOSYSTEMS OF MONGOLIA AS A BASIS FOR LANDSCAPE ECOLOGICAL MONITORING	
<i>Andreev A. V., Gunin P. D., Bazha S. N., Vostokova E. A., Petukhov I. A., Saandar M., Adyaa Y.</i>	<i>467</i>
ASSESSMENT THE STATE OF SPRUCE PLANTATION IN THE MIXTOHERBOSO- HYLOCOMIOSUM FOREST TYPE OF THE SVERDLOVSK REGION	
<i>Andreeva E.M., Terekhov G.G., Stetsenko S.K.</i>	<i>470</i>
INTRODUCED PLANTS AS ECOLOGICAL TRAPS FOR POTENCIAL INVADERS — INSECTS AND PATHOGENS	
<i>Baranchikov Yu. N., Seraya L.G.</i>	<i>472</i>
TYPE OF MYCORRHIZA IMPACTS ON ROOT MIXTURE DECOMPOSITION RATE IN THE ASH SUBSTRATE	
<i>Betekhtina A. A., Nekrasova O. A., Radchenko T. A., Dergacheva M. I.</i>	<i>474</i>
RESULTS OF THE RESEARCHES OF ENVIRONMENTAL ASPECTS REPRODUCTION OF WHITEFISHES OF THE LOWER OB	
<i>Bogdanov V. D.</i>	<i>478</i>
ESTIMATION OF THE FOREST REPRODUCTION CAPACITY OF THE ECOSYSTEMS IN THE FOREST-STEPPE ZONE OF CENTRAL MONGOLIA	
<i>Bogdanov E. A.</i>	<i>479</i>
SPRING PHENOLOGY DRIVES MICROEVOLUTIONARY CHANGES OF THE ANNUAL CYCLE IN BIRDS	
<i>Bourski O. V.</i>	<i>482</i>
INFLUENCE OF THE HABITAT CHARACTERISTICS ON THE GROUND COVER FORMATION IN ROCK FOREST COMMUNITIES (THE VOLDA MOUNTAIN, THE ARKHANGELSK REGION)	
<i>Valekzhanin A. A., Tarasova V. N., Obabko R. P.</i>	<i>483</i>
BIOLOGICAL SIGNAL FIELD AS A FACTOR OF ECOSYSTEMS' SUSTAINABILITY	
<i>Vanisova E. A.</i>	<i>486</i>
ON THE LONGITUDINAL PECULIARITIES OF THE BLOOD-SUCKING MOSQUITOES FAUNA OF WESTERN SIBERIA	
<i>Vigorov Yu. L., Nekrasova L. S., Vigorov A. Yu.</i>	<i>488</i>

