

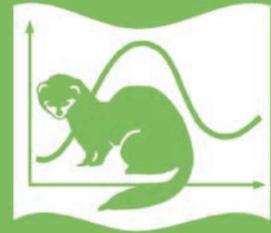
ISSN 0367-0597

Номер 5

Сентябрь - Октябрь 2023



ЭКОЛОГИЯ



www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Номер 5, 2023

Экологические аспекты экспериментального подращивания молоди муксуна в естественной среде <i>Л. Н. Степанов, В. Д. Богданов, М. Ю. Ильин</i>	325
Морфогенетические последствия кратковременного теплового стресса в коротко- и долгоживущих линиях комнатной мухи (<i>Musca domestica</i> L.): геометрическая морфометрия крыла <i>А. Г. Васильев, Г. В. Беньковская, Т. Т. Ахметкиреева</i>	338
Трофическая избирательность белошекой казарки и белолобого гуся в районе репродуктивной концентрации <i>И. С. Шереметьев, С. Б. Розенфельд, И. А. Лавриненко</i>	356
Оседлые и нерезиденты: суточная активность мелких млекопитающих в контрастных биотопах <i>А. А. Калинин, Д. Ю. Александров</i>	365
Потенциал применения параметра Blue Intensity для оценки климатического отклика радиального прироста деревьев на полуострове Крым <i>А. В. Комарова, В. В. Кукарских, М. О. Бубнов, Н. М. Дэви</i>	375

Краткие сообщения

Фитопланктон островного и материкового озер севера европейской части России по летним показателям развития <i>Ю. В. Новикова, А. П. Новосёлов, Г. А. Дворянкин, Н. Ю. Матвеев</i>	387
Пойма как коридор для дисперсии мелких млекопитающих в сельскохозяйственном ландшафте <i>О. В. Толкачёв, С. В. Мухачева</i>	391
О площади растительных сообществ, обеспечивающей сохранение их видового богатства в условиях воздействия доминирующих видов <i>В. В. Акатов, Т. В. Акатова, Д. Ф. Афанасьев, Т. Г. Ескина, Н. М. Сушкова, С. Г. Чефранов</i>	396
⁹⁰ Sr в скелете грызунов из зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа: меж- и внутривидовые особенности накопления <i>В. И. Стариченко</i>	401

УДК [574.5+597.2/.5](282.256.1.044)

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ПОДРАЩИВАНИЯ МОЛОДИ МУКСУНА В ЕСТЕСТВЕННОЙ СРЕДЕ

© 2023 г. Л. Н. Степанов^а *, В. Д. Богданов^а, М. Ю. Ильин^а

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

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

Поступила в редакцию 16.05.2023 г.

После доработки 21.05.2023 г.

Принята к публикации 24.05.2023 г.

Рассмотрены особенности питания молоди муксуна *Coregonus muksun* (Pallas, 1814) при подращивании в садках, установленных на протоке Нижней Оби. Обнаружено, что наряду с искусственным кормом молодь питается организмами зообентоса и зоопланктона, попадающими в садки во время дрейфа – их потребление отмечено с первых и до последних дней подращивания. Основу массы пищевого комка составлял искусственный корм – 88.3–94.3%, на долю водных беспозвоночных приходилось 1.3–5.7% массы пищевого комка. Доминировали личинки хирономид. Не выявлены статистически значимые различия в потреблении молодь муксуна беспозвоночных животных до кормления и после него ($p = 0.442$) при средних значениях 0.005 и 0.006 г соответственно. Отмечена способность перехода молоди с искусственной на естественную кормовую базу на всех стадиях развития, что является показателем успешной адаптации к условиям среды при садковом подращивании в протоках р. Оби.

Ключевые слова: р. Обь, протока Лоранпосл, зоопланктон, зообентос, дрейф, искусственное воспроизводство, садковые линии, муксун, молодь, подращивание, питание

DOI: 10.31857/S0367059723050116, **EDN:** HZSADQ

Почти полное уничтожение муксуна *Coregonus muksun* (Pallas, 1814) в Обь-Тазовском бассейне и увеличение антропогенной нагрузки на экосистемы Обской губы определяют необходимость срочного внедрения эффективных рыбоводных мероприятий. Одной из причин снижения численности популяции муксуна в р. Обь является утрата основных нерестилищ в результате возросшего антропогенного воздействия на экосистемы рек в середине XX в. Вследствие сброса стоков угледобывающих, металлургических и химических предприятий, добычи песчано-гравийной смеси нерестилища муксуна в р. Томь утрачены, а в р. Обь ниже устья р. Томь потеряли свое прежнее значение как место для нереста.

Помимо потери части основных нерестилищ, на состоянии популяции муксуна негативно сказалась возросшая во второй половине XX в. интенсивность промысла, базирующегося на эксплуатации нерестового стада, в том числе интенсивный браконьерский лов в Обской губе и на путях нерестовых миграций [1]. В результате нерестовое стадо обского муксуна не может обеспечить естественное восстановление промыслового запаса вида. Ввиду резкого снижения численности муксуна, ухудшения качества и снижения

площади нерестилищ искусственное воспроизводство муксуна должно быть усилено.

С 2016 г. производятся выпуски в Обь-Иртышский бассейн подрошенной в естественных содрах-питомниках молоди муксуна, но до настоящего времени этот метод искусственного воспроизводства не привел к началу восстановления численности популяции. За период 2016–2021 гг. в бассейне Нижней Оби было выпущено 155 млн шт. молоди муксуна массой от 0.5 до 1.5 г, из них 45 млн шт. выпустил Собский рыбозавод. По данным А.К. Матковского [2], для восстановления популяции обского муксуна до уровня 1970-х годов нужно выпускать ежегодно до 1448 млн экз. молоди массой 1.5 г. Кормовая база р. Оби очень высокая и позволяет обеспечивать существующие популяции доступным кормом. Поэтому считается, что выпуски молоди в предлагаемых объемах при фактическом прекращении естественного воспроизводства не нанесут экологического ущерба экосистеме р. Оби [2].

На Собском рыбозаводе разработана и внедрена технология выращивания молоди муксуна. По данной технологии молодь массой 0.4 г в начале лета пересаживается в садки, которые размещены в естественном водном объекте, являющемся ме-

стом обитания муксуна. Наряду с искусственными кормами молодь потребляет естественные корма (организмы зоопланктона и зообентоса). Выпуск осуществляется с минимальными потерями в тот водоем, где расположены садки.

В соответствии с “Методикой возмещения вреда водным биологическим ресурсам” [4] эффект от выпуска молоди массой свыше 10 г в 80–90 раз превосходит таковой от выпуска молоди массой 1.5 г, т.е. выпуск 7.8 млн шт. сеголеток муксуна массой свыше 10 г по эффективности заменяет восполнение стада 1.5 млрд личинок.

Существующая практика подращивания молоди муксуна в естественных сорах, которые являются питомниками, в настоящее время входит в противоречие с распоряжением Минсельхоза от 11.06.2021 г., в соответствии с которым выращивание молоди муксуна и нельмы на рыбноводных участках, переданных для аквакультуры, запрещено [5]. Тем не менее использование соров как неуправляемых питомников в пойме Оби продолжается. Согласно информации по выпуску, выживание молоди массой тела 1.5 г составляет 80–100% [6], что вызывает большие сомнения, так как это противоречит биологическим законам. Наши многолетние исследования выживания личинок сиговых рыб в сорах поймы Оби показали, что только в личиночный период выживание составляет в среднем 10%, а в исключительно благоприятные годы повышается до 30% [7].

Таким образом, для увеличения объемов выпусков молоди сиговых с крупной массой тела альтернативы выращиванию в садках, установленных в естественных водотоках поймы р. Оби, нет. В связи с этим важно рассмотреть экологические факторы, влияющие на рост и выживание молоди муксуна при выращивании в садках.

Изучение питания молоди сиговых рыб имеет большое значение для всего комплекса исследований трофических взаимосвязей в экосистеме Нижней Оби, так как это позволяет получить более полные данные о функциональной роли организмов разных трофических уровней в общем круговороте и трансформации энергии в водных экосистемах. Большинство работ посвящено изучению питания муксуна в возрасте от одного года и старше ([8–12] и др.). Литературные данные о росте, развитии и питании молоди муксуна в естественной среде в первый год жизни практически отсутствуют. Информация по питанию и биологии молоди муксуна р. Обь получена лишь при его выращивании в Сухоруковской курье (ХМАО) [3]. Отмечено, что в первый месяц выращивания муксун питается ветвистоусыми и веслоногими ракообразными. В конце периода нагула в составе пищи муксуна увеличивается доля хирономид — до 50% массы пищевого комка и более.

Для выявления экологических аспектов подращивания муксуна нами в 2021 г. было проведено изучение кормовой базы и спектра питания молоди муксуна, помещенного в садковые линии в протоке Лоранпосл (Нижняя Обь).

Целью работы было изучить экологические аспекты экспериментального подращивания молоди муксуна в естественной среде на садковых линиях, спектр питания, качественный и количественный состав кормовой базы естественного происхождения, адаптивные возможности молоди.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований. Длина реки Оби — 3676 км, площадь бассейна составляет около 3 млн км², годовой сток — 394 км³. Гидрографическая сеть хорошо развита (0.3–0.5 км/км²). Сток по сезонам в районе г. Салехарда распределяется следующим образом: зима — 8.4%, весна — 14.6%, лето — 56%, осень — 21% [13]. Ведущее значение в питании рек играет талая снеговая вода (до 80%), вклад дождевой воды значительно меньше, а доля грунтовых вод минимальна из-за вечной мерзлоты. Снеговое питание обуславливает малую минерализацию воды с преобладанием ионов НСO_3^{3-} и Ca^{2+} , которые доминируют в составе атмосферных осадков Тюменского севера [14]. В годовом режиме стока выделяются три периода: весенне-летнее половодье, летне-осенняя межень с дождями и низкая продолжительная межень в зимний период [15]. Подъем и спад уровней воды происходят медленно. Вскрытие ледяного покрова совпадает с началом повышения уровня воды. На всем протяжении река делится на сходные по гидрологическим условиям многочисленные протоки.

В конце июня 2021 г. Собским рыбноводным заводом на протоке Лоранпосл (20 км выше г. Салехарда) была введена в эксплуатацию садковая линия для подращивания молоди муксуна и чира с последующим их выпуском в естественные водоемы в целях восстановления запасов ценных сиговых рыб. Садковая линия состоит из 30 квадратных садков, выстроенных в два ряда: длина дели одной стороны садка — 4.9 м, рабочая глубина — 2.5 м, размер ячеи — 3 мм.

Судоходная протока Лоранпосл расположена в нижнем течении р. Оби: общая площадь — 103 га, глубины в межень — 12–14 м, скорость течения на стрежне — от 0.49 до 0.57 м/с, у берегов — 0.22 м/с, в месте расположения садковой линии — 0.33 м/с. Расположение точек отбора проб представлено на рис. 1.

Зарыбление садковой линии было проведено в период с 30 июня по 4 июля 2021 г. В садки заселили порядка 5 млн экз. молоди средней массой 0.4 г, по окончании периода выращивания в кон-

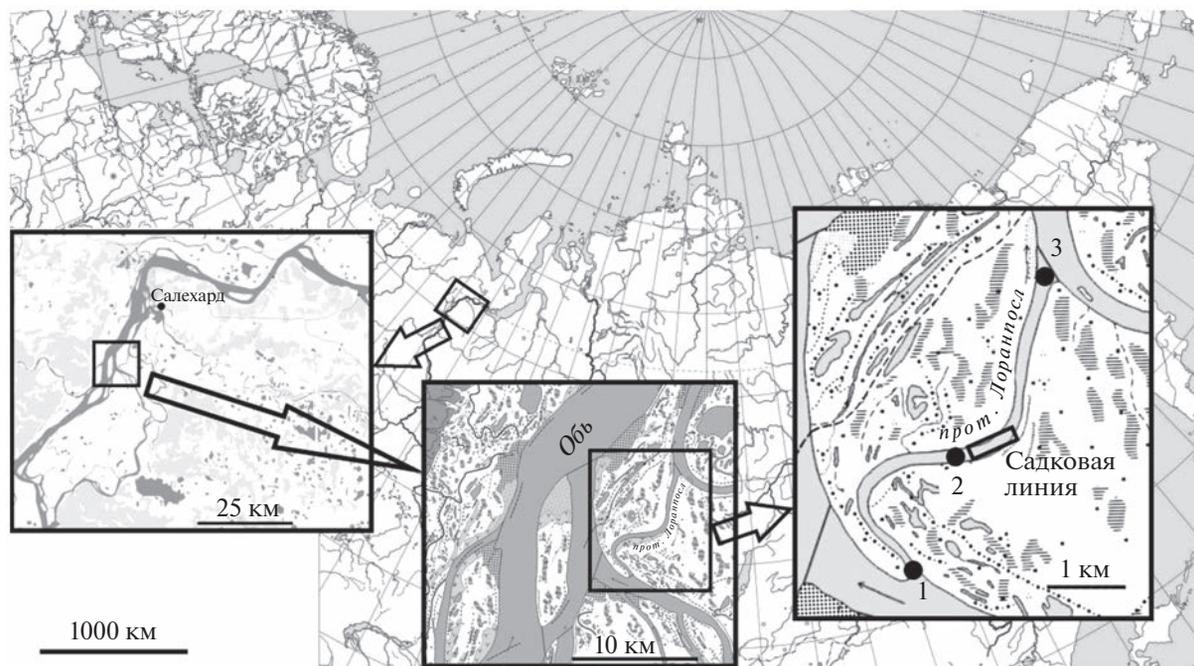


Рис. 1. Карта-схема района исследований: 1–3 – створы отбора гидробиологических и гидрохимических проб [пояснения в тексте].

це июля в естественную среду было выпущено 4198640 экз. молоди муксуна. Таким образом, выживаемость составила 84%.

Материал собран в июле–августе 2021 г. Отбор гидрохимических и гидробиологических проб, а также измерение гидрологических параметров протоки проводили в прибрежье (левый берег, правый берег) и на стрежне протоки на трех створах: 1 – выше линии садков (66°22'50" с.ш., 66°22'38" в.д.), 2 – в районе садковой линии (66°23'43" с.ш., 66°24'11" в.д.), 3 – ниже линии садков (66°24'53" с.ш., 66°25'03" в.д.).

Гидрохимия. При определении гидрохимических и гидрологических параметров использовали приборы экспресс-анализа. Глубину измеряли картплоттер-эхолотом LOWRANCE Mark-5x DSI, скорость течения (V) – измерителем скорости водного потока ИСВП-ГР-21М1 в комплекте с ИСО-1, температуру и водородный показатель (рН) – с помощью прибора HI 98128 Hanna. Минерализацию (TDS) определяли кондуктометром Hanna HI 8734, содержание растворенного кислорода (O_2) – термооксиметром Handy Polaris (Оху-Guard), азот аммонийный (NH_4^+), азот нитритный (NH_2^-), азот нитратный (NH_3^{2-}), фосфаты (PO_4^{3-}) и сульфаты (SO_4^{2-}) измеряли при помощи спектрофотометра Nach Lange DR 3900. Прозрачность воды оценивали с помощью диска Секки.

Зоопланктон. Отбор проб осуществляли процеживанием 200 л воды через планктонную ло-

вушку Апштейна, выполненную из мельничного капронового газа № 64. Пробы фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Камеральную обработку проб проводили в лабораторных условиях счетно-весовым методом согласно общепринятым методикам [16–19]. В камере Богорова по методу Гензена подсчитывали количество видов и организмов в пробе или в ее части. Взятие части пробы производили штемпель-пипеткой Самышева объемом 0,5, 1 и 2 мл. Крупные и редкие организмы подсчитывали во всей пробе.

При расчете численности мелких коловраток использовали коэффициент, равный 2 [18]. Подсчет числа организмов проводили с помощью бинокляра “Ломо”. Видовую принадлежность определяли при помощи микроскопа “Carl Zeiss Axio Scope A1” с использованием отечественных определителей [18, 20–23]. Для расчета биомассы организмов зоопланктона использовали формулы связи массы с длиной тела [24].

Зообентос. Для отбора количественных проб зообентоса использовали дночерпатель Петерсена площадью захвата 0,025 м². Грунт промывали через капроновое сито с ячейей 0,26 мм (газ № 38). Пробы фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Камеральную обработку проб проводили в лабораторных условиях согласно общепринятым методикам [25, 26]. Всего собрано 8 количественных проб зообентоса. При разборе проб, подсчете организмов и определении видов использовали микроскопы OLYMPUS OPTICAL

CZ6045 и OLIMPUS CX41RF. Численность и биомассу рассчитывали на 1 м² площади дна. Таксономическую принадлежность гидробионтов устанавливали по отечественным определителям [27–36]. Доминанты выделены согласно критериям, принятым в гидробиологии [24].

Дрифт водных беспозвоночных. Под дрифтом речного бентоса понимают пассивное перемещение водных беспозвоночных в речном потоке вниз по течению в толще воды, а также совокупности этих организмов [37]. Дрифт неразрывно связан с гидрологией водотока, наиболее важный показатель при его изучении – скорость течения. Дрифт способствует сохранению целостности сообществ донных беспозвоночных. Благодаря дрейфу происходит расселение гидробионтов, а кормовыми организмами обеспечиваются как половозрелые рыбы, так и их молодь [37–39]. Изучение закономерностей дрейфа важно для развития теории функционирования речных экосистем [40].

При сборе материала по дрейфу применяли метод учета стока [41]. Для отбора проб использовали ловушку из мельничного газа № 21: площадь входного отверстия – 0,25 м², длина – 1,5 м, длина сборного кармана из мельничного газа № 70 – 30 см, время экспозиции – 30–60 мин. Всего собрано 4 пробы, которые фиксировали 4%-ным раствором формальдегида. Камеральную обработку проводили в соответствии с общепринятыми методами [25]. Определяли абсолютную и относительную численность отдельных таксонов и их биомассу с использованием торсионных весов WAGA TORSYIANA WT с точностью до 0,1 мг. Результаты пересчитывали на 100 м³ водного потока.

Питание молоди муксуна. Подращиваемая на протоке Лоранпосл молодь муксуна получена из икры от аквакультурных производителей маточного стада муксуна ООО “Форват” (Ленинградская область). Генетический анализ муксуна маточных стад рыбозаводов Собского и “Форват” не выявил отличий по используемым генетическим маркерам от природных популяций рек Западной Сибири [42]. В связи с этим полученное потомство может быть использовано для проведения мероприятий по восстановлению численности популяций этого ценного вида сиговых рыб в бассейне Оби.

При осуществлении индустриального рыбоводства применяется комбинированный метод выращивания, когда начальные стадии жизненного цикла молоди муксуна происходят на рыбозаводном заводе. По достижении массы 0,4 г молодь транспортируется на организованные садковые линии, расположенные в естественных водотоках, для дальнейшего подращивания до требуемых навесок.

Биотехника инкубации икры, выдерживания личинок, переход на активное питание личинок

сиговых рыб остаются общепринятыми и соответствуют биотехническим показателям по выращиванию молоди муксуна [43]. Учтены также методические рекомендации по подращиванию молоди муксуна, чира и нельмы в садках [44, 45]. Биологический анализ молоди муксуна проводили согласно общепринятым методикам [46]. Измеряли длину тела по Смитсу (*Lsm*), промысловую длину (*L*) с точностью до 1 мм и взвешивали молодь рыб на электронных весах Tanita 1230 с точностью до 1 мг.

После проведения биологического анализа содержимое желудков обсушивали на фильтровальной бумаге. Дальнейшую обработку материалов по питанию осуществляли количественно-весовым методом согласно общепринятым методикам [47, 48]. Пищевой комок и его отдельные компоненты взвешивали на торсионных весах WAGA TORSYIANA WT с точностью до 0,1 мг. Кормовые объекты по возможности определяли до вида. Значение отдельных систематических групп организмов выражали в процентах от веса всей пищи и частоты встречаемости, индекс наполнения желудка – в процедициях. Всего обработано 59 экз. молоди муксуна.

Статистический анализ. Для характеристики параметров относительной и абсолютной численности и биомассы гидробионтов применяли методы описательной статистики. Анализ выполнен с использованием программы SPSS Statistics 14.0 [49]. Оценку значимости статистических различий между выборками определяли с помощью непараметрического критерия Манна-Уитни (*U*).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидрохимические исследования

Гидрохимические и гидрологические показатели, отмеченные на станциях, приведены в табл. 1. По солевому составу, согласно классификации О.А. Алекина [50], воды Нижней Оби относятся к слабоминерализованным, гидрокарбонатного класса, кальциевой группы. Температура воды в среднем по станциям составила +18,1°C, максимальные значения характерны для прибрежной зоны. Величины рН соответствуют фоновым значениям [51, 52] и лежат в пределах 6,0–9,0, не вызывающих гибель молоди сиговых. Содержание растворенного кислорода, ионов аммония, нитритов, нитратов, сульфатов и фосфатов не превышает пределов предельно допустимых концентраций для рыбохозяйственных водоемов [53].

Зоопланктон

Зоопланктон протоки включал 38 видов [54]. Наиболее разнообразно представлены коловратки – 19 видов. В составе ветвистоусых и веслоногих

Таблица 1. Гидрохимические и гидрологические показатели воды протоки Лоранпосл

Точки отбора проб	Глубина, м	V _{теч} , м/с	T, °C	Прозрачность, м	pH	O ₂	мг/л					
							TDS	NH ₄ ⁺	NO ₂ ⁻	NO ₃ ²⁻	SO ₄ ²⁻	PO ₄ ³⁻
Выше линии садков												
Левый берег	2.1	0.22	17.7	0.70	7.20	7.6	48.3	0.18	0.010	0.1	<1	0.68
Правый берег	1.5	0.22	19.2	0.65	7.50	9.1	»	»	»	»	»	»
Стрежень	6.0	0.57	17.1	0.72	7.10	8.5	»	»	»	»	»	»
Район садковой линии	3.0	0.33	17.1	0.75	7.10	7.9	»	»	»	»	»	»
Ниже линии садков												
Левый берег	1.0	0.22	20.1	0.75	7.80	9.6	»	»	»	»	»	»
Правый берег	1.5	0.22	18.1	0.75	7.70	8.3	»	»	»	»	»	»
Стрежень	7.0	0.49	17.1	0.80	7.15	8.1	»	»	»	»	»	»

Таблица 2. Структура зоопланктона протоки Лоранпосл (N – численность, %, B – биомасса, %)

Группы	Выше линии садков						Район садковой линии		Ниже линии садков					
	левый берег		правый берег		стрежень				левый берег		правый берег		стрежень	
	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
Rotatoria	85.3	52.0	88.4	2.4	96.6	57.7	97.8	58.6	87.6	2.3	85.1	46.6	96.4	66.3
Cladocera	1.7	23.3	10.8	97.4	0.4	30.3	0.5	7.3	11.1	97.4	1.8	27.5	0.5	14.1
Soropoda	13.0	24.7	0.8	0.2	3.0	12.0	1.7	34.1	1.3	0.3	13.1	25.9	3.1	19.6
Всего	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
Численность, тыс. экз/м ³	25.54		105.04		84.91		83.42		63.36		25.51		0.798	
Биомасса, г/м ³	0.117		6.129		0.179		0.083		3.405		0.133		0.140	

рачков отмечены 12 и 7 видов соответственно. По численности доминировали коловратки – 85.1–97.8% плотности всех зоопланктеров. Структуру зоопланктоценозов по биомассе, как правило, также определяли коловратки.