ADAPTATIONS OF SMALL MAMMAL COMMUNITIES TO NATURAL LANDSCAPES OF THE NORTH <i>Vol'pert Ya. L., Shadrina E. G.</i>	491
TRANSFORMATION OF MAMMAL POPULATION IN THE COURSE OF INDUSTRIAL DEVELOPMENT OF NATURAL TERRITORIES <i>Vol'pert Ya. L., Shadrina E. G.</i>	493
ALIEN SPECIES OF EARTHWORMS IN WESTERN SIBERIA <i>Golovanova E. V.</i>	495
FISH BIODIVERSITY IN THE BAYDARATAYAKHA RIVER BASIN <i>Gorbunov L. S.</i>	497
STOCK AND STRUCTURE OF THE ABOVE-GROUND PHYTOMASS OF THE SOUTHERN SUBARCTIC TUNDRAS IN THE LOWER REACHES OF THE RIVER ERKATAYAKHA <i>Gorbunova A. M.</i>	498
STRUCTURE AND DYNAMICS OF THE TREE STANDS ON THE UPPER FOREST BOUNDARY IN WESTERN PART IN THE PUTORAN PLATEAU <i>Grigoriev A. A., Devi N. M., Kukarskikh V. V., Galimova A. A., Vyuhin S. O., Moiseev P. A., Fomin V. V.</i>	500
ON PINE TREES' DRYING OUT IN THE BARGUZIN HOLLOW <i>Gunin P. D., Bazha S. N., Ubugunov V. L., Drobyshev, Y. I., Ubugunova V. I.</i>	502
ECOLOGICAL-COENOTICAL STRUCTURE OF SPECIES DIVERSITY OF MOUNTAIN TAIGA CEDAR FORESTS IN IDARSKOE BELOGORIE (EAST SAYAN MOUNTAIN) <i>Danilina D. M.</i>	505
LARGE MAMMAL COMMUNITY DYNAMICS AND THE USE OF THEIR RESOURCES IN THE PRE-URALS <i>Dvornikov M. G., Shiryaev V. V., Safonov V. G.</i>	508
INTERACTIONS OF FOR-EYED FIR BARK BEETLE AND FIR SAWYER BEETLE DURING SIBERIAN FIR COLONIZATION <i>Demidko D. A., Pet'ko V. M., Pashenova N. V., Babichev N. S., Efremenko A. A., Pertsovaya A. A., Baranchikov Yu. N.</i>	510
MODERN ALGAE COMMUNITIES SUCCESSIONS UNDER CHANGING ENVIRONMENT OF THE EURO-ARCTIC <i>Denisov D. B.</i>	513
IS THE ACER <i>NEGUNDO</i> L. INVASION ACCOMPANIED BY PLANT COMMUNITY HOMOGENIZATION? <i>Dubrovin D. I.</i>	515
DYNAMICS OF HIGHMOUNTAIN VEGETATION ON THE URALS UNDER CLIMATE CHANGE INFLUENCE DURING THE LAST CENTURY <i>Erokhina O. V., Grigor'ev A. A., Sokovnina S. U., Shalaumova Yu. V.</i>	517

SPRING ASPECT OF THE HERPETOBIONT SPIDERS (ARANEI) POPULATION OF THE SHAITAN-TAU RESERVE <i>Esyunin S. L.</i>	519
RATE OF SIBERIAN FIR STAND CHANGES IN A FOCUS OF MASS REPRODUCTION OF THE FOUR-EYED BARK BEETLE <i>Efremenko A. A.</i>	521
ECOGEOGRAPHIC UNITS AND RARE SPECIES CONSERVATION <i>Zhivotovsky L. A., Osmanova G. O.</i>	523
PRIMARY PRODUCTION AND PRODUCERS IN NAROCH LAKES: FROM EUTROPHICATION TO BENTIFICATION OF THE ECOSYSTEM <i>Zhukova H. A.</i>	526
SPATIAL PATTERNS OF DRY SCOTS PINE FOREST IN WESTERN PART OF MIDDLE TAIGA: THE MECHANISMS OF DEVELOPMENT AND DYNAMICS <i>Zagidullina A. T., Tikhodeyeva M. Yu.</i>	528
DYNAMIC OF VEGETATION OF EXTRAZONAL STEPPES IN SOUTH URAL <i>Zolotareva N. V., Podgaevskaya E. N.</i>	531
VOLCANISM AND BIODIVERSITY OF KHARA-ZIRA (BULLA) ISLAND ON THE CASPIAN SEA <i>Isayeva N. S., Yusifov E. F., Kuliyeu I. S.</i>	533
REPRODUCTIVE STRATEGIES OF CEREALS OF STEPPE COMMUNITIES OF THE SARATOV REGION <i>Kaibeleva E. I., Yudakova O. I., Arkhipova E. Yu., Lysenko T. M.</i>	536
POPULATIONAL APPROACH TO THE STUDY OF STRUCTURAL-FUNCTIONAL ORGANIZATION AND DYNAMICS OF PLANT COMMUNITIES <i>Kaplin V. G.</i>	539
SPECIES DIVERSITY AND CONDITION OF MAMMAL FAUNA IN THE LAPLAND NATURE RESERVE AND IN THE MURMANSK REGION <i>Kataev G. D., Kataeva R. I.</i>	541
INTERDEPENDENCE OF THE DISTRIBUTION OF THE SOIL INDICATORS AND THE SOIL MESOFAUNA OF THE OMSK REGION <i>Knyazev S. Yu., Babiy K. A., Tsvirko E. I.</i>	543
STUDY OF THE SPATIAL AND TEMPORAL CHLOROPHYLL «A» DISTRIBUTION IN THE BERING SEA ON THE BASIS OF SATELLITE DATA <i>Kolbina E. A., Abakumov A. I.</i>	545
SPECIES COMPOSITION OF MIXED TIT FLOCKS IN THE FOREST OF CENTRAL MESHCHERA <i>Kosyakova A. Yu.</i>	547
COMMUNITIES OF ECTOPARASITES (ANOPLURA) OF SMALL MAMMALS OF THE MIDDLE OB REGION <i>Kravchenko V. N., Petukhov V. A.</i>	549

DYNAMICS OF TICK (ARACHNIDA: IXODIDA: IXODIDAE) BITE VICTIMS: HARMONIC ANALYSIS, SYNTHESIS AND FORECAST <i>Kshnyasev I. A., Mischenko V. A.</i>	551
MULTI-SPECIES COMMUNITIES: THE ECOSYSTEM AND POPULATION ASPECTS IN THE STUDY OF SMALL MAMMALS <i>Litvinov Yu. N.</i>	553
ECTOPARASITIC COMPLEX OF THE MIGRATORY CURONIAN SPIT BIRDS <i>Malysheva O. D.</i>	555
SOIL RESPIRATION IN KEY FORESTS TYPES OF KRASNOYARSK REGION <i>Masyagina O. V., Menyailo O. V., Matvienko A. I., Makhnykina A. V., Evgrafova S. Yu., Prokushkin A. S., Mori S., Koike T., Prokushkin S. G.</i>	557
POPULATION HOMEOSTASIS AND THE MAIN WAYS OF ITS FORMATION (ON THE EXAMPLE OF SHOREBIRD AND WATERFOWL) <i>Mel'nikov Yu. I.</i>	558
MONITORING OF THE TICK-BORNE ENCEPHALITIS SYSTEM IN BAIKAL REGION NATURAL FOCI <i>Melnikova O. V.</i>	561
BIOLOGICAL TRANSFORMATION OF WHITE PHOSPHORUS <i>Mindubaev A. Z., Voloshina A. D., Babynin E. V., Saparmyradov K. A., Khayarov Kh. R., Badeeva E. K.</i>	563
ANALYSIS OF THE ECTOPARASITE DISTRIBUTION AND PARASITISM ON SMALL MAMMALS OF THE BASEGI NATURE RESERVE <i>Mishlanova Yu. L.</i>	565
CLIMATE-INDUCED TREE STANDS DYNAMICS AND ITS PRODUCTIVITY ON THE UPPER LIMIT OF THEIR GROWTH IN KHOBINY, KOLA PENINSULA <i>Moiseev P. A., Galimova A. A., Bubnov M. O., Devi N. M., Fomin V. V.</i>	566
IMPACT OF CLIMATE CHANGE ON MOTH BIODIVERSITY IN THE KERZHENSKIY NATIONAL RESERVE IN 2003–2018 <i>Mosyagina A. R., Khabibullin R. D.</i>	568
ECOLOGY OF BIODEGRADATION PROCESSES <i>Mukhin V. A., Diyarova D. K., Voronin P. Yu.</i>	571
AT THE PECULIARITIES OF VERTICAL DISTRIBUTION OF EPIPHYTIC LICHENS <i>Muchnik E. E., Blagoveshchenskaya E. Yu.</i>	574
MODELING THE DYNAMICS OF PREDATOR-AND-PREY COMMUNITIES WITH AGE STRUCTURES <i>Neverova G. P., Zhdanova O.L., Bapan Ghosh, Frisman E. Ya.</i>	576
BLOOD-SUCKING MOSQUITOES OF THE NIZHNESERGINSK DISTRICT ON SVERDLOVSK REGION <i>Nekrasova L. S., Vigorov Yu. L., Vigorov A. Yu.</i>	578