Наибольшая численность планктонных организмов отмечена в прибрежье среди высшей водной растительности, а также на стрежневом участке протоки – 105.04 и 84.91 тыс. экз/м³ соответственно (табл. 2). На стрежне реки по численности доминировали *Keratella cochlearis cochlearis* (Gosse, 1851) и *Trichocerca weberi* (Jennings, 1903) – космополиты, широко распространены в разнотипных водоемах, а также распространенная в пресных водоемах холодолюбивая *Polyarthra dolichoptera* (Idelson, 1925). На литоральных станциях в зарослях водной растительности основу численности составлял широко распространенный вид-космополит, населяющий прибрежные зоны различных пресноводных водоемов, – коловратка *Euchlanis dilatata* (Ehrenberg, 1832).

Максимальная биомасса зоопланктона отмечена на прибрежных станциях – в среднем

4.767 г/м³. Доминировали крупные обитатели макрофитов прибрежных биотопов – ветвистосые ракообразные *Sida crystallina* (O.F. Müller, 1776) и *Polyphemus pediculus* (Linnaeus, 1761). На русловом участке и большинстве прибрежных станций без высшей водной растительности биомасса зоопланктона была относительно низкой – до 0.134 г/м³. Доминировали широко распространенные коловратки *Bipalpus hudsoni* (Imhof, 1891), *Asplanchna priodonta* (Gosse, 1850) и ветвистосый рачок *Daphnia galeata* (Sars, 1864).

Количественное развитие планктонных организмов в месте расположения садковой линии характерно для стрежневой зоны протоки: доминантами по численности выступали коловратки *T. weberi*, *K. cochlearis* и *P. dolichoptera*, по биомассе – коловратка *B. hudsoni*.

Численность и биомасса зоопланктеров изменялись в широких пределах – от 0.798 до 105.04 тыс. экз/м³ и от 0.083 до 6.129 г/м³ соответственно. Максимальный уровень количественного развития планктона характерен для прибрежной

Таблица 3. Структура зообентоса протоки Лоранпосл (*N* – численность, %, *B* – биомасса, %)

Группы	Выше линии садков						Район садковой линии		Ниже линии садков					
	левый берег		правый берег		стрежень				левый берег		правый берег		стрежень	
	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>
Hydrozoa	–	–	–	–	–	–	–	–	3.2	29.7	–	–	–	–
Nematoda	–	–	–	–	–	–	3.1	0.5	16.1	5.9	12.5	20.8	–	–
Oligochaeta	–	–	–	–	76.4	43.8	12.6	12.4	29.0	25.6	12.5	33.3	5.4	4.4
Mollusca	–	–	–	–	7.0	54.5	–	–	–	–	–	–	43.2	78.2
Ostracoda	–	–	15.8	3.3	4.1	0.4	–	–	6.5	0.6	25.0	8.3	–	–
Collembola	–	–	0.4	0.8	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Trichoptera	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2.7	11.9
Ceratopogonidae	–	–	–	–	–	–	9.4	8.2	9.7	14.3	–	–	–	–
Chironomidae	100.0	100.0	83.8	95.9	12.5	1.3	74.9	78.9	35.5	23.9	50.0	37.6	48.7	5.5
Всего	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0
Численность, экз/м ²	3600		10140		9680		12700		12400		320		1480	
Биомасса, г/м ²	3.600		4.870		9.632		8.740		6.730		0.096		3.632	

зоны. Средние величины численности и биомассы зоопланктона исследованного участка протоки составили 67.81 тыс. экз/м³ и 1.455 г/м³.

Зообентос

Створ 1. Видовой состав зообентоса **левобережной зоны** беден. В составе донной фауны определены 2 вида хирономид. Доминировали личинки *Paracladopelma nigrochalteralis* (Malloch, 1915) – 66.7% (2400 экз/м²) общей численности и 67% (2.4 г/м²) всей биомассы (табл. 3).

В составе зообентоса заиленных песков **правого берега** отмечены 6 видов беспозвоночных животных из трех систематических групп. Структуру зообентоса как по численности, так и по биомассе определяли хирономиды, представленные 4 таксонами. Доминировали личинки *Orthocladus* sp. – 74% (2400 экз/м²) общей численности и 51.3% (2.5 г/м²) биомассы всех гидробионтов. На долю куколок хирономид рода *Chironomus* при низкой численности (100 экз/м²) приходилось 32.9% (1.6 г/м²) суммарной биомассы.

На центральных участках русла протоки (**стрежень**) с глубинами до 6 м обнаружены 9 видов беспозвоночных животных. Уровень количественного развития зообентоса высокий. Структуру сообществ по численности определяли олигохеты – 7400 экз/м². Доминировали представители сем. Tubificidae *Spirosperma ferox* (Eisen, 1879) – 41.3% (4000 экз/м²) суммарной численности беспозвоночных. Второе место по плотности занимали личинки хирономид – 1200 экз/м². Биомассу гидро-

бионтов определяли моллюски и олигохеты – 98.3% (9.472 г/м²) всей биомассы. Доминирующие виды *Euglesa* sp., *Tetragonocyclus* sp. (двустворчатые моллюски), *S. ferox*, *Aulodrilus limnobius* Bretscher, 1899 (олигохеты) формировали 89.3% биомассы всего бентоса.

Створ 2. Зообентос в районе садков (глубина 1.5 м) представлен 9 видами и формами беспозвоночных животных, относящихся к 4 систематическим группам. Структуру бентоценозов определяли хирономиды – 74.8% (9500 экз/м²) общей численности и 78.9% (6.9 г/м²) суммарной биомассы. Доминировали личинки *Chironomus* sp. – 65.9% (5.76 г/м²) общей биомассы. Олигохеты формировали 12.6% (1600 экз/м²) плотности гидробионтов и 12.4% (1.08 г/м²) биомассы всего бентоса. Уровень количественного развития зообентоса высокий.

Створ 3. На глинистых биотопах **левобережной зоны** обнаружено 10 таксонов беспозвоночных животных из 6 систематических групп. Видовое обилие определяли хирономиды – 5 видов и форм, численность зообентоса – хирономиды и олигохеты: более 60% (8000 экз/м²) суммарной плотности гидробионтов (см. табл. 3). В составе хирономид по численности доминировали личинки *Chironomus* sp. (2000 экз/м²) и *Orthocladus* sp. (1200 экз/м²). Биомассу беспозвоночных также создавали хирономиды и олигохеты – 59.0% (3.3 г/м²). Заметный вклад в создание биомассы бентоценозов вносили гидры и мокрецы.

Количественные показатели развития зообентоса прибрежной зоны (**правый берег**) низкие (см.

Таблица 4. Количественные показатели дрефта протоки Лоранпосл (в 100 м³)

Группа	30.06.2021 г., 13.00–13.35				02.07.2021 г., 19.00–19.30				04.07.2021 г., 13.00–14.00			
	численность		биомасса		численность		биомасса		численность		биомасса	
	экз.	%	г	%	экз.	%	г	%	г	%	г	%
Acariformes	—	—	—	—	67	4.5	0.027	2.0	7	8.0	0.002	2.4
Trichoptera	135	41.8	0.013	6.4	135	9.1	0.620	45.5	7	8.0	0.047	57.3
Ceratopogonidae	—	—	—	—	135	9.1	0.013	0.9	—	—	—	—
Ephemeroptera	—	—	—	—	—	—	—	—	7	8.0	0.011	13.4
Simuliidae	13	4.0	0.027	13.2	135	9.1	0.215	15.8	7	8.0	0.003	3.7
Chironomidae	175	54.2	0.164	80.4	1078	72.8	0.488	35.8	60	68.0	0.019	23.2
Всего	323	100.0	0.204	100.0	1482	100.0	1.363	100.0	88	100.0	0.082	100.0

табл. 3). Обнаружено 7 таксонов беспозвоночных животных. По численности доминировали хирономиды, второе место занимали ракушковые раки. Основу биомассы почти в равных долях составляли хирономиды и олигохеты.

На центральных участках русла (стрезень) протоки с глубинами до 7 м отмечены представители 4 групп беспозвоночных животных. Численность гидробионтов почти в равных долях определяли хирономиды и моллюски – 91.9% (1360 экз/м²) суммарной плотности. Ведущее место в создании биомассы занимали двустворчатые моллюски *Euglesa* sp., *Nucleocyclus radiate* (Westerlund, 1897) – 2.84 г/м², или 78.2% биомассы всего бентоса.

В составе донной фауны протоки Лоранпосл обнаружены 32 вида и таксона более высокого ранга беспозвоночных животных [54]. Встречались организмы из 12 систематических групп. По числу таксонов преобладали хирономиды – 15 видов и форм. Амфибиотические насекомые составляли 62.5% от общего числа видов. Все донные беспозвоночные животные входят в состав пищевых спектров различных видов бентосоядных рыб, в том числе и сиговых.

Численность и биомасса зообентоса изменялись в широких пределах – от 320 до 12400 экз/м² и от 0.096 до 9.632 г/м² соответственно. Выше линии садков в прибрежной зоне структуру зообентоса определяли хирономиды. На центральных участках русла по численности доминировали олигохеты и хирономиды. Биомассу бентоса формировали моллюски и олигохеты. Уровень количественного развития беспозвоночных на центральных участках русла протоки выше, чем в прибрежье.

В районе садков и на участке протоки ниже линии садков в прибрежной зоне в составе зообентоса доминировали хирономиды. На участке протоки ниже линии садков в прибрежной зоне количественные показатели беспозвоночных определя-

ли хирономиды. На центральных участках русла по численности доминировали хирономиды и моллюски. Биомассу бентоса формировали моллюски.

Не обнаружены статистически значимые различия в численности и биомассе зообентоса протоки Лоранпосл в прибрежье и на стрезне: для численности (экз/м²) – $U = 5.0, p = 0.724, n = 4$ и 3 соответственно; для биомассы (г/м²) – $U = 2.0, p = 0.157, n = 4$ и 3 соответственно.

Дрифт водных беспозвоночны

30.06.2021 г. Организмы дрефта были представлены 4 таксонами беспозвоночных животных из 3 систематических групп (табл. 4). Плотность и биомассу дрефта определяли хирономиды. В их составе отмечены личинки и куколки *Orthocladius* sp. и экзувии личинок *Chironomus* sp. На долю представителей подсем. Orthoclaadiinae приходилось 45.8% (148 экз/100 м³) плотности гидробионтов. Большой вклад вносили личинки ручейников. Количественные показатели дрефта невысокие.

02.07.2021 г. В составе дрейфующих организмов встречаются водные клещи, ручейники, мокрецы, мошки и хирономиды, представленные 5 таксонами. Плотность дрефта определяли хирономиды. Личинки *Orthocladius* sp. составляли 54.3% (808 экз/100 м³) численности гидробионтов. На долю куколок и имаго представителей подсем. Orthoclaadiinae приходилось 18.2% (270 экз/100 м³) плотности беспозвоночных. По биомассе доминировали ручейники (имаго) и хирономиды – их доля в общей биомассе составила более 90%. Заметный вклад в биомассу организмов дрефта вносили личинки мошек.

04.07.2021 г. Беспозвоночные были представлены 5 таксонами из 5 систематических групп. Основу численности составляли хирономиды. Водные клещи, ручейники, поденки и мошки присутствовали в дрефте в равных долях. В соста-

ве хирономид отмечены личинки и куколки *Orthocladius* sp. и *Chironomus melanescens* Keyl, 1961. Доминировали представители подсем. Orthoclaudiinae — 60.2% (53 экз/100 м³) суммарной плотности сносимых беспозвоночных, по биомассе — ручейники (имаго). На долю хирономид и олигохет приходилось 36.6% суммарной биомассы гидробионтов. Количественные показатели дрефта невысокие.

28.07.2021 г. В дрефте отмечены только личинки хирономид *Chironomus* sp. Количественные показатели низкие: численность — 13 экз/100 м³, биомасса — 0.027 г/100 м³.

В дрефте протоки зарегистрировано 6 групп беспозвоночных: водные клещи (Acariformes) — *Hygrobates calliger* Piersig, 1896, поденки (Ephemeroptera) — *Ephemerella ignita* Poda, 1761, ручейники (Trichoptera n. det.), мокрецы (Ceratopogonidae) — *Probrezzia seminigra* (Panzer, 1798), мошки (Simuliidae n. det.) и хирономиды (Chironomidae) — *Orthocladius* sp., *C. melanescens* и *Chironomus* sp. Постоянными компонентами дрефта являлись хирономиды, ручейники и мошки — частота их встречаемости составила 100%. Численность организмов изменялась от 13 до 1482 экз/100 м³, биомасса — от 0.027 до 1.363 г/100 м³. В вечернее время интенсивность дрефта значительно увеличивается. Плотность дрефта определяли хирономиды, биомассу — хирономиды и ручейники. Следует отметить, что в составе дрефта доля личинок хирономид *Orthocladius* sp. в суммарной плотности организмов достигает 54.3%. Этот таксон преобладал в составе донной фауны и в обрастаниях садков, а также доминировал по частоте встречаемости и численности в пищевом комке у питающихся беспозвоночными рыб. Не выявлены статистически значимые различия в потреблении молодью организмов дрефта до кормления и после него ($U = 196$, $p = 0.442$, $n = 30$, 15 соответственно) при средних значениях по выборкам 0.005 и 0.006 г соответственно.

Питание молоди муксуна

При кормлении молоди муксуна на Собском рыбоводном заводе применяется следующая единая принципиальная схема: на 2–3-и сутки после вылупления, еще до рассасывания желточного мешка, молодь муксуна начинают подкармливать планктонными личинками (науплиусами) жаброго рачка *Artemia salina* (Linnaeus, 1758), инкубированными в цехе живых кормов. Выживаемость личинок после перехода на активное питание составляет не менее 95%. С ростом массы тела увеличивается норма кормления живым кормом до 60% от массы тела. Таким образом, уже на ранней стадии жизненного цикла во время периода кормления науплиусами *A. salina* у молоди

муксуна закладываются пищевые хватательные рефлексы на планктонные организмы, что немаловажно для последующей успешной пищевой адаптации после выпуска в естественные водные объекты.

Средние величины промышленной длины тела и массы молоди муксуна в конце периода выращивания увеличились в 1.4 (47.7 и 69.8 мм) и 3.4 (1.575 и 5.320 г) раза соответственно (табл. 5). Питающиеся особи составляли 90% от общего числа исследованных рыб.

До кормления по частоте встречаемости и массе в питании молоди преобладал искусственный корм “Skretting Nutra HP” — его доля в пищевом комке составляла 100% у 36.7% исследованных рыб. На долю беспозвоночных животных приходилось в среднем 5.5% массы содержимого желудков. В их составе отмечены паразитические нематоды (Nematoda), ракообразные (*Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1867), *D. galeata*), хирономиды (*Monodiamesa bathyphila* (Kieffer, 1918), *C. gr. sylvestris*, *Orthocladius* sp., *P. scalaenum*) и мошки (Simuliidae). Первое место по частоте встречаемости и массе в питании молоди среди гидробионтов принадлежало личинкам хирономид — их максимальная численность в пищевом комке составляла 7 экз. Второе место занимали ракообразные *D. galeata*.

Значение других организмов и растительных остатков в питании молоди муксуна было незначительным. Индекс наполнения желудка изменялся в пределах 0–92.7‰, средняя величина составила 32.8‰.

После кормления средние величины массы пищевого комка и индекса наполнения желудка практически не изменились. Все особи молоди муксуна питались. Биомассу пищевого комка определял искусственный корм (см. табл. 5). У 66.7% рыб корм составлял 100% содержимого желудков. В составе беспозвоночных животных в пищевом комке встречались ракообразные *M. leuckarti*, *D. galeata*, *Bosmina longirostris* (O.F. Müller, 1785) и хирономиды *Orthocladius* sp., *Polypedilum* (*Tripodura*) *scalaenum* (Schrank, 1803).

В качественных пробах единично попадались другие ракообразные — *HeterosCOPE appendiculata* (Sars, 1863), *Megacyclops viridis* (Jurine, 1820), *Ceriodaphnia pulchella* (Sars, 1862), *S. crystallina*. Доминировали хирономиды, доля которых в биомассе пищи достигала 33.3%. Средняя численность гидробионтов составила 1.1 экз. в пищевом комке.

Непосредственно перед выпуском в протоку питающиеся особи составляли 85.7%. Наиболее часто в желудках встречался детрит, на биомассу которого приходилось более 75% (до 100%) веса пищевого комка. Второе место по частоте встречаемости и биомассе содержимого желудков занимали растительные остатки — их доля у отдельных особей достигала 70% веса пищевого комка.

Таблица 5. Биологические показатели и спектр питания молоди муксуна

L, мм	Lsm, мм	Масса молоди, г	Масса пищевого комка, г	Индекс наполнения желудка, ‰	Состав	Частота встреча- емости, %	Средняя численность в пищевом комке		Средняя масса в пищевом комке	
							экз.	%	г	%
Начальный период выращивания (до кормления), 30.06.2021 г. (n = 30)										
54.0 (44–70)*	49.2 (41–66)	1.677 (0.948–3.560)	0.0052 (0–0.0187)	31.0 (0–92.7)	Корм	90.0	–	–	0.0049	94.2
					Chironomidae	40.0	0.9	69.2	0.0002	3.8
					Mesocyclops	3.3	0.1	7.8	<0.0001	<0.1
					Daphnia	16.7	0.2	15.3	0.0001	2.0
					Nematoda	13.3	0.1	7.7	<0.0001	<0.1
					Simuliidae	3.3	<0.1	<0.1	<0.0001	<0.1
					Раст. остатки	3.3	–	–	<0.0001	<0.1
Начальный период выращивания (после кормления), 30.06.2021 г. (n = 15)										
53.0 (47–62)	47.7 (41–57)	1.575 (0.972–2.556)	0.0053 (0.0019–0.0119)	34.3 (12.0–89.1)	Корм	100.0	–	–	0.0050	94.3
					Chironomidae	26.6	0.5	45.5	0.0003	5.7
					Mesocyclops	13.3	0.2	18.2	<0.0001	<0.1
					Daphnia	6.7	0.1	1.0	<0.0001	<0.1
					Bosmina	13.3	0.3	27.3	<0.0001	<0.1
Перед выпуском (нет кормления), 28.07.2021 г. (n = 14)										
75.0 (43–90)	69.8 (38–84)	5.320 (0.692–9.008)	0.0077 (0–0.0216)	14.4 (0–33.3)	Корм	78.6	0.3	–	–	88.3
					Chironomidae	21.4	0.1	50.0	0.0001	1.3
					Trichoptera	7.1	0.1	16.7	0.0001	1.3
					Oligochaeta	7.1	0.1	16.7	<0.0001	<0.1
					Nematoda	7.1	0.1	16.6	<0.0001	<0.1
					Раст. остатки	42.9	0.0007	–	0.0007	–

* Пределы колебаний показателя.

Доля гидробионтов в питании была незначительна и составила в среднем 2.6% (0.0002 г) от массы пищевого комка при частоте встречаемости 35.7%. В составе водных беспозвоночных в пищевом комке отмечены нематоды (Nematoda), олигохеты (*Nais* sp.), хирономиды (*Orthocladius* sp., *C. gr. sylvestris*, *Dicrotendipes nervosus* (Staeger, 1839), *P. scalaenum*, *Chironomus* sp.) и ручейники (Trichoptera). Наиболее часто встречались хирономиды. Максимальное количество беспозвоночных животных в пищевом комке не превышало 3 экз., среднее количество гидробионтов в желудке рыб – 0.6 экз. Индекс наполнения желудка изменялся в пределах 0–33.3‰, средняя величина составила 14.4‰.

В питании молоди муксуна в протоке Лоран-посл основу биомассы пищевого комка составлял искусственный корм (88.3–94.3%). Не обнаружены статистически значимые различия в массе искусственного корма в желудках молоди сиговых рыб до кормления и после ($U = 202.5$, $p = 0.588$, $n = 30$ и 15 соответственно). Анализ индекса наполнения желудка у молоди сиговых рыб до и по-

сле кормления также не выявил статистически значимых различий ($U = 192$, $p = 0.427$, $n = 30$ и 15 соответственно). Доля питающихся особей от общего количества исследованных рыб составляла 85.7–100%. Водные беспозвоночные животные формировали 1.3–5.7% веса пищевого комка. В их составе отмечены нематоды (Nematoda), олигохеты (*Nais* sp.), ракообразные (*M. leucarti*, *D. galeata*, *B. longirostris*, единично – *H. appendiculata*, *M. viridis*, *Ceriodaphnia pulchella* (Sars, 1862), *S. crystallina*), хирономиды (*Orthocladius* sp., *M. bathyphila*, *C. gr. sylvestris*, *D. nervosus*, *P. scalaenum*, *Chironomus* sp.), ручейники (Trichoptera) и мошки (Simuliidae). Первое место по частоте встречаемости, количеству и массе в питании молоди занимали личинки хирономид. Однако оценка численности (%) Chironomidae в дрифте и пищевом комке не выявила статистически значимых различий ($U = 2$, $p = 0.275$, $n = 3$ и 3 соответственно), что может указывать на отсутствие избирательности в потреблении организмов дрифта молодью сиговых рыб при содержании в садках в естественных водотоках.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные показатели зоопланктонных сообществ (средняя биомасса, доля коловраток) свидетельствуют о низкой кормности исследованных водотоков для рыб-планктофагов, за исключением прибрежных биотопов с развитыми макрофитами, где формируются особые условия для развития гидробионтов [55]. Средняя численность зоопланктона в месте расположения садковой линии (82,74 тыс. экз/м³) согласуется с данными ранее проведенных исследований: численность и биомасса зоопланктона р. Оби в районе г. Салехарда (мыс Ангальский) изменялись в пределах 0,1–195 тыс. экз/м³ и 0,01–1892 мг/м³ соответственно [55].

Величины численности и биомассы донных беспозвоночных сопоставимы с данными исследований, проведенных ранее ([56, 57] и др.). Неравномерность распределения зообентоса по поперечному сечению русла определяется типом донных отложений: бентос подвижных песков медиали развит слабо, максимальное развитие зообентоса характерно для илистых биотопов и зарослей макрофитов. Из представителей зообентоса протоки в пищевой спектр молоди муксуна входят нематоды, олигохеты, ракообразные, ручейники, личинки мошек и хирономид. Во время дрифта организмы зоопланктона и бентоса попадают в садки и используются молодь в качестве пищи. Данный факт позволяет утверждать, что переход молоди на естественный корм после выпуска в протоки р. Оби будет успешным, так как навыки потребления живого корма получены молодь еще в период их подращивания в бассейнах Собского рыбозавода и были закреплены при подращивании в условиях садковых линий.

Отсутствие различий в массе искусственного корма и индексе наполнения желудка рыб до кормления и после него может указывать на то, что молодь к моменту очередного кормления не успевает полностью переварить порцию предыдущего корма. Из этого следует, что повторное кормление (раз в 2 ч) проходит в значительной мере “впустую”, а количество кормлений можно сократить без потери эффективности роста молоди. Хорошо известно [58], что у большинства лососевых и сиговых потребленная пища, в том числе гранулированная, трансформируется в пищеварительном тракте в течение 6–9 ч.

Эффект от искусственного воспроизводства в виде реального промвозврата может быть получен лишь в том случае, если места и сроки выпуска молоди будут соответствовать ее биологическим особенностям, которые сформировались в процессе эволюции и присущи муксуну Обского бассейна [3]. Установлено, что на росте муксуна в Сухоруковской курье негативно сказываются два фактора: чрезмерно большая плотность посадки

и высокая температура воды [3]. Поэтому для повышения эффективности искусственного воспроизводства муксуна необходимо внедрять прогрессивные методы подращивания молоди.

Сведения по питанию и выживаемости молоди муксуна при их выращивании в промышленных условиях на садковых линиях позволили дать объективную экологическую оценку процессам пищевой адаптации к естественной кормовой базе, что является критерием успешности проведения мероприятий по искусственному воспроизводству муксуна Оби.

Проведенные нами исследования являются пионерными для водных экосистем Сибири. Подтверждено предположение о том, что молодь муксуна, выращиваемая в промышленных условиях садковой линии, наряду с потреблением искусственных кормов питается организмами из естественной среды обитания — их потребление отмечено с первых дней подращивания в садках.

Успешность перехода молоди на питание естественными кормовыми организмами после ее выпуска является одним из важнейших критериев мероприятий по искусственному воспроизводству молоди муксуна. Выпущенная в протоки молодь будет мигрировать вместе с “дикими” в низовья р. Оби и далее в Обскую губу. Для рекомендаций по дополнительному выбору мест размещения садковых линий в целях увеличения эффективности искусственного воспроизводства муксуна в соответствии с исполнением поручения Президента Российской Федерации от 06.03.2023 г. № Пр-464 [59] необходимо провести дополнительные исследования.

Таким образом, к концу лета молодь муксуна адаптируется к среде обитания, проявляет естественные реакции, свойственные виду, активно использует естественные корма и достигает массы 12–17 г. Предварительное подращивание личинок муксуна в условиях рыбозавода положительно сказывается на адаптации к новым условиям обитания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты могут быть использованы для повышения эффективности искусственного воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна. Обобщение данных позволит дать рекомендации по выбору мест и сроков выпуска в целях создания оптимальных условий для нагула и выживания молоди муксуна в Нижней Оби, для разработки антикризисных мер в сиговом рыболовстве, рационального использования водных биологических ресурсов, искусственному воспроизводству, охране и восстановлению рыбных запасов.

При подращивании молоди муксуна до массы тела 1.5 г соровая пойменная система р. Оби обычно еще залита водой. Температура воды в сорах в июле, при которой молодь муксуна начинает выходить из соров поймы Оби и мигрировать вниз по течению, как правило, бывает высокой (18–20°C). В процессе миграции молодь продолжает питаться и расти. Подращивание молоди до массы тела 10–11 г (середина–конец августа) в сорах поймы уже невозможно, так как они обсыхают. Такая возможность появляется при подращивании в садках, установленных в протоках. Рекомендуем выпускать молодь из садков непосредственно в протоки, в которых находятся садки. Выпуск молоди нужно растягивать во времени для формирования большего количества стай. Одновременный выпуск всех подрошенных сеголеток может создать слишком большую пищевую конкуренцию.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН ИЭРиЖ УрО РАН по теме “Состояние и динамика биоресурсов животного мира Уральского региона, разработка научных основ его мониторинга и охраны” № 122021000084-4.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов и подтверждают, что в работе при использовании живых организмов в качестве объектов исследования соблюдались правовые и этические нормы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Матковский А.К.* Деградиционные процессы в популяции муксуна р. Оби и необходимые меры по восстановлению его численности // Биология, биотехника разведения и состояние запасов сиговых рыб. Тюмень: Госрыбцентр, 2010. С. 176–181.
2. *Матковский А.К.* Причины сокращения запасов полупроходных сиговых рыб Обь-Иртышского бассейна // Вестник рыбохозяйственной науки. 2019. Т. 6. № 1 (21). С. 1–22.
3. *Крохалевский В.Р., Замятин В.А., Захаренко А.А.* и др. Рост молоди муксуна в пойменных водоемах Нижней Оби // Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования. СПб., 2018. С. 222–227.
4. Методика исчисления размера вреда, причиненного водным биологическим ресурсам. Приказ Министерства сельского хозяйства РФ от 31 марта 2020 г. № 167 [Электронный ресурс]. URL: <https://docs.cntd.ru/document/564859759> (дата обращения 17.11.2022).
5. Об утверждении Методики расчета объема подлежащих изъятию объектов аквакультуры при осуществлении пастбищной аквакультуры. Приказ Министерства сельского хозяйства РФ от 11 июня 2021 г. № 392 [Электронный ресурс]. URL: <https://base.garant.ru/402811612/> (дата обращения 17.11.2022).
6. Специалисты ВНИРО выпустили в 2022 г. более 165 млн штук молоди сиговых видов рыб в Обь-Иртышский бассейн. 23 августа 2022 г. [Электронный ресурс]. URL: <https://portnews.ru/news/334271/> (дата обращения 17.11.2022).
7. *Богданов В.Д.* Пространственная структура и выживаемость личинок сиговых рыб в пойменном водоеме // Изучение экологии водных организмов Восточного Урала. Свердловск, 1992. С. 27–46.
8. *Москаленко Б.К.* Материалы к биологии сиговых рыб Обской губы // Изв. ВНИОРХ. 1958. Т. 44. С. 74–94.
9. *Решетников Ю.С.* Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 302 с.
10. *Кузикова В.Б.* Питание муксуна *Coregonus muksun* (Pall.) на Кутопьюганских салмах // Динамика численности промысловых рыб Обского бассейна. Л.: ГосНИОРХ, 1986. Вып. 243. С. 104–108.
11. *Степанова В.Б., Коришунов А.В., Коришунов С.А.* и др. Современные данные о питании сиговых рыб в эстуарии Оби // Современное состояние водных биоресурсов. Новосибирск: НГАУ, 2010. С. 110–112.
12. *Степанова В.Б.* Питание рыб в Обской губе Карского моря в подледный период // Вестник рыбохозяйственной науки. 2017. № 4(16). С. 94–100.
13. *Михайлов Н.И., Гвоздецкий Н.А.* Физическая география СССР. М.: Изд-во МГУ, 1978. 455 с.
14. *Дорожужкова С.Л.* Эколого-геохимические особенности нефтегазодобывающих районов Тюменской области: Автореф. дис. ... канд. геол.-мин. наук. М., 2004. 25 с.
15. *Лёзин В.А.* Реки Ямало-Ненецкого автономного округа. Справочное пособие. Тюмень: Изд-во “Вектор Бук”, 2000. 142 с.
16. *Киселев И.А.* Планктон морей и континентальных вод. Л.: Наука, 1969. Т. 1. 657 с.
17. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах // Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1982. 33 с.
18. *Кутикова Л.А.* Коловратки фауны СССР. Л.: Наука, 1970. 744 с.
19. *Марузи И.В., Пищенко Е.В., Веснина Л.В.* Практикум по гидробиологии. Новосибирск, 2008. 148 с.
20. *Мануйлова Е.Ф.* Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.: Л., 1964. 327 с.
21. *Смирнов Н.Н.* Chydoridae фауны мира. Фауна СССР. Ракообразные. Л.: Наука, 1971. Т. 1. Вып. 2. 553 с.
22. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Ракообразные / Под ред. Цалолихина С.Я. СПб.: Наука, 1995. Т. 2. 628 с.
23. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон / Под ред. Алексеева В.Р., Цалолихина С.Я. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. 495 с.
24. *Баканов А.И.* Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Борок, 1987. Рук. деп. В ВИНТИ. № 8593-В87. 63 с.

25. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
26. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.: Гидрометеоздат, 1983. 239 с.
27. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Низшие беспозвоночные / Под ред. Цалолыхина С.Я. СПб.: Наука, 1994. Т. 1. 394 с.
28. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Паукообразные. Низшие насекомые / Под ред. Цалолыхина С.Я. СПб.: Наука, 1997. Т. 3. 444 с.
29. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Высшие насекомые / Под ред. Цалолыхина С.Я. СПб.: Наука, 1999. Т. 4. 998 с.
30. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Высшие насекомые / Под ред. Цалолыхина С.Я. СПб.: Наука, 2001. Т. 5. 836 с.
31. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Моллюски. Полихеты. Немертины / Под ред. Цалолыхина С.Я. СПб.: Наука, 2004. Т. 6. 528 с.
32. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос / Под ред. Алексеева В.Р., Цалолыхина С.Я. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2016. 457 с.
33. *Панкратова В.Я.* Личинки и куколки комаров подсемейств Podonominae и Tanypodinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л.: Наука, 1977. 152 с.
34. *Панкратова В.Я.* Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л.: Наука, 1983. 295 с.
35. *Панкратова В.Я.* Личинки и куколки комаров подсемейства Orthoclaadiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л.: Наука, 1970. 343 с.
36. *Чекановская О.В.* Водные малошютинковые черви фауны СССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 411 с.
37. *Чибанова В.В.* Бентос лососевых рек Камчатки. М.: ВНИРО, 2009. 172 с.
38. *Allan J.D.* Stream ecology: structure and function of running waters. Dordrecht: Springer, 2006. 388 p.
39. *Naman S.M., Rosenfeld J.S., Third L.C.* et al. Habitat-specific production of aquatic and terrestrial invertebrate drift in small forest streams: implications for drift-feeding fish // *Can. J. Fish. and Aquat. Sci.*, 2017. V. 74. P. 1208–1217. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0406>
40. *Богатов В.В., Федоровский А.С.* Основы речной гидрологии и гидробиологии. Владивосток: Дальнаука, 2017. 384 с.
41. *Богданов В.Д.* Изучение динамики численности и распределения личинок сиговых рыб реки Северной Сосьвы. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987. 60 с.
42. *Yalkovskaya L.E., Krokhalova M.A., Bogdanov V.D.* et al. Genetic differentiation of *Coregonus muksun* in natural populations and broodstocks of fish rearing farms “Forvat” and “Sobsky” in relation to the problem of rearing the species population in Western Siberia // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science: Diversity of Soils and Biota of Northern and Central Asia*. Ulan-Ude: IOP Publishing, 2021. V. 908. P. 1–5. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/908/1/012023>
43. Об утверждении “Методики расчета объема добычи (вылова) водных биологических ресурсов, необходимого для обеспечения сохранения водных биологических ресурсов и обеспечения деятельности рыболовства в целях аквакультуры (рыбоводства)” (с изменениями и дополнениями). Приказ Министерства сельского хозяйства РФ от 30 января 2015 г. № 25. [Электронный ресурс]. URL: <https://base.garant.ru/70877984/> (дата обращения 20.11.2021).
44. *Костюничев В.В., Князева Л.М., Шумилина А.К.* Методические рекомендации по выращиванию товарных сигов (чир, муксун) в промышленных условиях. СПб.: ГосНИОРХ, 1998. 21 с.
45. *Костюничев В.В., Шумилина А.К.* Рекомендации по выращиванию крупного посадочного материала сиговых рыб для решения проблемы их воспроизводства и сохранения генофонда в основных рыбохозяйственных водоемах Северо-Запада РФ // Сборник методических рекомендаций по индустриальному выращиванию сиговых рыб для целей воспроизводства и товарной аквакультуры. СПб.: ГосНИОРХ, 2012. С. 276–288.
46. *Правдин И.Ф.* Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1966. 376 с.
47. Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях / Отв. ред. акад. Павловский Е.Н. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 262 с.
48. *Желтенкова М.В., Боруцкий Е.В., Веригина И.А.* Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
49. *Pallant J.* SPSS survival manual. A step by step guide to data analysis using SPSS for Windows. Maidenhead: Open University Press, 2007. 335 p.
50. *Алексин О.А.* Основы гидрохимии. Л.: Гидрометеоздат, 1989. 344 с.
51. Гидрология заболоченных территорий зоны многолетней мерзлоты Западной Сибири / Под. ред. Новикова С.М. СПб.: ВВМ, 2009. 536 с.
52. *Уварова В.И.* Гидрохимическая характеристика водотоков Нижней Оби // *Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения*. 2011. № 11. С. 132–142.
53. Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения (с изменениями на 10 марта 2020 года). Приказ Министерства сельского хозяйства РФ от 13 декабря 2016 года № 552. [Электронный ресурс]. URL: <https://docs.cntd.ru/document/42038-120> (дата обращения 20.11.2021).
54. Изучение питания молоди муксуна и чира, подращенной в промышленных условиях до навески

- 10 г и выше и выпущенной в водные объекты ЯНАО: Отчет о НИР, заключительный / Рук. В.Д. Богданов; ФГБУН Ин-т экологии растений и животных УрО РАН. Екатеринбург, 2021. 97 с.
55. *Семенова Л.А., Алексюк В.А.* Зоопланктон Нижней Оби // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2010. Вып. 10. С. 156–169.
56. *Степанова В.Б.* Макрзообентос Нижней Оби // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2009. № 9. С.155–162.
57. *Ковешников М.И., Крылова Е.Н.* Структура зообентоса и оценка качества воды на устьевом створе реки Обь в 2020 году // Научный вестник ЯНАО. 2022. № 4. (117). С. 6–22.
<https://doi.org/10.26110/ARCTIC.2022.117.4.001>
58. *Щербина М.А., Гамыгин Е.А.* Кормление рыб в пресноводной аквакультуре. М.: Изд-во ВНИРО, 2006. 360 с.
59. Перечень поручений Президента РФ № ПР-464 от 6 марта 2023 года. [Электронный ресурс]. URL: <https://minobr74.ru/info/open/directcom/post/311> (дата обращения 02.05.2023).

МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ КРАТКОВРЕМЕННОГО ТЕПЛООВОГО СТРЕССА В КОРОТКО- И ДОЛГОЖИВУЩИХ ЛИНИЯХ КОМНАТНОЙ МУХИ (*MUSCA DOMESTICA* L.): ГЕОМЕТРИЧЕСКАЯ МОРФОМЕТРИЯ КРЫЛА

© 2023 г. А. Г. Васильев^а, *, Г. В. Беньковская^б, Т. Т. Ахметкиреева^б

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

^бИнститут биохимии и генетики Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Россия 450054 Уфа, просп. Октября, 71

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

Поступила в редакцию 16.09.2022 г.

После доработки 30.03.2023 г.

Принята к публикации 24.04.2023 г.

Изучены морфогенетические последствия воздействия кратковременного теплового стресса (КТС) в двух массово селектированных по длительности жизни линиях комнатной мухи на основе оценки изменчивости крыла имаго методами геометрической морфометрии. Выявлены значимые различия по размерам и форме крыла между контрольными и импактными группами разного пола в линиях *Shg* (короткоживущие) и *Lg* (долгоживущие). Эффект КТС проявился в увеличении размера крыла и направленном изменении его формы. Межгрупповая иерархия половых и стресс-индуцированных различий выражена одинаково в обеих линиях мух. Размах линейных различий существенно выше половых, которые в свою очередь выше уровня стресс-индуцированных. Нестабильность развития крыла имаго (*Vm*) линии *Shg* значимо выше, чем у линии *Lg*, и выше во всех группах самок, но в большинстве случаев значимо ниже в импактных группах (с учетом роста размеров последнее может быть связано с эффектом гормезиса). Высказана гипотеза о том, что в основе направленных морфогенетических эффектов КТС лежат скрытые видовые модификации, появление которых в фенотипе обусловлено стресс-индуцированными эпигенетическими перестройками генома, вызывающими сходные морфологические изменения крыла в группах самцов и самок имаго обеих линий. Фенотипическая пластичность линий при селекции на разную продолжительность жизни и вызванные КТС изменения прямо указывают на реальность стресс-индуцированных быстрых морфогенетических перестроек при резкой смене экологических условий.

Ключевые слова: *Musca domestica*, изменчивость, селектированные линии, продолжительность жизни, тепловой стресс, геометрическая морфометрия

DOI: 10.31857/S036705972305013X, **EDN:** UQOLOS

Проблема оценки быстрых адаптивных изменений морфогенеза в природных популяциях животных и растений стала в последние десятилетия крайне актуальной из-за необходимости прогнозирования ожидаемых в XXI в. биоценологических кризисных явлений [1, 2], вызванных усилением воздействия климатогенных и антропогенных факторов на биоту [3–5]. Для этих целей в мире предложены разные подходы, включая применение методов функциональной и признаковой (trait-ecology или trait-based ecology) экологии [6–11]. Ключевое значение для верификации экологических методов прогнозирования имеют экспериментальные оценки генетических, эпигенетических и морфогенетических эффектов стресс-индуцирующих воздействий на модельные природные объ-

екты [12–15]. Особый интерес представляет не только возможность быстрых морфогенетических перестроек в исторические характерные времена, но и явление трансгенерационной пластичности (TGP) [16, 17] – способности эпигенетически наследовать возможность сохранения диапазона модификаций, достигнутого ранее родителями в определенных экологических условиях. В ряде исследований обнаружено проявление трансгенерационного наследования стресс-индуцированных эпигенетических перестроек генома, вызывающих определенные морфогенетические изменения [18–20]. Регистрация и визуализация таких изменений возможны при использовании методов геометрической морфометрии [21–23], которые позволяют оценивать изменения формы

объектов в общем морфопространстве, допуская морфогенетическую интерпретацию выявляемых различий [24, 25].

В конце XX в. в экспериментах по эффектам тяжелого теплового шока (ТТШ) на линии *Drosophila melanogaster* были выявлены наиболее чувствительные к воздействию ранние этапы онтогенеза, на которых происходили сходно направленные транспозиции мобильных генетических элементов (МГЭ), вызывавшие определенные изменения морфогенеза крыла в зависимости от времени воздействия [26, 27]. Позднее были установлены также характерные перемещения МГЭ в ответ на радиоактивное облучение дрозофил в малых дозах [28, 29]. В экспериментах по селекции на низкую и высокую выживаемость инбредных линий *Drosophila melanogaster*, полученных от особей природных популяций, обнаружено [30, 31], что, в отличие от контроля, после 18 поколений отбора изменились и фенотип, и структура размещения МГЭ (*mdg1*, *hobo*, *P* и др.). Стресс-индуцированные транспозиции, коррелирующие с морфогенетическими перестройками, были выявлены для разных групп и семейств мобильных генетических элементов на широкий спектр стрессовых воздействий – слабые и сильные температурные воздействия, гамма-излучение, пары этанола, токсичные соли тяжелых металлов и др. [27, 32]. Тепловой стресс активирует защитную систему факторов теплового шока (HSF – heat shock factors), включающих транскрипцию пептидов семейства Hsp70 (Heat shock proteins) [33, 34], которые потенциально могут влиять как на процесс акклимации [35], так и на индивидуальное развитие [34].

Тем не менее на двух близких видах дрозофил *Drosophila melanogaster* и *D. simulans* при анализе геномных последовательностей популяций разных широт было установлено [36], что селективные силы, ассоциированные с климатическими факторами, действуют на те же самые гены и фенотипы у этих симпатрических видов. Последнее указывает на эволюционно-экологическую преемственность видовых адаптаций и роль определенных генов в их становлении. У четырех видов дрозофил – пустынных эндемиков на юге Северной Америки – были обнаружены разная резистентность имаго к тепловому стрессу в разные сезоны года и высокая общая устойчивость молодых (однодневных) мух к этому фактору по сравнению с имаго старших возрастов [37]. Важные результаты [38] получены на серии полногеномных последовательностей при оценке ассоциаций встречаемости SNP и транспонируемых элементов (TEs) у природных популяций *D. melanogaster* в Европе и Северной Америке с переменными среды, включая температуру, влажность, испарение, ветер, дневное освещение, тип почвы и мн. др. Установлено, что от 23 до 51% генов, которые

проявили значительные ассоциации с более чем 50 переменными среды, слабо различались в разных удаленных популяциях. При этом наряду с адаптивно значимыми SNP были выявлены 10 типичных вставок транспонируемых мобильных элементов, которые также оказались связаны с переменными природной среды.

В экспериментах по выращиванию дрозофил в градиенте температурных режимов от 12 до 30°C выявлены направленное достоверное уменьшение размера крыла, а также изменения его формы [39]. При регрессионном исключении влияния аллометрической зависимости изменчивости формы крыла от его размеров конфигурация крыльев экспериментальных мух при крайних значениях температурных режимов 12 и 30°C, вызывающих “умеренный” стресс развития, фенотипически сближалась и значимо отличалась от таковой у мух, выращиваемых при нормальных температурных условиях (21–25°C). Высокая фенотипическая пластичность и стресс-реактивность фенотипа дрозофил были также обнаружены при анализе сочетанного эффекта влияния мутаций и температуры развития [40]. Ранее у другого представителя двукрылых – комнатной мухи (*Musca domestica*) на территории Америки [41] – также была выявлена высокая фенотипическая пластичность в градиенте условий обитания в широтном направлении. Показано, что размеры крыльев комнатной и полевой (*M. autumnalis*) мух из наиболее южных регионов Бразилии становятся меньше [42], что связывают с повышением температуры развития. Последнее обусловлено не прямым воздействием температуры, а исторически длительным естественным селективным процессом, формирующим генетические изменения локальных популяций. Исследование влияния разных температурных режимов на развитие комнатной мухи *Musca domestica* L. [43] выявило широкий диапазон значений (от 20 до 35°C), вызывающий определенное снижение выживаемости, продолжительности жизни имаго, плодовитости и фертильности в контролируемых лабораторных условиях. Все это указывает на адекватность выбора комнатной мухи в качестве модельного объекта для изучения фенотипической пластичности.

В предыдущей публикации [44] мы сравнили на основе методов геометрической морфометрии изменчивость формы крыла в линиях коротко- и долгоживущих комнатных мух (*Musca domestica*), экспериментально полученных после длительной противоположно направленной массовой селекции, нацеленной на раннее и позднее время репродукции. В результате были выявлены существенные межлинейные различия по форме и размерам крыла, а также половые различия в каждой линии.