THE HETEROGENEITY OF BIOGEOCOENOSIS AS THE BASIS OF ITS SPATIO-TEMPORAL STABILITY <i>Neronov V. V.</i>	581
WHAT WAS THE ECOLOGY FOR A PROFESSOR N.P. NAUMOV AND ACADEMICIAN S. S. SCHWARZ IN 1973? <i>Nikoł'skii A. A.</i>	583
ECOLOGICAL BIOACACICS OF THE TERRESTRIAL MAMMALS: EXPERIENCE OF FIELD STUDIES <i>Nikoł'skii A. A.</i>	586
MALACOCENOSES OF THE OCHYOR RIVER (PERM REGION) <i>Ovchankova N. B.</i>	588
DYNAMICS OF WOOD VEGETATION ON MINER-STEPPE SLOPE OF THE KRAK MOUNTAIN (REPUBLIC OF BASHKORTOSTAN) AND THE FACTORS THIS IS DETERMINING <i>Petrova A. A., Riyanova I. I.</i>	589
GLACIAL RELIC FISH IN WATERBODIES OF THE WESTERN SLOPES OF THE URALS <i>Ponomarev V. I.</i>	592
GERMINATION OF NATIVE PLANTS IS NOT SUPPRESSED IN THE SOILS FROM INVASIVE ACER NEGUNDO THICKETS <i>Rafikova O. S.</i>	593
ON THE ISSUE OF THE STATISTICAL SIGNIFICANCE OF THE SIMILARITY COEFFICIENTS <i>Rodionov I. V., Sozontov A. N.</i>	595
DYNAMICS OF SPACE STRUCTURE OF FOREST PLANT COMMUNITIES IN THE RECOVERY PROCESS OF THE POPULATION OF SPRUCE IN DERIVATIVE BIRCH FORESTS AND ON CUTTING <i>Rybakova N. A.</i>	598
THE ROLE OF PHOTOPERIODIC AND CLIMATIC CONDITIONS OF HIGH LATITUDES IN THE FORMATION OF PASSERIFORMES BIODIVERSITY IN NORTHERN EURASIA <i>Ryzhanovskiy V. N.</i>	601
SMALL MAMMALS AND THEIR ROLE IN THE FEEDING OF IXODES TICKS IN THE MIDDLE OB <i>Sarapultseva E. S., Starikov V. P., Bernikov K. A.</i>	603
SMALL MAMMALS OF NAKYN KIMBERLITE FELD (NORTH-WEST YAKUTIA) <i>Sidorov M. M., Danilov V. A., Volpert Ya. L.</i>	606
FEATURES OF METHODS FOR MEASUREMENT OF <i>CLADONIA</i> LICHENS ANNUAL PRODUCTIVITY <i>Sokovnina S. U.</i>	608
MONITORING OF TERRESTRIAL ECOSYSTEMS IN THE ARCTIC TUNDRA OF YAMAL <i>Sokolova N. A., Sokolov A. A., Fufachev I. A., Ehrich D., Gilg O.</i>	610