В дальнейшем нами был получен новый экспериментальный материал – результаты оценки воздействия кратковременного теплового стресса (КТС) на морфогенез крыла в обеих линиях при высокотемпературной экспозиции одних и тех же особей последовательно на каждой стадии онтогенеза. Сравнение предыдущих и новых материалов позволяет методами геометрической морфометрии решить задачу изучения последствий параллельного повторяющегося теплового воздействия на морфогенез крыла у обеих линий.

Проблема быстрых перестроек морфогенеза вида при резких изменениях экологических условий обитания носит общебиологический характер, а ее решение потенциально позволяет в свете ожидаемых климатогенных изменений температуры приблизиться к пониманию эволюционно-экологической роли стресс-индуцированной фенотипической пластичности, а также генетической и/или эпигенетической природы “мобилизационного резерва” модификационной изменчивости.

Цель настоящей работы – изучить изменчивость и внутригрупповое разнообразие размеров и формы крыла самцов и самок коротко- и долгоживущих линий комнатной мухи (*Musca domestica* L.) в контрольных и параллельно подвергнутых на разных этапах онтогенеза кратковременному тепловому стрессу (КТС) экспериментальных группах на основе методов геометрической морфометрии. Особое внимание уделили оценке устойчивости морфогенеза крыла и соотношения направлений изменчивости селекционированных линий в общем морфопространстве после повторяющегося теплового стресса как экологической модели экстремальных стресс-индуцирующих температурных флуктуаций среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В экспериментах использовали имаго комнатной мухи *Musca domestica* L., полученные из лабораторной линии *S*, берущей начало от линии *Cooper*. Исходный материал был любезно предоставлен проф. С.А. Рославцевой (НИИ дезинфектологии, Москва). Экспериментальные группы мух содержали в капроновых садках с металлическим каркасом размером 30 × 30 × 30 см, а в качестве стандартного корма использовали сухое молоко. Личинки мух развивались в пластиковых контейнерах на среде с увлажненными отрубями в стандартных условиях [45] при комнатной температуре (+23...+26°C) и освещении с периодом 12:12 ч [46]. Среди представителей исходной линии *S* с помощью отбора на раннюю и позднюю репродукцию выделили массовые гетерогенные линии *Shg* (короткоживущие) и *Lg* (долгоживущие), значимо различавшиеся по средней наименьшей продолжительности жизни имаго – соответственно 22 и 54 сут. Для со-

здания линии *Shg* из исходной линии в течение трех поколений отбирали яйца, отложенные в первые две недели со дня вылета имаго. При создании линии *Lg* отбирали яйца, отложенные не ранее 25–28 сут со дня вылета имаго. На основе линий *Shg* и *Lg* (соответственно 65 и 45 поколений) отбора на раннюю и позднюю репродукцию были выделены контрольные и экспериментальные группы, к которым отбор по срокам репродукции в дальнейшем не применяли.

Кратковременное воздействие высокой температуры – кратковременный тепловой стресс, КТС (+ 65°C на протяжении 10 мин) – осуществляли однократно на каждом этапе онтогенеза (личинки, куколки, имаго), экспонируя при этом группы одних и тех же особей, помещая контейнеры с 5-суточными личинками в субстрате, суточными пупариями, а также садки с 3-суточными имаго в термостат ТС-80-М. Сроки экспозиции для отдельных стадий развития были выбраны в соответствии с полученными ранее результатами оценки чувствительности комнатной мухи к температурным воздействиям в онтогенезе [46, 47]. При нагреве температура субстрата повышалась на 3–7°C. Экспозицию особей стрессуемых групп проводили в каждом поколении, начиная с первого.

Исходная численность в каждой группе (*ShgC* – контрольная, *ShgS* – стрессуемая; *LgC* – контрольная, *LgS* – стрессуемая) составляла 50 самок и 50 самцов, отобранных после выхода из пупариев. В ходе эксперимента отмечена тенденция к продлению развития на стадии пупария у группы стрессуемых долгоживущих особей (*LgS*) и противоположная тенденция – у группы стрессуемых короткоживущих (*ShgS*). В то же время у короткоживущих имаго отмечали эффект более длительной репродукции, сопровождавшийся повышением плодовитости, тогда как в группе долгоживущих под влиянием теплового стресса репродуктивный период сокращался, но общая плодовитость при этом не изменилась [48].

В работе использовали крылья имаго, фиксированных в растворе (3 части спирта + 3 части пропиленгликоля + 1 часть дистиллированной воды) или естественно погибших. Крылья отделяли пинцетом в месте соединения с тораксом и размещали на предметные стекла, смоченные фиксирующим раствором, а затем расправляли, накрывали покровными стеклами и фотографировали под микроскопом МБС-10 при помощи USB камеры UCMOS03100KPA и программного обеспечения TopView при разрешении 2048 × 1536 пикс.

Геометрическая морфометрия крыльев выполнена на основе конфигурации 17 меток-ландмарков (landmarks), размещенных на фотографиях правых крыльев (рис. 1) с помощью программ tpsUtil и tpsDig2 Ф.Дж. Рольфа [49, 50].

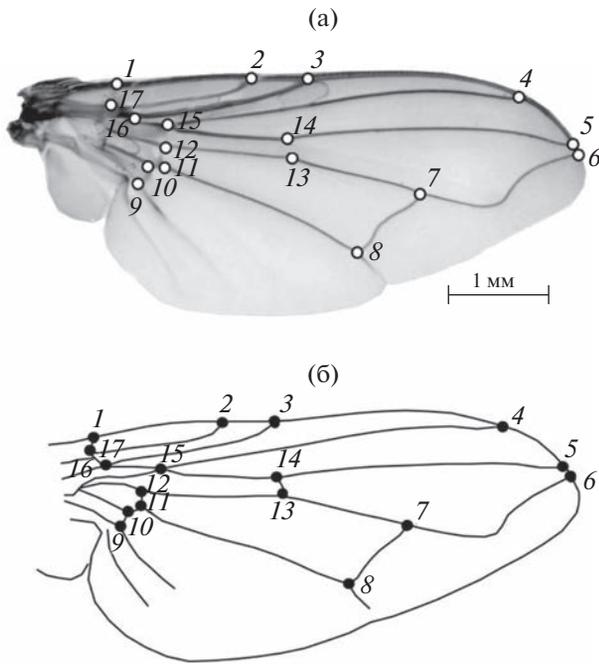


Рис. 1. Локализация меток-ландмарков (1–17) на фотографии правого крыла (а) комнатной мухи (*Musca domestica*) и схема их локализации на крыле (б) в виде динамической контурной модели конфигурации – аутлайна (outline).

Изученный материал в линии *Lg* составил 156 (контрольные группы (*LgC*): самцы – 30, самки – 48; импактные группы (*LgS*), подвергнутые кратковременному тепловому стрессу (КТС): самцы – 29, самки – 49), а в линии *Shg* – 144 (контрольные группы (*ShgC*): самцы – 17, самки – 42; импактные группы (*ShgS*): самцы – 42, самки – 43) оцифрованных крыльев. При косвенной оценке размеров крыльев использовали их центроидный размер (*CS* – centroid size), который вычисляли как квадратный корень из суммы квадратов расстояний от центра конфигурации до каждой ландмарки [21]. Учитывая потенциальную иерархию факторов изменчивости *CS*, оценку их вкладов с учетом взаимодействий оценили на основе трехфакторного дисперсионного анализа.

Суперимпозицию конфигураций ландмарок провели методом генерализованного Прокрустова анализа (GPA) на основе использования метода наименьших квадратов [21] и вычислили прокрустовы координаты (Procrustes coordinates), характеризующие изменчивость формы (shape) крыльев. Оценку возможной аллометрии крыльев согласно существующим рекомендациям [22] выполнили на основе регрессии первой главной компоненты (PC1) на логарифм *CS*. С помощью дискриминантного и канонического анализов прокрустовых координат оценили межгрупповые различия конфигураций крыла.

В целях интерпретации и оценки значимости факторов межгрупповой изменчивости вдоль канонических переменных (CV1–CV7) провели многомерный трехфакторный дисперсионный анализ – Three-way MANOVA [51, 52].

По симметричной матрице обобщенных расстояний Махаланобиса (*D*) на основе кластерного анализа (UPGMA) определили иерархию межгрупповых различий: межлинейных, половых и индуцированных стрессом.

Степень проявления полового диморфизма центроидного размера оценили по следующей формуле: $SDM = [(Xf/Xm) - 1] \times 100$, где *Xf* – среднее значение *CS* у самок, а *Xm* – у самцов [53]. При многомерном сравнении формы крыла для этой цели использовали квадратированные обобщенные расстояния Махаланобиса (*D*²) с оценкой уровней их значимости.

При оценке уровня групповой нестабильности морфогенеза (внутригруппового морфотрансформирования) использовали показатель *Vm* – объем внутригруппового морфопространства, занятого ординатами данной группы [11]. Поскольку в данном случае сравнивали случайно выровненные по числу наблюдений выборки, этот показатель позволяет получить сопоставимые характеристики величин рассеивания ординат особей в морфопространстве: чем больше величина *Vm*, тем менее стабильно протекает развитие особей и в большей мере наблюдается рассеивание их ординат в морфопространстве – расширение веера морфогенетических траекторий [11]. В более благоприятных условиях, т. е. при минимальном стрессе в процессе развития, величина показателя *Vm* меньше, чем в неблагоприятных условиях. Расчет *Vm*, т.е. объема морфопространства, заключенного внутри выпуклой оболочки – convex hull [9, 54, 55], построенной по множеству наружных краевых координат групп объектов, провели по первым трем каноническим переменным (CV1–CV3), вычисленным по прокрустовым координатам, характеризующим изменчивость формы крыла [11]. Расчет объемов внутригруппового морфопространства выполнен в надстройке (add-in) CalculateVolume (автор А.Г. Курсанов) для Microsoft Office Excel, написанной на основе встроенной Matlab функции convhull, позволяющей вычислить объем выпуклой оболочки конечного множества точек (3D convex hull). Для вычисления объема convex hull можно также использовать R-программу hypervolume [56]. При оценке стандартной ошибки измерения *Vm* ($\pm SE$) применяли технику бутстрепа со случайным замещением (bootstrap with replacement) объектов в выборке [57].

Однородность выборочных дисперсий определяли с помощью теста Левена (Levene's test) для средних значений. Парные сравнения провели на основе апостериорного Q-теста Тьюки (post-hoc

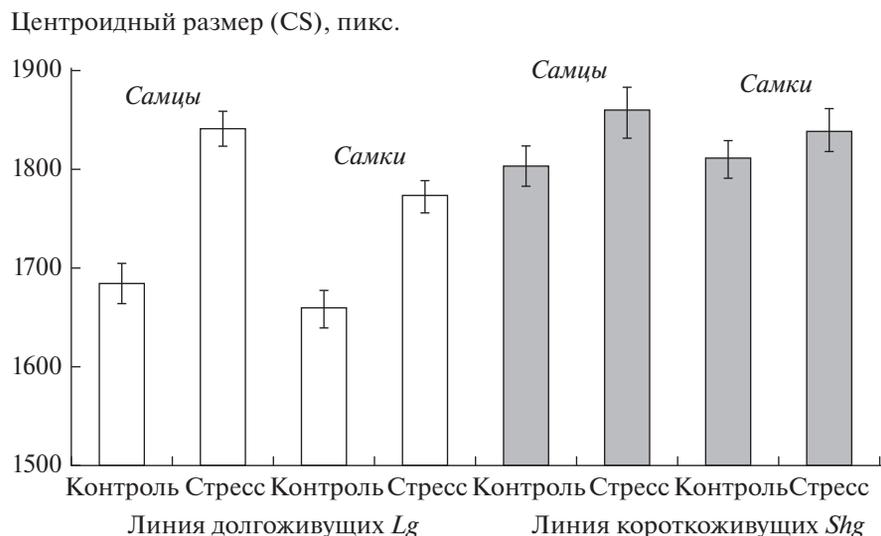


Рис. 2. Сравнение средних центроидных размеров CS (с учетом стандартных ошибок $\pm SE$) между контрольными и экспериментальными группами долгоживущих (*Lg*) и короткоживущих (*Shg*) линий комнатной мухи (*Musca domestica*).

Tukey's Q-test). Статистическую значимость различий при множественном сравнении выборок оценивали с помощью трехфакторного дисперсионного анализа. Расчеты выполнены с помощью пакетов прикладных программ TPS [49, 50], PAST4.06 [58], MorphoJ 1.06d [23] и Statistica [52].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Центроидные размеры крыла имаго линии *Shg* (1843.74 ± 11.77) в целом оказались значимо больше ($t = 5.30$; $p < 0.0001$), чем у представителей линии *Lg* (1759.53 ± 10.72). Результаты сравнения величин CS с учетом стандартных ошибок ($\pm SE$) между контрольными и экспериментальными группами самцов и самок двух линий мух представлены на рис. 2. Поскольку все три фактора изменчивости – линия, пол и воздействие КТС – могли оказывать параллельное влияние на ростовые процессы, применили трехфакторный дисперсионный анализ центроидных размеров (CS) крыла между изученными контрольными и импактными (подвергнутыми стрессу – КТС) группами с учетом их половой принадлежности. Результаты анализа (табл. 1) показали, что наибольшее влияние на изменчивость CS оказывает принадлежность к линии, причем доля дисперсии, обусловленной межлинейными (в основном генетическими) различиями, составила 9% от общей дисперсии. На второе место по размеру эффекта (см. табл. 1) вышел фактор кратковременного теплового стресса, доля дисперсии которого составила 7%. Половые различия проявили также значимый, но меньший размер эффекта (причем доля дисперсии, обусловленной половым диморфизмом мух, составила 1.2%).

При анализе влияния на CS взаимодействий факторов установлено, что значимый размер эффекта проявился только при взаимодействии факторов “линия \times стресс” ($L \times S$), на долю которого приходится 2.3% дисперсии. Остальные взаимодействия факторов, включая вариант “ $L \times G \times S$ ”, были статистически незначимы (см. табл. 1). Примечательно, что размеры эффекта для межлинейных (в основном генетических) различий, хотя и несколько превышают, но сопоставимы по уровню с таковыми для стресс-индуцированных (средовых модификационных и, вероятно, эпигенетических) различий. По принятой Коэном [59] системе оценок и те, и другие выше минимальных значений, но не достигают среднего уровня. Размер эффекта для половых различий по величине CS при усреднении межлинейных данных оказался даже ниже принятого минимального уровня (см. табл. 1).

В группах стресс-индуцированных КТС мух обеих линий выражена общая тенденция к увеличению центроидного размера крыла. Лишь при сравнении контрольной и импактной групп самок линии короткоживущих (*Shg*) мух тенденция увеличения размеров крыла не была статистически доказана. Наиболее контрастные различия по величине CS выявлены у представителей линии долгоживущих (*Lg*). Поскольку размеры крыльев в этой линии в среднем меньше по величине, можно предполагать, что в другой линии (*Shg*), исходно имеющей большие значения CS, как в контроле, так и при стрессе крылья приближаются к наибольшему допустимым размерам. Половые различия внутри линий по величине CS не выражены между контрольными группами, но проявились у обеих линий в импактных группах:

Таблица 1. Результаты трехфакторного дисперсионного анализа центроидных размеров крыла (CS) контрольных и импактных (стресс-индуцированных – КТС) самцов и самок линий *Shg* и *Lg* комнатной мухи с учетом размера эффекта

Источник изменчивости (фактор)	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы (d.f.)	Средний квадрат (MS)	F	Уровень значимости (<i>p</i>)	Размер эффекта (η^2)
Линия (L)	569625	1	569625	33.62	<0.0001	0.103249
Пол (G)	70893	1	70893	4.18	0.0417	0.014127
Стресс (S)	427812	1	427812	25.25	<0.0001	0.079590
L × G	2514	1	2514	0.15	0.7003	0.000508
L × S	140363	1	140363	8.28	0.0043	0.027589
G × S	18 115	1	18 115	1.07	0.3020	0.003648
L × G × S	14	1	14	0.001	0.9774	0.000003
Внутригрупповая	4947363	292	16943			
Общая	6 180 301	299				

Примечание. Полужирным шрифтом выделены значимые размеры эффекта.

у самок в обоих случаях центроидный размер крыла меньше, чем у самцов. Показатель полового диморфизма *SDM* для CS в линии *Lg* у контрольной группы составил 0.56, а у импактной – 3.87, тогда как в линии *Shg* – соответственно 1.24 и 2.87. Следовательно, проявилась тенденция к усилению половых различий по размерам крыла у мух, подвергнутых стрессу, и относительно меньшей ростовой реакции самок в ответ на КТС.

Значимая дисперсия, отражающая взаимодействие факторов линия и стресс (L × S), демонстрирует, что ростовые реакции (по размерам крыла) у контрольных и импактных групп проявляются по-разному. Действительно, парное сравнение значений CS между выборками на базе апостериорного Q-теста Тьюки выявило значимые различия между выборками контрольной и импактной групп только в линии *Lg*: между самцами – $Q = 8.82$ ($p < 0.001$), между самками – $Q = 5.01$ ($p = 0.009$). В линии *Shg* те же пары сравнения не проявили значимых различий: между самцами – $Q = 3.10$ ($p = 0.357$), а между самками – $Q = 1.14$ ($p = 0.993$).

Интересно было оценить, проявляется ли своеобразие формы крыльев у представителей разных линий комнатной мухи независимо от того, к какой группе – контрольной или импактной (КТС) – они относятся. Для этой цели на объединенном по экспериментальным группам и полу материале провели линейный дискриминантный анализ прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы крыла (рис. 3). В результате дискриминантного анализа выявлены существенные межлинейные различия по конфигурации крыла (Лямбда Уилкса (Wilks' Λ) = 0.151; $D^2 = 4.608$; T^2 Хотеллинга (Hotelling's T^2) = 1781.9; d.f._{1,2} = 34, 287; F = 47.4; $p < 0.0001$). На рисунке видно, что крыло короткоживущих мух линии *Shg*

в основании костального края до пересечения с первой радиальной жилкой имеет отчетливое расширение в области плечевой жилки, а также более широкую заднюю часть крыловой пластинки в зоне кубитальной и анальной жилок. Вероятность корректной дискриминации и диагностики имаго обеих линий составила 98.5% и сохранилась высокой (96.3%) после кросс-валидационной (cross-validation) проверки с помощью джеккнайф процедуры (jackknifed estimate). Следовательно, стресс не привел к уменьшению уровня межлинейных различий, выявленного нами ранее между контрольными выборками имаго *Shg* и *Lg* по форме крыла [43].

В этой связи интересно было оценить проявление устойчивых различий по форме крыла между контрольными и импактными (КТС) выборками: можно ли также почти безошибочно, как предсказателей разных линий, различить контрольные и импактные группы особей на смешанной выборке обеих линий? Для этого провели дискриминантный анализ прокрустовых координат между контрольными и импактными группами без учета принадлежности объектов к линии и полу. Такой прием сравнения статистически и морфометрически вполне оправдан, поскольку даже при сравнении сообществ допустимо применение метода “taxon-free”, т.е. объединения представителей разных видов в обобщенные выборки (снятия видовых “таксономических границ”) и парного сравнения морфологических различий в облике сообществ [9, 60], например при синэкологических и палеоэкологических сравнениях фрагментов сообществ и биоты. Процедура линейного дискриминантного анализа собственно и предполагает только парное сравнение выборок во всех вариантах, причем при сравнении разных дискриминантных функций часто наблюдается их некоторая коррелированность [51, 61], т.е. оси не строго

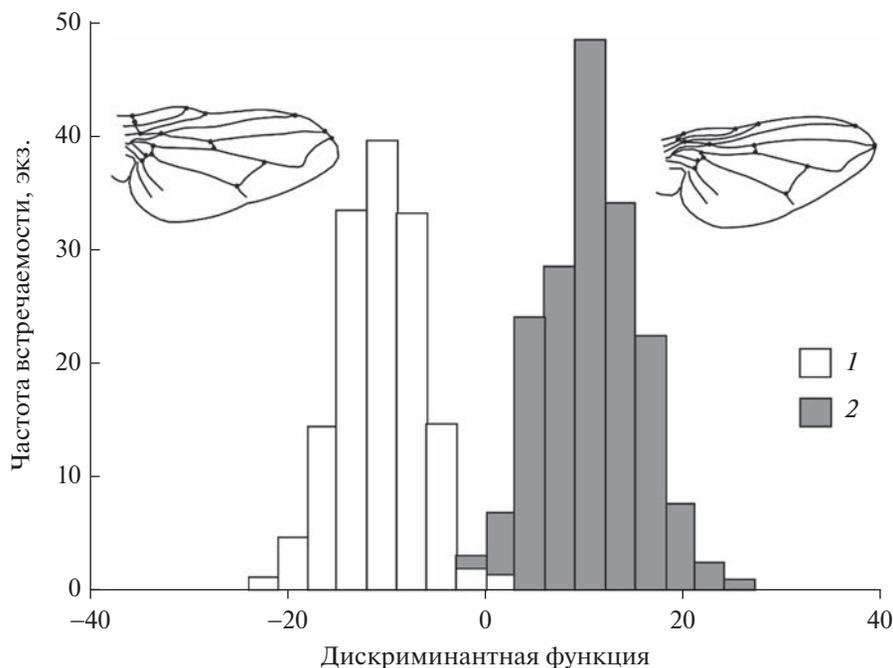


Рис. 3. Результаты дискриминантного анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы крыла короткоживущих (1 – *Shg*) и долгоживущих (2 – *Lg*) линий комнатной мухи (*Musca domestica*) без учета половой принадлежности. Контурные конфигурации крыльев (outlines) соответствуют центроидам сравниваемых линий.

ортогональны, что затрудняет использование их в многофакторном дисперсионном анализе.

Результаты данного варианта дискриминантного анализа представлены на рис. 4: и в этом случае межгрупповые различия оказались статистически значимыми (Лямбда Уилкса (Wilks' Λ) = 0.5455; $D^2 = 3.566$; T^2 Хотеллинга (Hotelling's T^2) = 464.8; d.f._{1,2} = 34, 287; $F = 6.37$; $p < 0.0001$). Вероятность корректной диагностики крыла имаго из контрольной и стресс-индуцированной групп составила 85.4%, а после кросс-валидационной проверки – 78.3%, т.е. осталась сравнительно высокой. Выявленная дифференциация велика и сопоставима по уровню даже с типичными подвидовыми различиями. Из рис. 4 следует, что крылья стресс-индуцированных мух в обеих линиях имеют общие черты строения, отличаясь лишь заостренной апикальной формой с расширением заднего края крыловой пластинки в области кубитальной и анальной жилок, а также относительно увеличенной площадью медиально-кубитальной ячейки.

Поскольку важно было оценить влияние каждого из трех упомянутых факторов на изменчивость формы крыльев, включая их возможные взаимодействия, т.е. получить полную картину межгрупповых различий, мы провели канонический анализ прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы крыла по выборкам самцов и самок контрольных и импактных групп

обеих линий мух (рис. 5). Так как канонический анализ основан на максимизации отношения межгрупповых различий к внутригрупповым, он позволяет оценить максимально возможные различия между центроидами выборок с учетом взаимной ориентации их эллипсоидов рассеивания. В результате расчетов ортогонально формируется последовательная иерархия межгрупповой изменчивости в морфопространстве последовательных канонических переменных [51, 62].

Межгрупповая изменчивость вдоль первых шести канонических осей оказалась высоко статистически значимой ($p < 0.0001$), и лишь вдоль седьмой канонической оси уровень значимости различий составил всего $p = 0.0398$. Соотношения значений центроидов выборок с учетом стандартных ошибок, а также величин межгрупповых дисперсий и оценок их значимости вдоль первых четырех канонических переменных (CV1–CV4) приведены в табл. 2. Видно, что первые канонические переменные характеризуют около 94.4% межгрупповой дисперсии, т.е. достаточно полно отражают основную структуру изменчивости формы крыльев в линиях комнатной мухи. Вдоль первой канонической переменной (CV1), на которую приходится около 63% межгрупповой дисперсии, четко проявились межлинейные различия (см. рис. 5). Результаты канонического анализа позволяют оценить взаимное размещение эллипсоидов выборок в общем 3D морфопространстве. Каждый из эл-

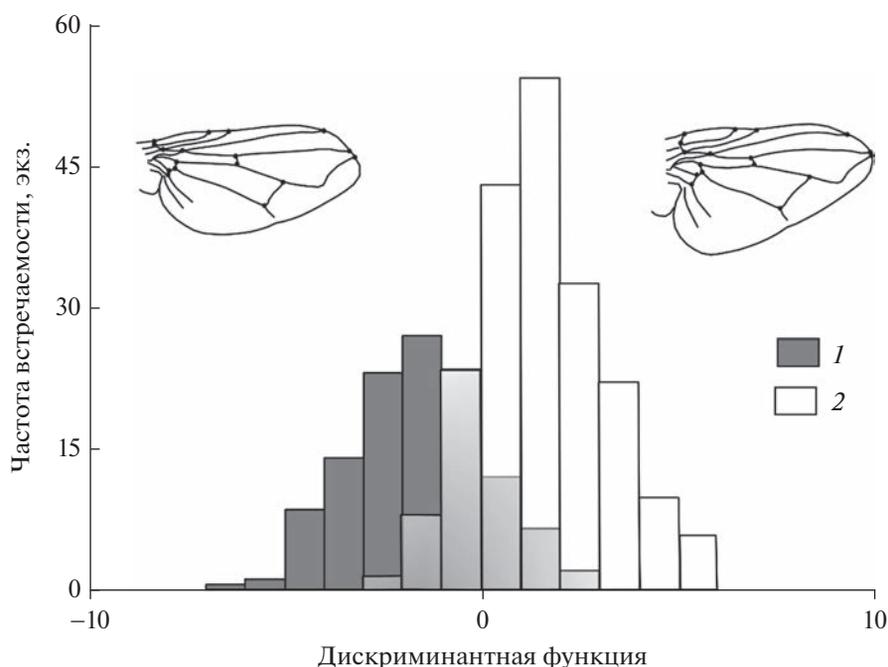


Рис. 4. Результаты дискриминантного анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы крыла контрольных (1) и подвергнутого кратковременному тепловому стрессу на трех этапах онтогенеза (2) групп комнатной мухи (*Musca domestica*) без учета их принадлежности к линии и полу. Контурные конфигурации крыльев (outlines) соответствуют центроидам сравниваемых выборок.

липсоидов рассеивания ординат объединяет 95% внутригрупповой дисперсии.

Судя по знакам центроидов выборок (см. табл. 2), все групповые центроиды линии *Shg* размещены в области положительных значений CV1, а линии *Lg* – отрицательных. Вторая каноническая ось (CV2), характеризующая 21% дисперсии, отражает половые различия. У всех групп самцов вдоль CV2 наблюдаются отрицательные величины центроидов, а у всех групп самок – положительные. Соответственно все эллипсоиды групп самок расположены в области положительных значений CV2. Вдоль третьей канонической переменной (CV3) проявились различия (около 6% дисперсии), связанные с влиянием теплового стресса на экспериментальные группы обеих линий. Эллипсоиды и центроиды всех импактных групп смещены в общем морфопространстве вдоль CV3 в направлении положительных значений (см. рис. 5). Стрелки на рисунке указывают направления межгрупповых различий в морфопространстве, связанные с факторами “линия”, “пол” и “стресс”.

Для оценки возможной аллометрии крыла – значимой связи его размеров и формы, провели регрессионный анализ между значениями логарифмированных центроидных размеров (lnCS) и первой главной компонентой (PC1), вычисленной по прокрустовым координатам. В результате расчетов ни в одной из изученных групп мух значимой регрессионной зависимости между размера-

ми центроида и формой не обнаружили. Доли объясненной регрессии колебались при этом от 0.41 до 4.9%, а уровень их значимости – от $p = 0.659$ до $p = 0.068$. Таким образом, выявленные нами межгрупповые различия формы крыльев не обусловлены эффектами аллометрии.

Для получения количественной оценки и более строгой интерпретации межгрупповых различий выполнили трехфакторный многомерный дисперсионный анализ всех семи канонических переменных (табл. 3, 4). Из табл. 3 следует, что объединенная факториальная дисперсия, включая варианты взаимодействий, приблизительно характеризует около 63% общей дисперсии. Если на долю межлинейных различий пришлось около 35.3% общей дисперсии, то на половые – 17.1%, а на стресс-индуцированные – 3.8%. Доля дисперсии, характеризующей взаимодействие “линия × пол” ($L \times G$) составила 2.2%, вариант взаимодействия “линия × стресс” ($L \times S$) – 3.6%, а для факторов “пол × стресс” ($G \times S$) – 1.5%. Минимально проявилось тройное взаимодействие “линия × пол × стресс” ($L \times G \times S$), на долю которого пришлось около 1.2%. Шумовой необъясненный компонент изменчивости составил приблизительно 2.8%. Обобщенные межгрупповые различия по каждому фактору и всем вариантам взаимодействий, включая тройное, оказались статистически достоверными (см. табл. 4).

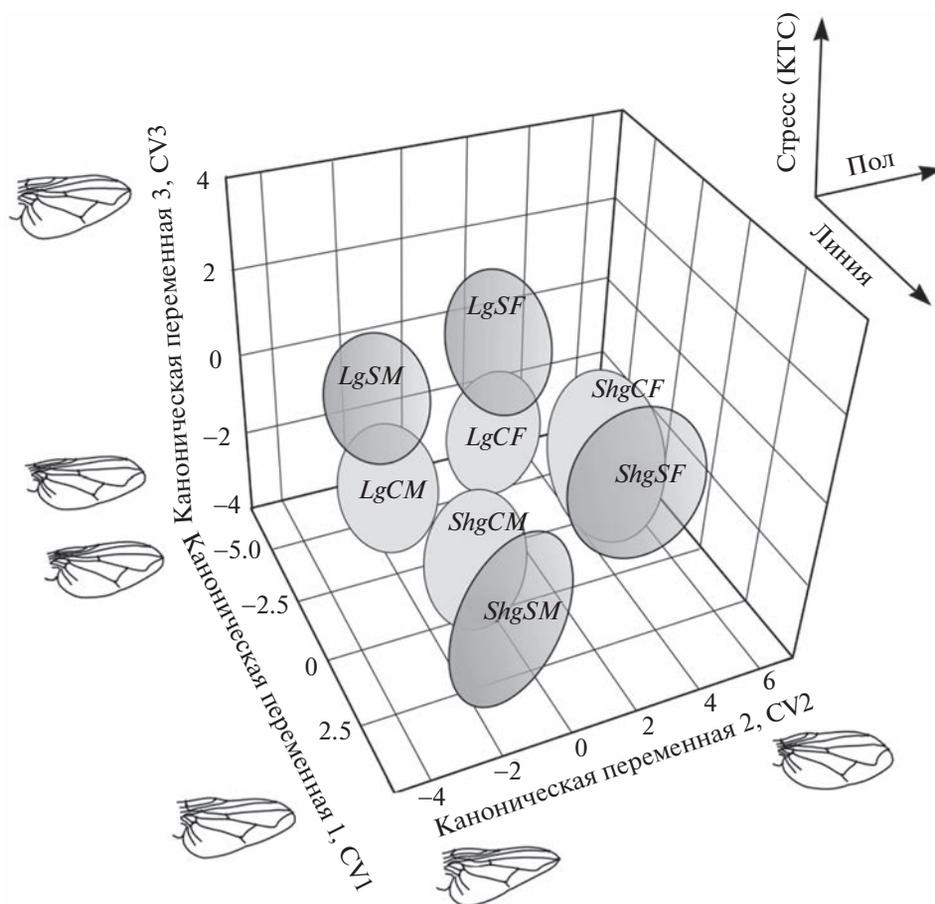


Рис. 5. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы крыла контрольных (C) и экспериментальных (S) групп самцов (M) и самок (F) в линиях долгоживущих (Lg) и короткоживущих (Shg) комнатных мух (*Musca domestica*). Вдоль канонических переменных (CV1–CV3) размещены контурные конфигурации крыльев (outlines), соответствующие минимальным и максимальным значениям осей. Эллипсоиды включают 95% внутригрупповой дисперсии ординат выборки. Стрелки – направления межгрупповой изменчивости формы крыла в 3D морфопространстве.

Таким образом, межлинейные различия примерно в два раза больше половых и почти на порядок превышают уровень стресс-индуцированных различий. Сравнительно невысокая доля дисперсии, обусловленной взаимодействием “линия × стресс” ($L \times S$), свидетельствует о том, что в обеих линиях мух проявляется во многом сходная морфогенетическая реакция на фактор стрессового воздействия. Незначительный вклад взаимодействия факторов “пол × стресс” ($G \times S$) показал, что представители разного пола почти одинаково реагировали на КТС. Дисперсия взаимодействия факторов “линия × пол” ($L \times G$) близка по величине к уровню дисперсии, вызванной влиянием фактора “стресс”, что косвенно указывает на исходные различия, сформировавшиеся после селекции на разное время репродукции в морфогенезе крыла у самцов и самок разных линий.

Используя квадратированные значения обобщенных расстояний Махаланобиса (D^2), мы со-

поставили половые различия по форме крыла как между контрольными, так и между импактными группами имаго (все дистанции были высоко значимы – $p < 0.0001$). Оказалось, что “половой диморфизм” по форме крыла у представителей каждой линии несколько сильнее проявился между контрольными выборками: контрольные *Shg* – $D^2 = 23.17$, импактные *Shg* – $D^2 = 18.66$; контрольные *Lg* – $D^2 = 17.68$, импактные *Lg* – $D^2 = 15.11$. Межлинейные парные сравнения одних и тех же половых групп тоже выявили большие различия между контрольными группами: контрольные самцы *Shg* и *Lg* – $D^2 = 40.04$, импактные самцы *Shg* и *Lg* – $D^2 = 27.33$; контрольные самки *Shg* и *Lg* – $D^2 = 46.15$, импактные самки *Shg* и *Lg* – $D^2 = 32.74$. Таким образом, в контрольных группах “половой диморфизм” по форме крыла выражен сильнее, чем в импактных, т.е. кратковременный тепловой стресс привел к некоторой нивелировке половых различий в морфогенезе крыла.

Таблица 2. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, отражающих изменчивость формы крыла самцов и самок контрольных и импактных (стресс-индуцированных – КТС) групп в линиях *Shg* и *Lg* комнатной мухи вдоль первых четырех канонических переменных

Линия, пол, контроль/стресс	Каноническая переменная			
	CV1	CV2	CV3	CV4
Центроиды выборок ($\pm SE$)				
<i>Shg</i> , самцы, контроль	4.078 \pm 0.210	-1.395 \pm 0.263	-1.827 \pm 0.160	0.520 \pm 0.246
<i>Shg</i> , самки, контроль	2.115 \pm 0.162	2.496 \pm 0.164	-1.329 \pm 0.189	0.1690 \pm 0.154
<i>Shg</i> , самцы, стресс	3.928 \pm 0.157	-1.587 \pm 0.135	0.758 \pm 0.168	-0.306 \pm 0.154
<i>Shg</i> , самки, стресс	1.791 \pm 0.134	1.861 \pm 0.115	1.377 \pm 0.179	0.448 \pm 0.152
<i>Lg</i> , самцы, контроль	-1.614 \pm 0.178	-2.750 \pm 0.142	-0.583 \pm 0.128	0.559 \pm 0.182
<i>Lg</i> , самки, контроль	-4.144 \pm 0.183	0.283 \pm 0.138	-0.118 \pm 0.152	-1.251 \pm 0.144
<i>Lg</i> , самцы, стресс	-0.791 \pm 0.147	-1.224 \pm 0.217	0.247 \pm 0.130	1.636 \pm 0.185
<i>Lg</i> , самки, стресс	-3.951 \pm 0.154	0.786 \pm 0.117	0.100 \pm 0.139	-0.542 \pm 0.142
Итоги канонического анализа				
Λ Уилкса (Wilks' Λ)	0.0040	0.0399	0.1602	0.2977
Собственные числа	8.9982	3.0159	0.8582	0.66750
Каноническая корреляция	0.95	0.87	0.68	0.63
Доля дисперсии, %	62.73	21.03	5.98	4.65
Критерий χ^2	1549.5	903.6	513.7	339.9
Число степеней свободы (d.f.)	203	168	135	104
F-критерий	328.44	110.08	31.32	24.36
Уровень значимости	$p < 0.00001$	$p < 0.00001$	$p < 0.00001$	$p < 0.00001$

По итогам канонического анализа на основе матрицы неквадратированных обобщенных расстояний Махаланобиса (D) между сравниваемыми выборками мы провели кластерный анализ (UPGMA) (рис. 6), используя евклидову метрику дистанций (ее выбор обусловлен наибольшим значением коэффициента кофенетической корреляции ($CCC = 0.95$) по сравнению с другими метриками). Из рисунка следует, что кластерная структура иерархически включает два крупных кластера, один из которых объединяет все выборки линии короткоживущих мух (*Shg*), а второй – все выборки линии долгоживущих (*Lg*). Каждый из кластеров далее четко разбивается на два иерархически подчиненных субкластера, характеризующих с одной стороны выборки самцов, а с другой – самок, а кластеры каждого пола – на подчиненные субкластеры контрольных и импактных групп. Следует отметить относительно высокие уровни бутстреп-поддержки для большинства узлов кластера, т.е. устойчивость его структуры. Общая структура кластера отражает иерархию направлений межгрупповой изменчивости: наибольший уровень иерархии соответствует межлинейным, в основном генетическим, различиям, промежуточный характеризует половые различия, а наименьший, обусловленный КТС, указывает на уровень экологического сре-

догового воздействия. Интересно подчеркнуть, что в узлах ветвления кластера, соответствующих половым и стресс-индуцированным различиям, средние величины дистанций, соответствующие иерархическим уровням агрегирования выборок, у обеих линий оказались приблизительно одинаковы.

Важный аспект исследований касается оценки уровней внутригруппового разнообразия и стабильности развития контрольных и импактных групп мух. Для этой цели на основе значений трех первых канонических переменных мы провели серию расчетов объемов внутригрупповых морфопространств (Vm) по случайно выровненным по числу наблюдений выборкам (рис. 7). Средний объем морфопространства линии *Shg* ($Vm = 132.79 \pm 0.51$) значимо ($t = 20.8; p < 0.00001$) превысил таковой у линии *Lg* ($Vm = 111.28 \pm 0.90$), т.е. морфогенез крыла короткоживущих мух в целом протекает менее стабильно, чем долгоживущих. Эта общая тенденция проявилась и при парном сравнении величин Vm у аналогичных контрольных и импактных групп самцов и самок обеих линий (см. рис. 7).

При оценке соотношения вкладов межгрупповых различий, обусловленных факторами линия, пол и стресс, мы также применили трехфакторный дисперсионный анализ значений Vm . Общий эффект оказался высоко статистически значимым ($F = 135.7; d.f._{1,2} = 7, 72; p < 0.0001$), а множе-

Таблица 3. Результаты трехфакторного дисперсионного анализа (Three-way ANOVA) канонических переменных (CV1–CV7), характеризующих различия в изменчивости формы крыла контрольных и импактных (подвергавшихся КТС) групп самцов и самок линий *Shg* и *Lg* комнатной мухи

Источник изменчивости (фактор)	Число степеней свободы, d.f.	CV1 (MS)	<i>p</i>	CV2 (MS)	<i>p</i>	CV3 (MS)	<i>p</i>
Линия (L)	1	2119.896	0.0000	77.300	0.0000	1.748	0.1872
Пол (G)	1	405.285	0.0000	643.184	0.0000	8.824	0.0032
Стресс (S)	1	1.755	0.1863	5.712	0.0175	175.783	0.0000
L × G	1	10.077	0.0017	23.361	0.0000	1.886	0.1707
L × S	1	8.971	0.0030	34.879	0.0000	72.721	0.0000
G × S	1	2.608	0.1074	8.983	0.0030	0.768	0.3817
L × G × S	1	0.790	0.3748	1.581	0.2096	1.813	0.1792
Ошибка (Error)	292	1.000		1.000		1.000	
	d.f.	CV4 (MS)	<i>p</i>	CV5 (MS)	<i>p</i>	CV6 (MS)	<i>p</i>
Линия (L)	1	0.752	0.3865	11.902	0.0006	0.354	0.5522
Пол (G)	1	6.671	0.0103	2.004	0.1579	2.565	0.1103
Стресс (S)	1	52.025	0.0000	1.004	0.3172	2.214	0.1379
L × G	1	22.625	0.0000	62.018	0.0000	4.856	0.0283
L × S	1	82.603	0.0000	20.027	0.0000	3.061	0.0812
G × S	1	2.131	0.1454	45.651	0.0000	19.557	0.0000
L × G × S	1	9.081	0.0028	1.055	0.3053	42.832	0.0000
Ошибка (Error)	292	1.000		1.000		1.000	
	d.f.	CV7 (MS)	<i>p</i>	Общая дисперсия (SS)		Доля дисперсии, %	
Линия (L)	1	0.061	0.8045	2212.014		35.29	
Пол (G)	1	0.078	0.7797	1068.612		17.05	
Стресс (S)	1	0.003	0.9560	238.495		3.80	
L × G	1	11.542	0.0008	136.364		2.18	
L × S	1	1.955	0.1631	224.218		3.58	
G × S	1	14.197	0.0002	93.894		1.50	
L × G × S	1	14.995	0.0001	72.147		1.15	
Ошибка (Error)	292	1.000		2044.003		32.61	
Общая	299			6268.734		100.00	

Примечание: MS – средняя сумма квадратов; *p* – уровень значимости; полужирным шрифтом выделены максимальные значения MS для каждой канонической переменной.

Таблица 4. Оценка значимости результатов трехфакторного многомерного дисперсионного анализа (MANOVA) канонических переменных (CV1–CV7), характеризующих различия в изменчивости формы крыла контрольных и подвергавшихся КТС самцов и самок линий *Shg* и *Lg* комнатной мухи

Источник изменчивости (фактор)	Тест Уилкса (Wilks' test)	Размер эффекта (η^2)	F	Число степеней свободы эффекта (d.f. ₁)	Число степеней свободы ошибки (d.f. ₂)	Уровень значимости (<i>p</i>)
Линия (L)	0.11661	0.88339	309.51	7	286	<0.0001
Пол (G)	0.21461	0.78539	149.52	7	286	<0.0001
Стресс (S)	0.55043	0.44957	33.37	7	286	<0.0001
L × G	0.68166	0.31834	19.08	7	286	<0.0001
L × S	0.56565	0.43435	31.37	7	286	<0.0001
G × S	0.75668	0.24332	13.14	7	286	<0.0001
L × G × S	0.80187	0.19813	10.09	7	286	<0.0001

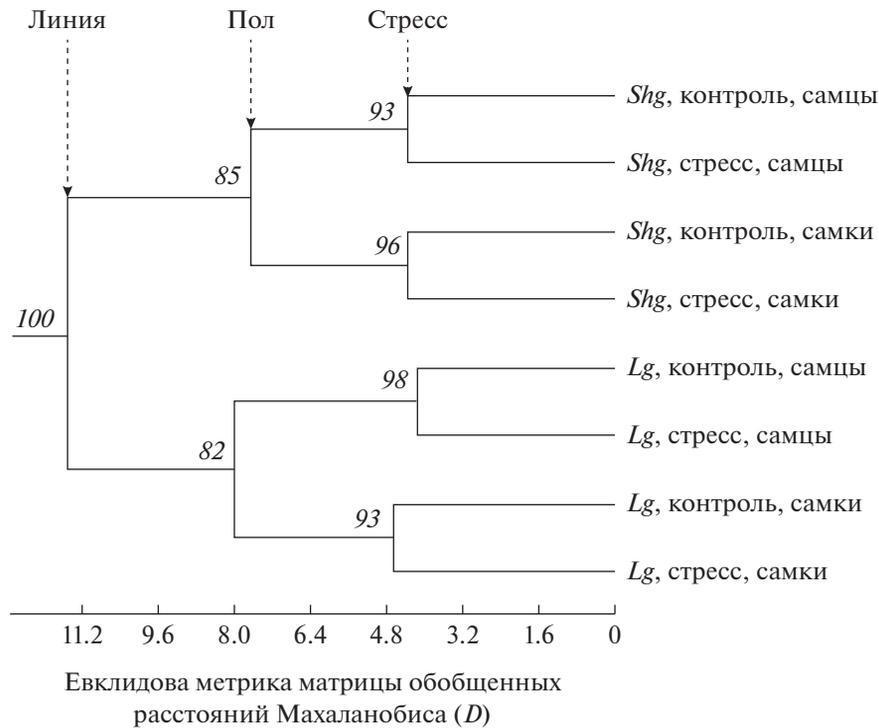


Рис. 6. Кластерный анализ (UPGMA) матрицы обобщенных расстояний Махаланобиса (D) по форме крыла между контрольными и подвергнутыми КТС импактными группами самцов и самок у имаго короткоживущих (Shg) и долгоживущих (Lg) линий комнатной мухи (вертикальные стрелки – уровни иерархии межгрупповых различий).