ECOLOGICAL STRATEGIES OF EPILITHIC COASTAL LICHENS <i>Sonina A. V., Mikhailina P. A.</i>	613
THE ROLE OF REACTIVE OXYGEN SPECIES IN REGULATION OF POTATO PLANTS INTERACTION WITH ENDOPHYTIC BACTERIA <i>BACILLUS SUBTILIS</i> 26D <i>Sorokan A. V., Burhanova G. F., Maksimov I. V., Iskandarova Z. M., Maksimov I. V.</i>	616
LONG-TERM MONITORING OF THE WOOD-ROTTING FUNGI IN SITES OF THE OIL PRODUCTION AND THE RECREATION <i>Stavishenko I. V.</i>	618
EFFECT OF IMPROVING TECHNIQUE IN FOREST NURSERY ON THE MYCORRHIZATION OF PINE SEEDLING ROOTS <i>Stetsenko S. K., Andreeva E. M., Terekhov G. G.</i>	620
COMPARATIVE ANALYSIS OF THE ABUNDANCE AND DISTRIBUTION OF RODENT BURROWS IN THE SOUTH OF KALMYKIA IN THE DESERT AND STEPPE PERIODS <i>Surkova E. N.</i>	622
INFLUENCE OF OIL POLLUTION ON THE SMALL MAMMALS COMMUNITIES OF THE MIDDLE TAIGA OF KHANTY-MANSI AUTONOMOUS OKRUG <i>Tadzhidinov V. O.</i>	625
THE FEATURES OF SPATIAL STRUCTURE POPULATION OF PROTECTED EPIPHYTIC LICHEN <i>EVERNIA DIVARICATA</i> (L.) ACH. IN OLD-GROWTH FOREST (REPUBLIC OF KARELIA) <i>Tarasova V. N., Obabko R. P., Favorskaja M. A.</i>	627
INVASIVE PLANTS IN THE FLORA OF SVERDLOVSK REGION <i>Tretyakova A. S.</i>	630
SPRING ASPECT OF THE MYRIAPODA ASSEMBLAGES (CHILOPODA, DIPLOPODA) OF THE SHAITAN-TAU RESERVE <i>Farzaliyeva G. Sh.</i>	632
GRADIENT OF AFFERENTATION FROM SOCIAL-SIGNIFICANT OBJECT AS A FACTOR OF MEDICAL SUSTAINABILITY OF POPULATION SOCIOCENOSIS — SOCIAL ORGANISM <i>Khudonogov I. Yu.</i>	634
SPECIFICITY OF MICROMAMMALIA COMMUNITIES AND THEIR INFESTATION WITH HELMINTHS IN FOREST ECOSYSTEMS DISTURBED BY URBANIZATION: PARK-FORESTS AND PARKS <i>Chernousova N. F.</i>	637
GEOGRAPHIC PRINCIPLES OF THE CONTINUOUS ENVIRONMENTAL NETWORK DEVELOPMENT WITHIN THE URAL HIGHLAND AND PLAINLAND COUNTRY <i>Chibilev A. A., Chibileva T. V.</i>	639

TRANSPOLLINATION BETWEEN MAIZE POPULATIONS DURING COCULTURING <i>Chumakov M. I., Gusev Yu. S., Gutorova O. V., Volokhina I. V.</i>	641
SOME RESULTS OF RESEARCH OF INTERSPECIFIC COMPETITION ON THE MATHEMATICAL MODEL <i>Yusifov E. F., Mamedov A. A., Novruzov N. E., Khalilova V. S.</i>	644
ALWAYS DO A SHARP FALLING OF THE NUMBER OF A COMMUNITY ARE DECREASING THE WEIGHT OF SPECIALS? <i>Yakushov V. D.</i>	646
SUPPLEMENT	647
ELECTRONIC ARCHIVE OF DIGITIZED SCIENTIFIC WORKS OF ACADEMICIAN S. S. SHWARTZ AND PAPERS ABOUT HIM <i>Grebennikov M. E.</i>	650

Научное издание

**ЭКОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ: НОВЫЕ ГОРИЗОНТЫ.
МАТЕРИАЛЫ МЕЖДУНАРОДНОГО СИМПОЗИУМА,**
посвященного 100-летию академика С. С. Шварца
(1–5 апреля, 2019, г. Екатеринбург).

Сборник материалов международного симпозиума.

Ответственные редакторы
Д. В. Веселкин, А. Г. Васильев,
Редактор К. И. Ушакова

Корректоры Е. Ю. Захарова, А. О. Шкурихин, Ю. В. Городилова, Д. К. Диярова
Перевод В. В. Тарасов, Н. И. Тарасова, Е. Б. Григоркина, Е. А. Кузьмина,
К. В. Маклаков, Н. И. Марков, Н. Г. Попова
Компьютерная верстка И. Б. Головачёв

Подписано к публикации 25.03.2019
Формат 170×240/16. Уч. изд. л. 43,63
Гуманитарный университет
620041, г. Екатеринбург,
ул. Железнодорожников, 3.
Лицензия № 2114 от 26.04.2016