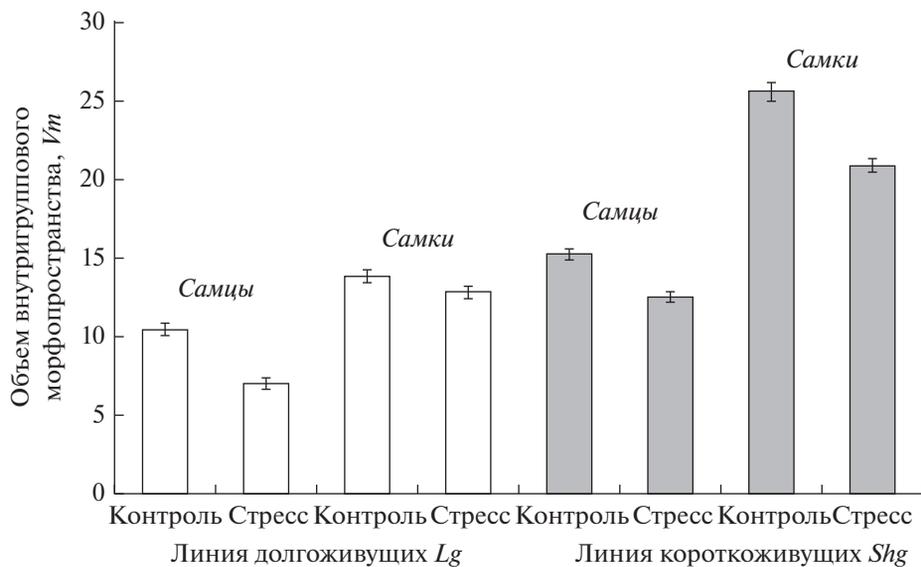


Рис. 7. Сравнение объемов внутригруппового морфопространства V_m (с учетом стандартных ошибок $\pm SE$) в контрольных и импактных (КТС) группах самцов и самок короткоживущих (Shg) и долгоживущих (Lg) линий комнатной мухи (перед расчетом V_m во всех исходных выборках после рандомизации число наблюдений выровнено: $n = 17$).

ственный коэффициент детерминации, характеризующий долю объясненной дисперсии, составил $R^2 = 0.93$. Факторы линия и пол, на долю которых пришлось более 80% дисперсии, внесли основные и почти равные вклады в межгруппо-

вые различия по изменчивости объемов внутригрупповых морфопространств (табл. 5). Межлинейные различия при этом лишь несколько превышают половые, а размер эффекта в обоих случаях близок к максимальному.

Таблица 5. Трехфакторный дисперсионный анализ объемов внутригруппового морфопространства (Vm) вдоль первых трех канонических переменных при оценке различий формы крыла контрольных и импактных (КТС) самцов и самок линий Shg и Lg комнатной мухи с учетом размера эффекта и доли объясненной дисперсии, %

Источник изменчивости (фактор)	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы (d.f.)	Средний квадрат (MS)	F	Уровень значимости (p)	Размер эффекта (η^2)	Доля дисперсии, %
Линия (L)	1075.17	1	1075.17	427.80	<0.0001	0.8559	41.86
Пол (G)	1004.01	1	1004.01	399.49	<0.0001	0.8473	39.09
Стресс (S)	154.68	1	154.68	61.55	<0.0001	0.4609	6.02
L × G	106.14	1	106.14	42.23	<0.0001	0.3697	4.13
L × S	12.47	1	12.47	4.96	0.0290	0.0645	0.49
G × S	0.07	1	0.07	0.03	0.8726	0.0004	0.003
L × G × S	35.18	1	35.18	14.00	0.0004	0.1628	1.37
Внутригрупповая	180.95	72	2.51				7.04
Общая	2568.68	79					100.00

Примечание. Полужирным шрифтом выделены значимые размеры эффекта. Все группы при процедуре рарефикации предварительно случайно выровнены по минимальному числу наблюдений, а значения Vm для каждой выборки получены на основе проведения повторных ($n = 10$) циклов бутстрепа (bootstrap) со случайным замещением особей.

Таким образом, межлинейные (в основном генетически обусловленные) различия, отражающие относительно высокую стабильность развития конфигураций крыльев у линии Lg , но повышенную нестабильность формирования крыльев у представителей линии Shg , можно рассматривать как результат проведенной селекции на сроки репродукции. Половые различия, выраженные в большей нестабильности развития крыльев самок обеих линий, по-видимому, отражают как общую видовую черту фенотипической изменчивости, так и, вероятно, итоги селекции. Следует подчеркнуть, что во всех группах самок величины объемов внутригрупповых морфопространств оказались достоверно больше, чем в группах самцов (см. рис. 7): в линии Shg – между самцами и самками контрольной группы $Q = 20.18$ ($p = 0.00013$), а в импактной группе $Q = 16.35$ ($p = 0.00013$); в линии Lg в контрольной группе – $Q = 6.60$ ($p = 0.00052$), в импактной – $Q = 11.13$ ($p = 0.00013$). Последнее отражает большую нестабильность развития крыла во всех группах самок по сравнению с соответствующими группами самцов.

Фактор КТС, на долю которого пришлось около 6% дисперсии, существенно меньше влияет на изменчивость показателя Vm , т.е. нестабильность развития конфигурации крыльев во многом отражает сходную общую реакцию импактных групп у самцов и самок разных линий. При этом, как уже отмечалось выше, проявляется общая тенденция к снижению величины Vm у всех импактных групп по сравнению с соответствующими им контрольными (см. рис. 7), но у разных линий различия выражены несколько по-разному. Неудивительно, что существенен и вклад взаимодействия “линия × пол” (L × G), на который приходится

около 4% дисперсии. Следует также отметить, что хотя доля дисперсии взаимодействия факторов “линия × стресс” (L × S) составила всего 0.5%, его вклад формально близок к минимальному уровню значимости, а размер эффекта превышает принятый Коэном минимальный уровень. Полученный результат прямо указывает на то, что в обеих линиях, несмотря на большое сходство общего снижения значения Vm у импактных групп, иногда эффект может быть выражен у представителей разных линий несколько слабее или сильнее. Эффект взаимодействия “пол × стресс” (G × S) при этом не проявился (см. табл. 5). Однако значимым неожиданно оказалось взаимодействие трех факторов “линия × пол × стресс” (около 1.4% дисперсии), причем размер эффекта ($\eta^2 = 0.16$) превысил средний уровень различий по Коэну. Данный эффект взаимодействия отражает общие последствия как селективного процесса, так и повторного влияния КТС на генотипы самцов и самок, отражающиеся в разном проявлении нестабильности развития крыльев мух у представителей контрольных и импактных групп разных полов в разных линиях. Наиболее высокие уровни значений Vm оказались у обеих групп самок линии Shg (см. рис. 7), что косвенно указывает на незавершенность стабилизации морфогенеза крыла у самок этой линии после окончания ее селекции на раннюю репродукцию.

Обсуждая полученные результаты, необходимо сопоставить их с выводами других авторов. В отличие от прямого температурного воздействия, вызывающего определенные модификационные изменения, связь размеров крыла с температурой у географически удаленных популяций может отражать исторически возникшие генетически обусловленные адаптивные эффекты. В эксперимен-

тах на дрозофиле В. Деба с соавт. [38] выявили сильную отрицательную зависимость размера крыла от температуры – при высокой постоянной температуре развития крыло имело небольшие размеры. Анализ географической изменчивости размеров крыла дрозофилы [63] и комнатной мухи [41] также выявил уменьшение крыльев в более южных широтах при более высокой температуре. Следовательно, как и в случае модификаций и генетически обусловленных адаптивных реакций разных географических популяций при повышении температуры среды размер крыла становился меньше. По нашим данным, у обеих экспериментальных групп комнатной мухи в ответ на повторяющееся кратковременное повышение температуры размер крыла не только не уменьшился, но, напротив, в большинстве случаев существенно увеличился. Выявленный с помощью трехфакторного ANOVA центроидного размера крыла значимый эффект взаимодействия факторов “линия × стресс” частично объясняет природу этой ростовой реакции, протекающей по типу “гормезиса” [64, 65]. Напомним, что линия *Shg* имеет в целом крупные крылья, а линия *Lg* – меньшего размера, т.е. рост и развитие у ее особой замедлены. У обеих линий, как уже отмечалось, наблюдается общая тенденция увеличения крыльев в импактных (КТС) группах. При этом у крупных мух линии *Shg* крыло после повторяющегося стресса лишь немного увеличивается, а у мелких представителей *Lg* существенно увеличивается, что и обусловило значимый эффект взаимодействия ($L \times S$). Эффект КТС, по видимому, вызывает ускорение роста и развития, причем в наибольшей степени в линии *Lg*.

В. Деба с соавт. [39] на примере линий *D. melanogaster* установили, что температура и геномные мутации способны модифицировать уровни флуктуирующей асимметрии (ФА) как показателя дестабилизации развития, а также оказывают влияние на индивидуальную изменчивость экспериментальных линий. Одновременно показано, что величина ФА не прямо зависит от температуры, а опосредованно задается проявлением индивидуальной изменчивости групп, стимулированной температурным воздействием. У комнатной мухи при оценке стабильности развития по величине *Vm* наблюдается, по-видимому, сходная картина, т.е. генотипы самцов и самок проявляют разную чувствительность к стрессу при развитии. Полностью сходного с нашим дизайном экспериментального исследования на других эктотермных видах мы не нашли. Однако в литературе имеются [64–69] примеры влияния кратких по времени или умеренных по степени воздействия гипо- и гипертермических стрессовых воздействий, которые часто сопровождаются эффектом гормезиса, проявляющегося в том числе в увеличении размеров. Поэтому и в нашем случае кратковременный тепловой стресс вызывает увеличение размеров, усиливает

стабильность развития и приводит к сходному морфогенетическому изменению (см. рис. 4) крыльев, однако аллометрические эффекты при этом не обнаруживаются.

Мы уже отмечали исследования, в которых доказано проявление трансгенерационного наследования стресс-индуцированных эпигенетических перестроек генома, вызывающих определенные морфогенетические изменения [15, 18–20]. Примечательно, что ранее Ю.М. Никоноров и Г.В. Беньковская [70] установили, что в обеих линиях комнатной мухи к стадии имаго по сравнению со стадией куколки существенно увеличивается содержание копий транспозона *Hermes* в ДНК. Распространение транспозона *Hermes* в геноме мухи и увеличение его копийности могут происходить на основе механизма транспозиции без промежуточной эписомной формы [70]. По аналогии с выявленными у дрозофилы механизмами стресс-индуцированных МГЭ перестроек ДНК, вызывающих определенные морфогенетические изменения [27], можно ожидать и у комнатной мухи активацию КТС сходных процессов функциональных перестроек генома и морфогенеза за счет транспозиций мобильных элементов. Однако наряду с этой версией объяснения возможна и другая, во многом альтернативная, связывающая изменения среды и геномную реакцию на отбор.

В работе [71] на 20 географически разобнесенных популяциях *D. melanogaster* был проведен анализ частот встречаемости аллелей по всему геному у мух, собранных в начале и конце вегетационного периода. В результате были установлены обратимые параллельные сезонные сдвиги частот аллелей как в Северной Америке, так и в Европе, отражая общие проявления сезонной адаптации к изменяющейся среде. Показано, что сезонные колебания полиморфизма аллелей дополняются крупными хромосомными инверсиями, причем наблюдается соответствие между сезонными и пространственными изменениями частот аллелей. Авторы пришли к выводу, что флуктуирующий отбор – важная эволюционная сила, которая может влиять на паттерны генетической изменчивости модельного вида. Параллельные изменения частот аллелей по сезонам при полной изоляции сравниваемых популяций указывают на то, что возможны экологически стимулированные и явно селективно обусловленные параллельные перестройки генетической структуры популяций по известному механизму адаптивного полиморфизма [72]. Ранее академик С.С. Шварц [73], рассматривая модель быстрых направленных и обратимых изменений частот морф в популяции, предполагал существование особого механизма гомеостатических колебаний генетической структуры популяций. Возможно, и в рассмотренных выше случаях в разные сезоны могли отбираться разные генотипы дрозофил с разным репродуктивным потенциалом,

зависящим от условий сезонов года (например, пороговых воздействий на их репродуктивную систему температуры и влажности). Данный эффект позволяет предполагать возможность срабатывания сходного селективного генотипического механизма и при ответе на повторные экспозиции КТС в череде потомков импактных сублиний. Соответственно генотипы, реагирующие на КТС ростом размеров, могут в течение всего нескольких поколений увеличить свою относительную численность за счет большей индивидуальной плодовитости.

Следовательно, есть основания предполагать, что эффективность отбора по времени репродукции мух, формирующего генетически дифференцированные линии, а также быстрое становление морфогенетических различий между линиями и сходная однонаправленная морфогенетическая и ростовая реакции импактных групп в ответ на КТС могут быть обусловлены как селективными механизмами перестройки генотипического состава линий за счет генотипов с разным репродуктивным потенциалом в разных условиях среды, так и стресс-индуцированными эпигенетическими процессами, в том числе вызванными транспозицией МГЭ, трансгенерационно формирующими устойчивые “длительные модификации”. Дальнейший, в том числе генетический и эпигенетический, анализ модельных экспериментальных групп в сочетании с морфометрическими исследованиями может прояснить природу механизмов быстрых стресс-индуцированных морфогенетических изменений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Массовый противоположно направленный дизруптивный отбор на разное время репродукции мух был проведен на исходно гетерогенном материале, но имеющем единое происхождение. Поэтому выявленные параллелизмы в изменении размеров и формы крыла у линий отражают их общий потенциал возможных морфогенетических изменений. В то же время проявление у контрольных и импактных групп мух специфических морфогенетических реакций отражает как эпигенетические, так и генетические изменения, возникшие в результате действия направленного отбора. Следует отметить, что результаты отбора на разную продолжительность жизни [44] в целом укладываются в видовой диапазон времени репродукции и продолжительности жизни (*longevity*) комнатной мухи, который, как известно, колеблется в природных и лабораторных условиях от 2–3 недель до 2 мес. и более [74]. Другими словами, пул возможных модификаций исходной гетерогенной линии вполне мог содержать ранее возникшие в истории вида потенциальные варианты морфогенеза, на осно-

ве которых сформировались и были селектированы линии коротко- и долгоживущих мух.

Поэтому все сказанное выше приводит нас к главной гипотезе о том, что в основе морфогенетических изменений, параллельно возникших в обеих линиях комнатной мухи после КТС, лежат две из многих исторически выработанных у вида естественных модификаций развития, которые в норме эпигенетически зарегулированы и блокированы, но могут реализоваться в критической ситуации. Такая естественная направленная модификация, проявившаяся в обеих линиях как стресс-индуцированная перестройка морфогенеза крыла, вызвала комплекс сходных морфологических изменений, включая увеличение размера крыла, однонаправленное изменение его формы у импактных групп, а также обеспечила сходные процессы повышения у них уровня стабильности развития (при снижении *Vm*). Кроме того, напомним, что в условиях эксперимента с КТС ранее была отмечена тенденция к продлению развития на стадии пупария в группе стрессируемых долгоживущих особей *Lg* и обратная тенденция — в группе стрессируемых короткоживущих особей *Shg* [47]. Обе эти тенденции были направлены на нормировку морфогенеза импактных групп в русле общей модификации. Сочетание этих фенотипических особенностей можно интерпретировать как проявление стресс-индуцированного эффекта гормезиса у импактных групп обоих полов. Феномен гормезиса был отмечен многими исследователями при разных умеренных и кратковременных стрессовых воздействиях, включая влияние умеренной гипо- и гипертермии особенно на ранние стадии развития насекомых [64, 65, 75].

Достигнутые при селекции межлинейные различия весьма велики как по размерам, так и по форме крыла, несмотря на сравнительно небольшое (14–16) число поколений отбора. Такие быстрые и эффективные изменения можно также рассматривать и как результат фиксации в процессе отбора заранее имеющихся в видовом “веере” модификаций за счет вероятной эпигенетической перестройки (по К. Уоддингтону: аккомодации) и трансгенерационного наследования типичных морфотипов (по Шмальгаузену: морфозов), на основе которых сформировались линии коротко- и долгоживущих мух. При этом стабильность развития долгоживущих особей линии *Lg* выше, чем у короткоживущих мух линии *Shg*, т.е. морфогенез долгоживущих стабилизировался относительно быстро (это не противоречит гипотезе). Осталось неясным, почему у всех групп самок по сравнению с самцами наблюдался и сохранился более высокий уровень нестабильности развития крыла. Возможно, модификационное переключение развития крыла и его стабилизация у самцов обеих линий осуществились “легче” и быстрее, чем у самок, тем более в линии *Shg*, где физиологи-

ческие процессы самок настроены на быстрое созревание и раннюю репродукцию. Установленная высокая фенотипическая пластичность линий при селекции на разную продолжительность жизни и вызванные КТС изменения прямо указывают на реальность стресс-индуцированных быстрых морфогенетических перестроек вида при резкой смене экологических условий, позволяющих комнатной мухе адаптироваться к обитанию в широком климатическом и сезонном диапазоне условий.

Однако приведенный выше пример параллельных сезонных колебаний генотипического состава европейских и американских популяций дрозофилы (см. [71]) показывает, что в рассмотренном нами случае, наряду с вероятными эпигенетическими механизмами, могут действовать особые сбалансированные селективные процессы быстрого накопления определенных генотипов, репродуктивный потенциал которых зависит от конкретных экологических условий среды (температура, влажность, комплекс сезонных факторов).

Дальнейший параллельный сравнительный анализ генотипического состава и репродуктивных возможностей разных генотипов, а также эпигенетических профилей метилирования ДНК и размещения мобильных элементов (TEs) по сайтам хромосом у представителей линий коротко- и долгоживущих мух, отобранных по времени репродукции, может позволить проверить обе предложенные гипотезы и прояснить возникшие эволюционно-экологические вопросы, связанные с наблюдаемыми быстрыми морфогенетическими перестройками.

Сравнительное изучение межгрупповой изменчивости контрольных и стрессированных кратковременным тепловым воздействием групп мух выполнено при поддержке гранта РФФИ (№ 15-04-04801), а анализ уровней внутригруппового разнообразия и стабильности развития модельных линий методами геометрической морфометрии проведен в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (№ 122021000091-2).

Авторы благодарны к.б.н. К.А. Китаеву за неоценимую помощь в планировании и организации цикла экспериментальных работ, а также обсуждение результатов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2003. 542 с.
2. Ceballos G., Ehrlich P.R., Barnosky A.D. et al. Accelerated modern human-induced species losses: entering the sixth mass extinction // *Science Advance*. 2015. V. 1. № 5. e1400253. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253>
3. Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change // *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2006. V. 37. P. 637–669.
4. Steffen W., Grinevald J., Crutzen P., McNeil J. The Anthropocene: conceptual and historical perspectives // *Philosophical Transactions of the R. Soc. A*. 2011. V. 369. P. 842–867.
5. Alberti M. Eco-evolutionary dynamics in an urbanizing planet // *Trends in Ecology and Evolution*. 2015. V. 30. № 2. P. 114–126.
6. McGill B.J., Enquist B.J., Weiher E., Westoby M. Rebuilding community ecology from functional traits // *Trends in Ecology and Evolution*. 2006. V. 21. № 4. P. 178–185.
7. Violle C., Enquist B.J., McGill B.J. et al. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology // *Trends in Ecology and Evolution*. 2012. V. 27. № 4. P. 244–252.
8. Mouillot D., Graham N.A.J., Villéger S. et al. A functional approach reveals community responses to disturbance // *Trends in Ecology and Evolution*. 2013. V. 28. № 3. P. 167–177.
9. Fontaneto D., Panisi M., Mandrioli M. et al. Estimating the magnitude of morphoscapes: how to measure the morphological component of biodiversity in relation to habitats using geometric morphometrics // *Sci. Nat*. 2017. V. 104. № 55. P. 1–11. <https://doi.org/10.1007/s00114-017-1475-3>
10. Blonder B. Hypervolume concepts in niche- and trait-based ecology // *Ecography*. 2018. V. 41. P. 1441–1455.
11. Васильев А.Г. Концепция морфониши и эволюционная экология. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2021. 316 с.
12. West-Eberhard M.J. Developmental plasticity and evolution. Oxford: Oxford University Press, 2003, 816 p.
13. Bonduriansky R. Rethinking heredity, again // *Trends in Ecology and Evolution*. 2012. V. 27. № 6. P. 330–336.
14. Duncan E.J., Gluckman P.D., Dearden P.K. Epigenetics, plasticity and evolution: How do we link epigenetic change to phenotype? // *J. Exp. Zool. Part B. Molecular and Developmental Evolution*. 2014. V. 322. P. 208–220.
15. Donelan S.C., Hellmann J.K., Bell A.M. et al. Transgenerational plasticity in human-altered environments // *Trends in Ecology and Evolution*. 2020. V. 35. № 2. P. 115–124.
16. Herman J., Sultan S. Adaptive transgenerational plasticity in plants: case studies, mechanisms, and implications for natural populations // *Front. Plant Sci*. 2011. V. 2. № 102. P. 1–10.
17. Bell A.M., Hellmann J.K. An integrative framework for understanding the mechanisms and multigenerational consequences of transgenerational plasticity // *Annual Rev. of Ecology Evolution and Systematics*. 2019. V. 50. № 1. P. 1–22. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110218-024613>
18. Jablonka E., Raz G. Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution // *Quart. Rev. Biol*. 2009. V. 84. P. 131–176.

19. *Becker C., Weigel D.* Epigenetic variation: Origin and transgenerational inheritance // *Curr. Opin. Plant. Biol.* 2012. V. 15. P. 562–567.
20. *Bošković A., Rando O.J.* Transgenerational epigenetic inheritance // *Annual Rev. Genet.* 2018. V. 52. P. 21–41.
21. *Rohlf F.J., Slice D.* Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // *Syst. Biol.* 1990. V. 39. № 1. P. 40–59.
22. *Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L.* Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer. New York: Elsevier Acad. Press, 2004. 437 p.
23. *Klingenberg C.P.* MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Mol. Ecol. Resour.* 2011. V. 11. P. 353–357.
24. *Zelditch M.L., Wood A.R., Bonett R.M., Swiderski D.L.* Modularity of the rodent mandible: integrating bones, muscles, and teeth // *Evolution and Development.* 2008. V. 10. P. 756–768.
25. *Sheets H.D., Zelditch M.L.* Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data // *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy.* 2013. V. 24. № 1. P. 67–73.
26. *Васильева Л.А., Юнакович Н., Ратнер В.А., Забанов С.А.* Анализ изменений локализации МГЭ дрозофилы после селекции и температурного воздействия методом блот-гибридизации по Саузерну // *Генетика.* 1995. Т. 31. № 3. С. 333–341.
27. *Васильева Л.А., Антоненко О.В., Захаров И.К.* Роль мобильных генетических элементов в геноме *Drosophila melanogaster* // *Вавиловский журн. генетики и селекции.* 2011. Т. 15. № 2. С. 225–260.
28. *Забанов С.А., Васильева Л.А., Ратнер В.А.* Множественная индукция транспозиций МГЭ V104 тяжелым тепловым шоком у дрозофилы // *Генетика.* 1994. Т. 30. № 2. С. 218–224.
29. *Забанов С.А., Васильева Л.А., Ратнер В.А.* Индукция транспозиций МГЭ Dm412 γ -облучением в изогенной линии *Drosophila melanogaster* // *Генетика.* 1995. Т. 31. № 6. С. 798–803.
30. *Biemont C., Terzian C.* MDG-1 mobile element polymorphism in selected *Drosophila melanogaster* population // *Genetica (Ned.).* 1988. V. 76. № 1. P. 7–14.
31. *Biemont C., Vieira C.* What transposable elements tell us about genome organization and evolution: the case of *Drosophila* // *Cytogenet. Genome Res.* 2005. V. 110. № 1/4. P. 25–34.
32. *Васильева Л.А.* Влияние изогенизации на фенотипическое проявление количественных признаков у *Drosophila melanogaster* // *Генетика.* 2004. Т. 40. № 8. С. 1053–1057.
33. *Feder M.E., Hofmann G.E.* Heat-shock proteins, molecular chaperones, and the stress response: evolutionary and ecological physiology // *Annual Rev. Physiol.* 1999. V. 61. P. 243–282.
34. *Åkerfelt M., Morimoto R.I., Sistonen L.* Heat-shock factors: integrators of cell stress, development and lifespan // *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* 2010. V. 11. P. 545–555.
35. *Barua D., Heckathorn S.A.* Acclimation of the temperature set-points of the heat-shock response // *J. Therm. Biol.* 2004. V. 29. P. 185–193.
36. *Machado H.E., Bergland A.O., O'Brien K.R.* et al. Comparative population genomics of latitudinal variation in *Drosophila simulans* and *Drosophila melanogaster* // *Molecular Ecology.* 2016. V. 25. № 3. P. 723–740.
37. *Stratman R., Markow T.A.* Resistance to thermal stress in desert *Drosophila* // *Functional Ecology.* 1998. V. 12. № 6. P. 965–970.
<https://doi.org/10.1007/s00114-017-1475-3>
38. *Bogaerts-Márquez M., Guirao-Rico S., Gautier M., González J.* Temperature, rainfall and wind variables underlie environmental adaptation in natural populations of *Drosophila melanogaster* // *Molecular Ecology.* 2021. V. 30. № 4. P. 938–954.
39. *Debat V., Bégin M., Legout H., David J.R.* Allometric and non-allometric components of *Drosophila* wing shape respond differently to developmental temperature // *Evolution.* 2003. V. 57. № 12. P. 2773–2784.
40. *Debat V., Debelle A., Dworkin I.* Plasticity, canalization, and developmental stability of the *Drosophila* wing: joint effects of mutations and developmental temperature // *Evolution.* 2009. V. 63. № 11. P. 2864–2876.
41. *Bryant E.H.* Morphometric adaptation of the housefly *Musca domestica* (L.) in the United States // *Evolution.* 1977. V. 31. P. 580–596.
42. *Bryant E.H., Turner C.R.* Comparative morphometric adaptation of the housefly and face fly in United States // *Evolution.* 1978. V. 32. P. 759–770.
43. *Asiri B.M.K.* The influence of environmental factors on biological parameters of *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) // *Internat. J. of Chinese Medicine.* 2017. V. 1. № 3. P. 81–87.
44. *Ахметкиреева Т.Т., Беньковская Г.В., Васильев А.Г.* Изменчивость формы и размеров крыла в селектированных по продолжительности жизни линиях *Musca domestica* L.: геометрическая морфометрия // *Экологическая генетика.* 2018. Т. 16. № 1. С. 35–44.
45. *Беньковская Г.В.* Возможности и ограничения изменений продолжительности жизни в лабораторном эксперименте // *Успехи геронтологии.* 2010. Т. 23. № 3. С. 442–446.
46. *Беньковская Г.В., Мустафина П.Ш.* Влияние светового режима на биохимические показатели развития стресс-реакции в линиях *Musca domestica* L. с различной продолжительностью жизни // *Журн. эволюц. биохимии и физиологии.* 2012. Т. 48. № 5. С. 433–438.
47. *Ахметкиреева Т.Т., Беньковская Г.В., Кутаев К.А., Долматова И.Ю.* Комнатная муха как объект экологической генетики: структура лабораторной популяции и устойчивость к стрессовым воздействиям // *Вестник Башкирского гос. аграрного ун-та.* 2014. № 3. С. 34–37.
48. *Ахметкиреева Т.Т., Кутаев К.А.* Влияние кратковременного теплового стресса на показатели изменчивости в лабораторных линиях комнатной мухи // *Экология. Генетика. Эволюция: Мат-лы Всероссийской конф. молодых ученых, посвящ. 115-летию Н.В. Тимофеева-Ресовского.* Екатеринбург: Изд-во “Гошицкий”. 2015. С. 4–7.
49. *Rohlf F.J.* TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.30. Department of Ecology and Evolution,

- State University of New York at Stony Brook.2017b (program).
50. Rohlf F.J. TpsUtil, file utility program, version 1.74. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.2017a (program).
 51. Дэвис Д.С. Статистический анализ данных в геологии. Кн. 2. М.: Недра, 1990. 427 с.
 52. STATISTICA. StatSoft, Inc. (data analysis software system), version 10. 2011 (program).
 53. Lovich J.E., Gibbons J.W. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism // Growth, Development & Aging. 1992. V. 56. P. 269–281.
 54. Barber C.B., Dobkin D.P., Huhdanpaa H.T. The Quickhull algorithm for convex hulls // ACM Trans. on Mathematical Software. 1996. V. 22. № 4. P. 469–483.
 55. Cornwell W.K., Schwikl D.W., Ackerly D.A. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume // Ecology. 2006. V. 87. P. 1465–1471.
 56. Blonder B. Hypervolume. R package version 1.0.1.2019. [Электронный ресурс – URL: <https://cran.r-project.org/package=hypervolume>].
 57. Efron B., Tibshirani R. Bootstrap methods for standard errors. Confidence intervals and other measures of statistical accuracy // Statistical Science. 1986. V. 1. P. 54–77.
 58. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4. № 1. 9 p.
 59. Cohen J. A power primer // Psychological Bulletin. 1992. V. 112. № 1. P. 155–159. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.112.1.155>
 60. Damuth J.D., Jablonski D., Harris R.M. et al. Taxon-free characterization of animal communities // Terrestrial ecosystems through time: Evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals / Eds. Beherensmeyer A.K., Damuth J.D., DiMichele W.A. et al. Chicago, Illinois: University of Chicago Press, 1992. P. 183–203.
 61. Ким Дж.О., Мюллер Ч.У., Клекка У.Р. и др. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика, 1989. 215 с.
 62. Кендалл М., Стьюарт А. Многомерный статистический анализ и временные ряды. М.: Наука, 1976. 736 с.
 63. Ayrinhac A., Debat V., Gibert P. et al. Cold adaptation in geographical populations of *Drosophila melanogaster*: phenotypic plasticity is more important than genetic variability // Functional Ecology. 2004. V. 18. P. 700–706.
 64. Berry R., López-Martínez G. A dose of experimental hormesis: When mild stress protects and improves animal performance // Review Comp. Biochem. Physiol. 2020. V. 242. 110658. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2020.110658>
 65. Rix R.R., Cutler G.C. Review of molecular and biochemical responses during stress induced stimulation and hormesis in insects // Science of the Total Environment. 2022. V. 827. 154085. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.154085>
 66. Coulson S.J., Bale J.S. Characterisation and limitations of the rapid cold-hardening response in the housefly *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) // Journal of Insect Physiology. 1990. V. 36. № 3. P. 207–211.
 67. Hercus M.J., Loeschke V., Rattan S.I.S. Lifespan extension of *Drosophila melanogaster* through hormesis by repeated mild heat stress // Biogerontology. 2003. V. 4. P. 149–156.
 68. Sørensen J.G., Kristensen T.N., Kristensen K.V., Loeschke V. Sex specific effects of heat induced hormesis in Hsf-deficient *Drosophila melanogaster* // Experimental Gerontology. 2007. V. 42. P. 1123–1129.
 69. Le Bourg E. A mild heat stress increases resistance to heat of dFOXO *Drosophila melanogaster* mutants but less in wild-type flies // Biogerontology. 2021. V. 22. P. 237–251.
 70. Никоноров Ю.М., Беньковская Г.В. Механизмы поддержания полиморфизма по продолжительности жизни в лабораторных линиях комнатной мухи // Успехи геронтологии. 2013. Т. 26. № 4. С. 594–600.
 71. Machado H.E., Bergland A.O., Taylor R. et al. Broad geographic sampling reveals the shared basis and environmental correlates of seasonal adaptation in *Drosophila* // eLife. 2021. V. 10. e67577. <https://doi.org/10.7554/eLife.67577>
 72. Тимофеев-Ресовский Н.В., Свирижев Ю.М. Об адаптационном полиморфизме в популяциях *Adalia bipunctata* // Проблемы кибернетики. М.: Наука, 1966. Вып. 16. С. 137–146.
 73. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
 74. Skidmore P. The biology of the Muscidae of the world // Dr. W. Junk. Series Entomologica. 1985. V. 29. P. 1–150.
 75. López-Martínez G., Hahn D.A. Early life hormetic treatments decrease irradiation-induced oxidative damage, increase longevity, and enhance sexual performance during old age in the Caribbean Fruit Fly // PLoS One. 2014. V. 9. № 1. e88128. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0088128>

ТРОФИЧЕСКАЯ ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ БЕЛОЩЕКОЙ КАЗАРКИ И БЕЛОЛОБОГО ГУСЯ В РАЙОНЕ РЕПРОДУКТИВНОЙ КОНЦЕНТРАЦИИ

© 2023 г. И. С. Шереметьев^{а, *}, С. Б. Розенфельд^б, И. А. Лавриненко^с

^аФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Россия 690022 Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159

^бИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Россия 119071 Москва, Ленинский просп., 33

^сБотанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Россия 197376 Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2В

*e-mail: sheremetyev@biosoil.ru

Поступила в редакцию 20.09.2022 г.

После доработки 05.04.2023 г.

Принята к публикации 24.04.2023 г.

На фоне интенсивной трансформации арктической среды и биоты большой интерес представляют различия в популяционных трендах массовых и широко распространенных в Арктике травоядных. В этой связи главной целью нашей работы была сравнительная оценка трофической избирательности белошековой казарки и белолобого гуся в условиях крупнейшей репродуктивной концентрации, характеризующая роль конкуренции в динамике их популяций. Показано, что различия в количественном соотношении поедаемых этими видами растений недостаточны, чтобы избежать конкуренции, и что наиболее избирательным, т.е. чувствительным к качеству и энергетически затратным, является питание белошековой казарки. Однако статус относительно слабого конкурента противоречит экспоненциальному росту ее популяции в районе исследования и всей арктической популяции. Мы считаем, что различия в популяционной динамике белошековой казарки и белолобого гуся обусловлены в настоящее время не конкуренцией во время репродуктивных концентраций, а влиянием антропогенных и климатических факторов далеко за пределами гнездового ареала.

Ключевые слова: Арктика, белолобый гусь, белошековая казарка, избирательность, остров Колгуев

DOI: 10.31857/S0367059723050098, **EDN:** MDCTZI

В наиболее быстро изменяющихся условиях среды на планете интенсивно трансформируются биотические сообщества Арктики [1–4], однако экологическая и эволюционная сущность этой трансформации все еще не ясна. Важнейшей составляющей данных сообществ являются теплокровные травоядные, которые потребляют более 98% наземной первичной продукции арктической экосистемы [5]. Мобильность и облигатная фитофагия при огромной плотности популяций позволяет выделить среди них гусей и казарок (Anserinae), представленных в Арктике не менее чем 10 видами с существенными различиями в ареалах, численности и, особенно, в темпах и направлении их изменения [6–11]. Что означают такие различия, обусловлены они конкуренцией экологически сходных видов в долгосрочной перспективе или это только их специфические реакции на текущие средовые изменения, неизвестно.

Остров Колгуев в Баренцевом море хорошо известен крупнейшей в мире репродуктивной концентрацией гусей и казарок и более чем вековой

историей орнитологических наблюдений [12–14]. Летом здесь собирается до 600 тыс. белолобых гусей *Anser albifrons* и около 170 тыс. белошековых казарок *Branta leucopsis* [15], мировые популяции которых аналогично соотносятся по размеру — 4900 и 1300 тыс. соответственно [11]. Важно, что казарка появилась на острове только в 1980-х годах, когда ее мировая популяция начала интенсивно расти, что признано уже инвазией, тогда как популяция гусей за это время так и не увеличилась [12, 16, 17]. Эти виды сходны в использовании местообитаний [10, 16], и каждый из них, конкурируя за очень ограниченные трофические ресурсы, должен за короткое арктическое лето произвести потомство, перелинять и подготовиться к миграции [18]. Также важно, что влияние человека на острове минимально и распространяется в основном вокруг поселений [14], отсутствуют лемминги (Arvicolinae) и дикие северные олени *Rangifer tarandus*, а домашних оленей к 2014 г. оставалось не более 150 [13, 19]. Кроме того, ограничение роста этих популяций белолобого гуся и

белошейкой казарки принято относить к репродуктивному периоду, так как они зимуют на побережьях Северного и Балтийского морей и располагают внушительными запасами пищи на полях европейских стран при контролируемом отстреле [11, 20–23]. Таким образом, нет более удачного объекта в оценке влияния конкуренции на различия между популяционными трендами этих видов, чем их концентрации на о-ве Колгуев.

Выявить роль конкуренции в популяционной динамике арктических гусей и казарок, влияние глобального потепления на которую считается очень существенным [1, 24, 25], совсем не просто. Столь же значимо и влияние на нее человека, в т.ч. за пределами гнездового ареала [10, 11, 26, 27]. Однако репродуктивный успех, ограничивающий рост популяции этих видов в первую очередь, зависит от эволюционно формирующихся у них стратегий раздела трофических ресурсов, обобщаемых в русле *r/K*-концепции [28], по отношению к которым влияние среды вторично [10, 29, 30]. Необходимо только определить, какой из сравниваемых видов характеризуется стратегией более сильных, а какой относительно слабых трофических конкурентов и как такое распределение соответствует их популяционным трендам. Первые реализуют менее избирательный тип питания при меньших требованиях к его качеству и меньших затратах энергии на кормодобывание, вторые – более избирательный [30, 31]. Если в сообществах, включающих арктических гусей и казарок, по численности и/или скорости роста популяций преобладают первые, наличие определяющее влияние конкуренции, если вторые – требуется выяснять, какие средовые факторы более значимы. Главная цель нашей работы – сравнение белолобого гуся и белошейкой казарки по трофической избирательности в условиях репродуктивной концентрации в аспекте их долгосрочной популяционной динамики.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Остров Колгуев размером 5020 км², отделенный от материка проливом шириной 70–80 км, характеризуется влажным субарктическим климатом и растительностью тундровой зоны [14, 16, 18]. Растительность острова изучена в 2005–2013 гг. на участках размером 5 × 5 м с выделением пяти основных типов местообитаний: тундры ($n = 86$), хасыреи ($n = 52$), речные дельты ($n = 20$), побережье ($n = 15$) и приморские марши ($n = 32$). Количественное соотношение кормовых растений в диетах установлено по пробам экскрементов белошейкой казарки ($n = 147$) и белолобого гуся ($n = 87$), собранных с участием Э.М. Зайнагутдиновой в 2006 и 2008 г. и С.Б. Розенфельд в 2011 г. без непосредственного контакта с птицами. Идентификация микроструктур растений в пробах выполнена

по методу М. Owen [32] с использованием эталонного атласа [33]. Растения объединены преимущественно на уровне родов в виде 20 ресурсных наименований (табл. 1), количественное соотношение ресурсов в местообитаниях определено по проективному покрытию [34, 35], в кормовых пробах – по числу фрагментов эпидермиса [31, 33]. Кормовые пробы собраны от четырех социальных групп: насиживающие взрослые, взрослые с птенцами, птенцы, бездетные взрослые (табл. 1).

Вклад количественного соотношения ресурсных наименований в дифференциацию видов и групп, в т.ч. достоверность количественных различий (табл. 2), оценивали с использованием пошагового дискриминантного анализа. Избирательность ресурсов определена по индексу J. Jacobs [36]. Сравнение гусей и казарок по избирательности основано на общей количественной доле элективных ресурсов в диете (по числу ресурсных фрагментов в пробах) и на доле числа элективных ресурсов в составе диеты (по числу ресурсных наименований). Отношение первого показателя ко второму – индекс избирательного усилия: чем больше количественная доля элективных ресурсов и/или меньше их доля в составе диеты, тем выше качество и затратность питания [30, 31]. Все расчеты выполнены в программе Statistica 13 [37].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Дифференциация. Хронологически возможные межвидовые сочетания социальных групп белолобого гуся и белошейкой казарки по индексу Шимкевича-Симпсона перекрываются по составу трофических ресурсов не менее чем на половину, а в основном на 70–100%. Минимум или отсутствие эксклюзивных ресурсов при максимуме перекрывания в группе насиживающих характерны для белолобого гуся, в остальных группах – для белошейкой казарки. Дискриминантный анализ показал существенную дифференциацию центроидов рассматриваемых групп в пространстве дискриминантных функций, интегрирующих групповые различия по количеству содержащихся в пробах ресурсных наименований ($\lambda = 0.0897$; $F = 7.8337$; $p = 0.000$). Точность классификации проб – 71% с достоверными значениями λ Уилкса для 11 ресурсных наименований (см. табл. 2). Три первые дискриминантные функции ($D1$ – $D3$) описывают 92% дисперсии взаиморасположения кормовых проб (табл. 3). Распределение кормовых проб в пространстве первой пары дискриминантных функций демонстрирует три основных объединения: 1 – насиживающие взрослые обоих видов; 2 – взрослые белолобые гуси с птенцами, взрослые белошейкие казарки с птенцами и их птенцы при еще меньших дистанциях между двумя последними группами; 3 – птенцы белолобого гуся (рис. 1).

Таблица 1. Количественная доля (%) трофических ресурсов в кормовых пробах социальных групп гусей и казарок о-ва Колгуев

Ресурсы	Белошекая казарка				Белолобый гусь			
	AdN n = 113	Ad + Y n = 15	Y n = 14	AdF n = 5	AdN n = 48	Ad + Y n = 18	Y n = 16	AdF n = 5
<i>Alopecurus</i>	1.8 ± 0.3	1.4 ± 0.6	0.4 ± 0.2	0	2 ± 0.5	1.7 ± 1	1 ± 0.6	0.5 ± 0.5
<i>Arctagrostis latifolia</i>	1.8 ± 0.3	3.9 ± 1.3	2.8 ± 1	0	1.8 ± 0.5	1.3 ± 0.6	0.04 ± 0	1.3 ± 1.3
<i>Deschampsia, Calamagrostis, Trisetum</i>	2.6 ± 0.4	2.1 ± 1.1	1.9 ± 0.9	0	2.1 ± 0.5	0.3 ± 0.3	4.1 ± 1.6	3 ± 2.1
<i>Festuca</i>	1.3 ± 0.3	1.1 ± 0.6	0.3 ± 0.2	0	1.5 ± 0.4	3.5 ± 1	4.3 ± 1.8	4.8 ± 4.1
<i>Puccinellia</i>	4.6 ± 0.9	24.7 ± 5.2	19.2 ± 5	39.2 ± 12.2	0	21.7 ± 5	6.9 ± 2.1	18.2 ± 15.8
Злаковые (неопр.)	3.9 ± 0.4	7.1 ± 1.5	7.1 ± 1	3.4 ± 2.3	3.5 ± 0.6	10.3 ± 1.7	11.7 ± 3.8	17 ± 8.3
<i>Carex subspathacea</i>	0.6 ± 0.2	4.1 ± 1.7	0.9 ± 0.7	4.1 ± 4.1	0	1.3 ± 0.7	6.3 ± 2.1	5.6 ± 2.6
<i>Carex</i> (неопр.)	8.9 ± 1	8.3 ± 2.4	5.5 ± 1.5	6.2 ± 4.1	16 ± 2	35.4 ± 4.4	14.7 ± 3.2	20.3 ± 5.6
<i>Eriophorum</i>	8.2 ± 1.3	6.5 ± 3.6	9.5 ± 3.8	7.5 ± 2.8	11 ± 1.3	6.5 ± 1.5	7.6 ± 3.4	9.3 ± 6.3
<i>Luzula</i>	0.1 ± 0.05	0	0	0	0.6 ± 0.2	0.1 ± 0.1	4.6 ± 2.2	4.6 ± 2.2
<i>Triglochin</i>	0.9 ± 0.5	2.8 ± 2	1.4 ± 1.4	6 ± 6	0	1.1 ± 0.5	2 ± 0.8	1.5 ± 0.8
<i>Ranunculus</i>	12.2 ± 1.8	5.3 ± 3.3	8.5 ± 3.8	17.1 ± 8.7	18.8 ± 2.9	0	0	0
<i>Rumex, Polygonum, Bistorta</i>	0.3 ± 0.09	1.1 ± 0.4	1.2 ± 0.7	0	0.1 ± 0.06	0.8 ± 0.3	0.2 ± 0.2	0
<i>Salix</i>	27.7 ± 2.6	2.7 ± 1	0.9 ± 0.5	4.4 ± 4.1	13.8 ± 2.6	2.6 ± 0.8	0.8 ± 0.5	0
<i>Stellaria</i>	0.8 ± 0.16	1.8 ± 0.7	2.7 ± 1.2	0.7 ± 0.7	0.02 ± 0.015	0.6 ± 0.3	1 ± 0.7	0.3 ± 0.3
<i>Tephoseris</i>	0	0.1 ± 0.08	0.9 ± 0.9	1.03 ± 1	0	0	0	1 ± 0.95
Бобовые (неопр.)	1.4 ± 0.3	0.4 ± 0.3	4.3 ± 1.4	0.5 ± 0.5	0.1 ± 0.08	0.2 ± 0.1	3.6 ± 1.7	4.6 ± 2.9
Разнотравье (неопр.)	3.3 ± 0.4	4 ± 1.3	13.3 ± 2.1	2.2 ± 1.8	1 ± 0.2	1.4 ± 0.6	4.6 ± 2.4	0.4 ± 0.4
Хвощи	1.7 ± 0.4	15.6 ± 6.9	12.7 ± 4.2	0	0.3 ± 0.01	0.9 ± 0.8	24 ± 7.7	6.3 ± 5.9
Мхи	18 ± 1.4	7 ± 1.7	6.7 ± 1.5	7.9 ± 3.7	27.3 ± 3	10.4 ± 2.5	2.9 ± 1.3	1.4 ± 0.9

Примечание. Социальные группы: AdN – насиживающие взрослые, Ad + Y – взрослые с птенцами, Y – птенцы, AdF – бездетные взрослые.

Избирательность. В группе насиживающих белошекая казарка демонстрирует значительно меньшую избирательность, чем белолобый гусь, во всех типах местообитаний, исключая хасыреи, в которых различия ничтожны (рис. 2, табл. 4). Сходное соотношение этих видов по избирательности в группе взрослых с птенцами, исключая то, что в хасыреях казарка более избирательна, и в группе птенцов, которые у казарки более избирательны в дельтах. Однако в большинстве типов местообитаний межвидовые различия по избирательности в группе взрослых с птенцами меньше, чем в группе насиживающих, а в группе птенцов различия минимальные. Показательно, что в группе бездетных особей казарки существенно более избирательны, чем гуси (см. рис. 2, табл. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Существенное сходство изученных видов гусей и казарок по составу диет согласуется с представлением о слабой возможности арктических травоядных сосуществовать без различий хотя бы

по интенсивности использования ресурсов или местообитаний [25]. Однако такие различия недостаточно подтверждаются [30, 38–40]. И предположенное нами сравнение диет белолобого гуся и белошекой казарки показывает, что они не могут избежать конкуренции, питаясь одними растениями с разной интенсивностью, в том числе на основе дифференциации внутривидовых групп, в то время как в использовании ими местообитаний нет различий [10, 16].

Оценки конкурентных преимуществ рассматриваемых видов без данных по их трофической избирательности остаются противоречивыми. С одной стороны, птенцы белолобого гуся и сопровождающие их взрослые, рассматриваемые как наиболее уязвимые группы, используют больше эксклюзивных ресурсов, чем эти группы у белошекой казарки [18]. С другой стороны, представленные здесь данные указывают на большее сходство в количественном распределении ресурсов между диетами социальных групп казарки, особенно – сходство взрослых с их птенцами. Это

Таблица 2. Ресурсные наименования, достоверно дискриминирующие кормовые пробы гусей и казарок о-ва Колгуев в пространстве дискриминантных функций

Ресурсные наименования	Уровень и достоверность дискриминации		
	λ Уилкса	F	p
<i>Puccinellia</i>	0.113155	9.44245	0.000
<i>Carex</i>	0.123188	13.48632	0.000
Разнотравье (неопр.)	0.115840	10.52476	0.000
Хвощи	0.125901	14.58006	0.000
Злаковые (неопр.)	0.127155	15.08546	0.000
<i>Carex subspathacea</i>	0.107455	7.14503	0.000
<i>Luzula</i>	0.108493	7.56346	0.000
<i>Salix</i>	0.098586	3.57034	0.002
<i>Arctagrostis latifolia</i>	0.096829	2.86182	0.011
Мхи	0.096384	2.68264	0.016
Бобовые (неопр.)	0.096481	2.72171	0.014

Таблица 3. Ресурсные наименования, достоверно дифференцирующие социальные группы белолобого гуся и белошейкой казарки о-ва Колгуев в пространстве первых трех дискриминантных функций

Ресурсные наименования	Уровень дискриминации		
	$D1$	$D2$	$D3$
<i>Arctagrostis latifolia</i>	-0.08188	-0.021349	-0.065119
<i>Alopecurus</i>	-0.07492	-0.052365	0.001076
<i>Deschampsia, Calamagrostis, Trisetum</i>	-0.03141	0.017816	0.056797
<i>Puccinellia</i>	0.02327	-0.016459	-0.057091
Злаковые (неопр.)	0.11210	-0.061036	0.000706
<i>Carex subspathacea</i>	0.13490	-0.006834	0.086074
<i>Carex</i> др.	0.02228	-0.070780	-0.020482
<i>Rumex, Polygonum, Bistorta</i>	0.13084	0.109153	-0.150108
<i>Luzula</i>	0.16391	-0.055471	0.176280
<i>Salix</i>	-0.00505	-0.014129	-0.000234
Хвощи	0.06335	0.001799	0.020930
Мхи	-0.01026	-0.027908	0.001759
Бобовые (неопр.)	0.07201	-0.050818	0.022307
Разнотравье (неопр.)	0.01989	0.160737	-0.030738
Кумулятивная доля дисперсии, %	57.062	79.1568	92.3302

Таблица 4. Индекс избирательного усилия социальных групп гусей и казарок о-ва Колгуев

Местообитания	Белошейкая казарка				Белолобый гусь			
	AdN	Ad + Y	Y	AdF	AdN	Ad + Y	Y	AdF
Тундры	0.79	1.33	1.21	2.23	1.49	1.98	1.5	1.27
Хасыреи	0.92	1.08	1.15	2.05	0.93	0.8	1.17	1.28
Речные дельты	1.11	1.62	1.37	2.95	2.72	2.32	1.32	1.46
Морские берега	1.3	1.31	1.18	1.76	1.73	1.43	1.29	1.49
Марши	1.18	1.28	1.1	2.16	1.29	1.39	1.24	1.1

Примечание. Обозначения социальных групп см. в табл. 1.

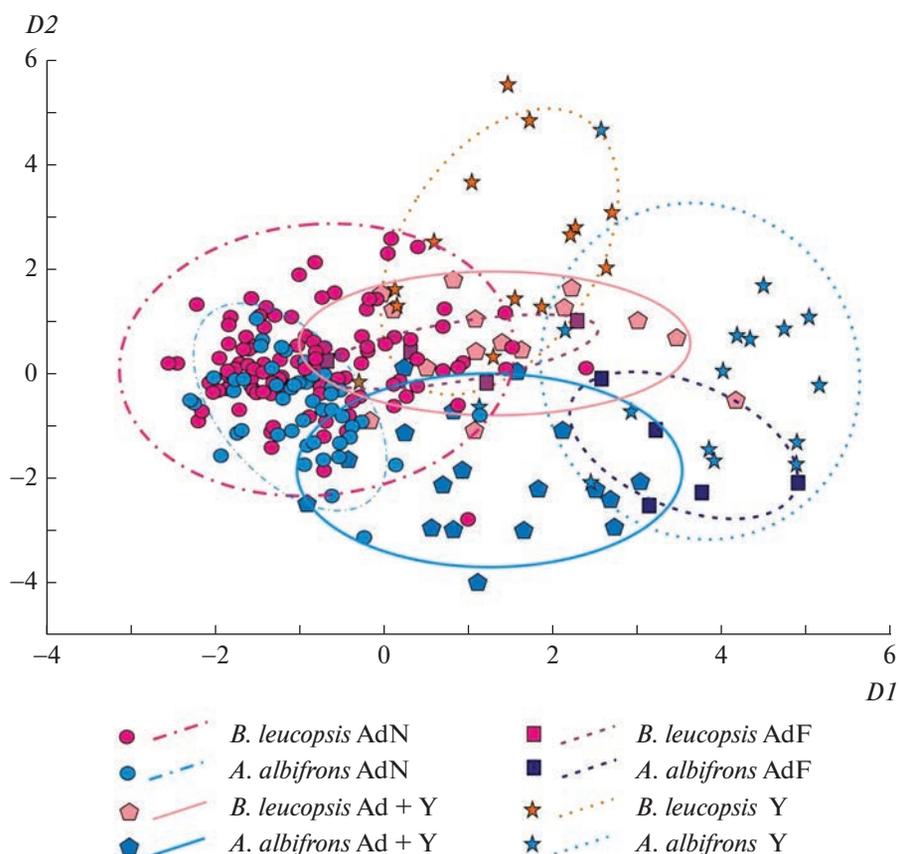


Рис. 1. Кормовые пробы и эллипсоиды 95%-ного рассеяния в пространстве первых двух канонических переменных ($D1$ и $D2$) социальных групп гусей и казарок о-ва Колгуев по количественному соотношению ресурсов (обозначения групп см. в табл. 1).

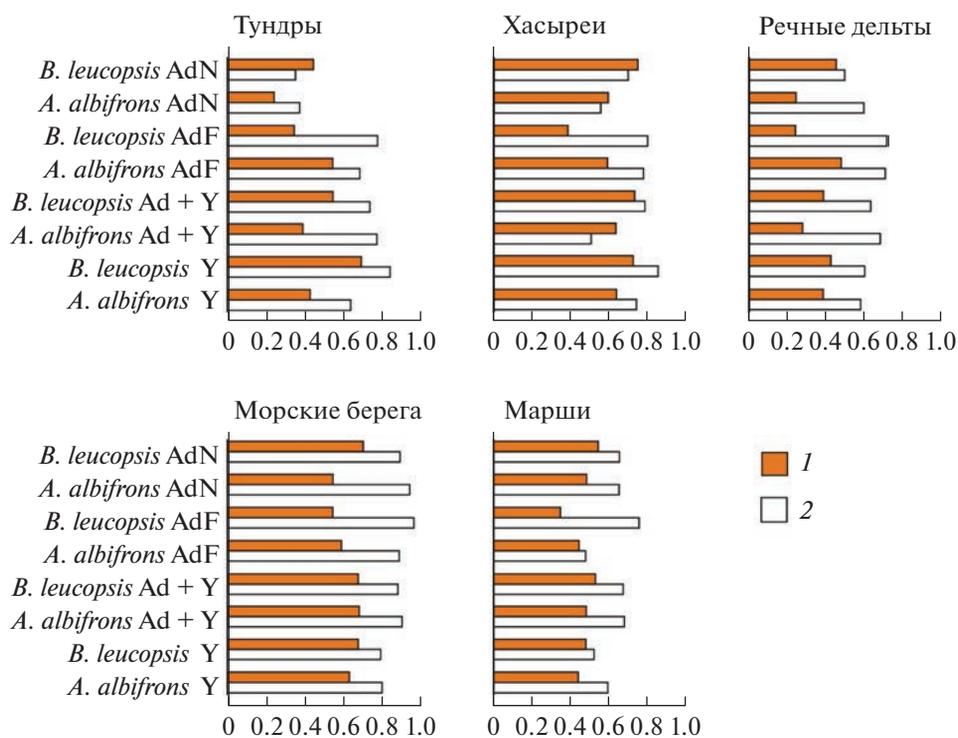


Рис. 2. Доля числа элективных ресурсов в составе диеты (1) и количественная доля элективных ресурсов (2) социальных групп белолобых гусей и белошеких казарок о-ва Колгуев (обозначения групп см. в табл. 1).

преимущество становится очевидным на маршах, к потреблению важнейшей растительности которых вместе с птенцами взрослые казарки приспособлены намного лучше взрослых гусей [10, 41].

Особенности использования пастбищ, как правило, более крупноразмерными гусями предполагают наличие у них менее избирательных диет, чем у казарок [10, 30, 31]. Однако такое соотношение белошекой казарки и белолобого гуся по избирательности диет наблюдается не во всех социальных группах, соответствуя, вероятно, их значению в успехе размножения. Интенсивность межвидовой конкуренции тоже может иметь групповые особенности. Например, она вряд ли существенна в период насиживания, когда у обоих видов интенсивность питания минимальна, а доля участвующих в размножении особей максимальна [42]. Белолобый гусь в это время питается намного меньше белошекой казарки [18], что предполагает у него повышенную потребность в качественном питании. Этой потребности способствует образование яйцевых фолликулов у гусей преимущественно уже в местах размножения, а не за счет накоплений организма, как у казарок [25, 30, 43]. Тем не менее представленные здесь данные по фенологически более поздним группам свидетельствуют о том, что избирательность у белолобого гуся к концу лета снижается, а у белошекой казарки растет.

Наиболее показательным соотношением сравнимых видов по избирательности в группе бездетных особей. Их кормодобывание характеризуется минимумом ограничений [18, 42], которые мешают другим группам реализовать морфофизиологические адаптации гусей к неизбирательной фитофагии. Если выросшие птенцы и их родители так же мало ограничены в кормодобывании, как и бездетные особи, то к концу сезона размножения вся популяция гусей возвращается к менее избирательному питанию, чем питание у казарок. Рост потребления пищи массой взрослых выводков к концу лета должен приводить к истощению ресурсов и возрастанию роли морфофизиологических адаптаций к неизбирательной фитофагии в конкуренции. Поскольку эти адаптации проявляются у гусей и казарок в увеличении размера тела [10, 30, 31, 43], то конкурентные преимущества менее избирательного питания более крупного белолобого гуся следует оценивать выше, чем у белошекой казарки.

Появление и интенсивный рост численности белошекой казарки на о-ве Колгуев уже к 2017 г. привели к заселению этим видом всех его местобитаний [12, 15, 44, 45]. Однако дальнейшее увеличение ее популяции при огромном суммарном количестве гусей и казарок на острове, как, например, в аналогичной концентрации на о-ве Врангеля [30, 31], пока не отмечается [14]. Это до-

полнительно указывает на истощение трофических ресурсов о-ва Колгуев, которые полученные данные позволяют отнести к концу репродуктивного периода, когда распределение видов по избирательности соответствует их адаптациям [30, 31]. В конечном счете доминирование белолобого гуся пока остается доминированием более эффективного потребителя общих ресурсов, т.е. *K*-стратега.

Однако численность белошекой казарки растет слишком быстро [12, 14], на мировом уровне даже экспоненциально [17, 18], чтобы недооценивать возможности этого менее эффективного потребителя общих ресурсов доминировать. В этой связи интерес представляют аналогичные процессы в сообществах арктических травоядных на о-вах Белый и Шокальского [46] и противоположные — на Аляске и о-ве Врангеля [30, 31]. Если в первых двух случаях популяции наименее избирательного северного оленя просто истребляются человеком, то в двух других наиболее избирательные конкуренты в равных условиях с остальными становятся рано или поздно доминантами. Поэтому успешную инвазию белошекой казарки на о-ве Колгуев следует считать следствием влияния внешних факторов, а не конкуренции в репродуктивный период.

Анализ причин успеха инвазии белошекой казарки за пределами оценки условий обитания на о-ве Колгуев приводит к заключению, что адаптация к менее избирательному питанию, т.е. специализация, в данных условиях имеет, скорее, негативный эффект. Инвазии успешны на ранних стадиях сукцессий, для которых характерны *окна возможностей* [47]. Одну из них на о-ве Колгуев обеспечивают находящиеся в состоянии перманентной растительной сукцессии марши [48], с которых и началось его освоение белошекой казаркой [18, 44]. Вторая связана с глобальным потеплением, которое в любом случае обуславливает благоприятный для избирательного инвайдера динамизм условий среды, в том числе рост емкости репродуктивных местообитаний из-за увеличения первичной продукции [17]. Все это не имело бы значения без высокого потенциала источника расселения и выживаемости белошекой казарки вне репродуктивной части ее годового цикла [10, 11, 17]. Однако и то, и другое обеспечивается условиями, в которых зимует популяция этого вида, гнездящаяся на о-ве Колгуев, на побережьях Северного и Балтийского морей и которые благоприятны настолько, что пригодны и для гнездования [11, 18, 49]. Эти условия созданы уже усилиями человека, которые включают в данном случае как охрану природы, так и развитие сельского хозяйства в местах зимовки, а не в местах размножения белошекой казарки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Между популяциями белолобой казарки и белолобого гуся о-ва Колгуев в репродуктивный период не обнаружено существенной дифференциации как по количественному соотношению кормов, так и по их составу. Поэтому конкуренция между ними за ограниченные кормовые ресурсы на острове неизбежна. Оценивая количественно избирательность питания, которая выражается в увеличении не только качества пищи, но и энергетических затрат на ее добывание, можно сопоставить эти виды по конкурентному потенциалу. Несмотря на большую избирательность в питании белолобого гуся в начале периода размножения, к концу этого периода более избирательным фитофагом становится белолобая казарка. В итоге ее следует признать менее эффективным потребителем общих трофических ресурсов, т.е. исходно более слабым конкурентом.

Описанное соотношение изученных видов по избирательности соответствует уровням их морфофизиологической адаптации к фитофагии. Поэтому нет оснований ожидать в краткосрочной перспективе изменений соотношения конкурентных потенциалов белолобой казарки и белолобого гуся в период размножения на о-ве Колгуев, например в зависимости от условий среды, в том числе от климатического и/или антропогенного влияния. Однако ускоренный рост характерен для популяции белолобой казарки, тогда как популяция белолобого гуся, хотя и многочисленна, но не увеличивается.

В конечном счете различия в популяционных трендах этих видов на о-ве Колгуев, а также, вероятно, в их мировых популяционных трендах нельзя связывать с разделом трофических ресурсов, как во многих других сообществах арктических травоядных. Более последовательно эти различия объясняются климатическими изменениями и активностью человека далеко за пределами репродуктивного ареала.

Работа финансирована по госзаданию МИНОБРНАУКИ РФ (тема № 121031000153-7 “Современные и позднплейстоценовые сообщества позвоночных животных Восточной Азии”). Выражаем благодарность Э.М. Зайнагутдиновой, участвовавшей в сборе материала.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

Все исследования выполнены без непосредственного контакта с животными и при соблюдении этических норм. Люди и животные в качестве экспериментальных объектов не использованы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Davidson S.C., Bohrer G., Gurarie E. et al. Ecological insights from three decades of animal movement track-

ing across a changing Arctic // *Science*. 2020. V. 370. P. 712–715.

<https://doi.org/10.1126/science.abb7080>

2. Ims R.A., Fuglei E. Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change // *BioScience*. 2005. V. 55. P. 311–322.
3. Battisti D.S., Naylor R.L. Historical warnings of future food insecurity with unprecedented seasonal heat // *Science*. 2009. V. 323. P. 240–244.
4. Rantanen M., Karpechko A.Y., Lipponen A. et al. The Arctic has warmed nearly four times faster than the globe since 1979 // *Commun. Earth Environ.* 2022. V. 3. P. 168.
5. Кирющенко С.П. О трофических взаимоотношениях леммингов и растительности в тундровых экосистемах // *Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 96–108.
6. Gauthier G., Berteaux D., Bety J. et al. The tundra food web of Bylot Island in a changing climate and the role of exchanges between ecosystems // *Écoscience*. 2011. V. 18. P. 223–235. <https://doi.org/10.2980/18-3-3453>
7. Gauthier G., Bety J., Giroux J. et al. Trophic interactions in a high Arctic snow goose colony // *Integr. Compar. Biol.* 2004. V. 44. P. 119–129. <https://doi.org/10.1093/icb/44.2.119>
8. Gilg O., Kovacs K.M., Aars J. et al. Climate change and the ecology and evolution of Arctic vertebrates // *Ann. NYAS*. 2012. V. 1249. P. 166–190. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2011.06412.x>
9. Flemming S.A., Calvert A.M., Nol E. et al. Do hyperabundant Arctic-nesting geese pose a problem for sympatric species? // *Environment. Rev.* 2016. V. 24. P. 393–402. <https://doi.org/10.1139/er-2016-0007>
10. Розенфельд С.Б., Шереметьев И.С. Арктические гуси (*Anser*) и казарки (*Branta*) Евразии: анализ факторов динамики численности и ареалов // *Журн. общ. биол.* 2016. № 1. С. 16–37. [Rozenfeld S.B., Sheremetev I.S. Arctic geese (*Anser*) and brants (*Branta*) of Eurasia: an analysis of factors that control population dynamics and geographical ranges // *Biol. Bull. Rev.* 2016. V. 6. P. 436–455.] <https://doi.org/10.1134/S2079086416050078>
11. CAFF: A Global audit of the status and trends of Arctic and Northern Hemisphere goose population. Conservation of Arctic flora and fauna international secretariat. Akureyri, Iceland, 2018. 32 p.
12. Кондратьев А.В., Глазов П.М., Зайнагутдинова Э.М. и др. Современное состояние и динамика орнитофауны острова Колгуев // *Орнитология*. 2019. Т. 43. С. 24–44.
13. Михневич Ю. Северные олени Колгуева (URL: https://elementy.ru/kartinka_dnya/1203/Severnnye_oleni_Kolgueva; downloaded 27.10.2020).
14. Glazov P.M., Loshchagina J.A., Kondratyev A.V. et al. The long-term monitoring of bird populations on Kolguev Island in the Barents Sea // *Arctic*. 2021. V. 74. P. 23–40. <https://doi.org/10.14430/arctic73845>

15. Mooij J., Kruckenberg H., Kondratyev A. et al. Kolguev – Island of geese // *Goose Bull.* 2011. № 13. P. 24–33.
16. Кондратьев А.В., Зайнагутдинова Э.М., Круценберг Х. Современный статус и биология гусей на о-ве Колгуеве // *Казарка.* 2012. № 15(2). С. 31–71.
17. Розенфельд С.Б., Волков С.В., Рогова Н.В. и др. Влияние изменений условий гнездования в Арктике на экспансию российской популяции белошей казарки (*Branta leucopsis*) // *Зоол. журн.* 2021. Т. 100. № 5. С. 510–523. [Rosenfeld S.B., Volkov S.V., Rogova N.V. et al. The impact of changes in breeding conditions in the Arctic on the expansion of the Russian population of the barnacle goose (*Branta leucopsis*) // *Biol. Bull. RAS.* 2021. V. 48. P. 1528–1540.] <https://doi.org/10.1134/S1062359021090211>
18. Розенфельд С.Б., Шереметьев И.С. Питание и трофические связи белошей казарки (*Branta leucopsis*): характер использования тундровых и приморских местообитаний острова Колгуев // *Зоол. журн.* 2013. Т. 92. № 12. С. 1450–1462. [Rosenfeld S.B., Sheremetiev I.S. Barnacle goose (*Branta leucopsis*) feeding ecology and trophic relationships on Kolguev Island: The usage patterns of nutritional resources in tundra and seashore habitats // *Biol. Bull. Rev.* 2013. V. 41. P. 645–656.] <https://doi.org/10.1134/S106235901408007X>
19. Pokrovsky I., Ehrlich D., Ims R.A. et al. Rough-legged buzzards, arctic foxes and red foxes in a tundra ecosystem without rodents // *PLOS ONE.* 2015. V. 10. P. e0118740. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118740>
20. Ebbs B.S. The impact of hunting on mortality rates and spatial distribution of geese wintering in the Western Palearctic // *Ardea.* 1991. V. 79. P. 197–209.
21. Fox A.D., Madsen J., Boyd H. Effects of agricultural change on abundance, fitness components and distribution of two arctic-nesting goose populations // *Glob. Chan. Biol.* 2005. V. 11. P. 881–893. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00941.x>
22. Van Eerden M.R., Drent R.H., Stahl J. et al. Connecting seas: Western Palearctic continental flyway for water birds in the perspective of changing land use and climate // *Glob. Chan. Biol.* 2005. V. 11. P. 894–908. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00940.x>
23. Nolet B.A., Bauer S., Feige N. et al. Fluctuating lemming cycles reduce productivity and population size of a migratory Arctic goose species // *Anim. Ecol.* 2013. V. 82. P. 804–813. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12060>
24. Lameris T.K., Jochems F., van der Graaf A.J. et al. Forage plants of an Arctic-nesting herbivore show larger warming response in breeding than wintering grounds, potentially disrupting migration phenology // *Ecol. Evol.* 2017. V. 7. P. 2652–2660. <https://doi.org/10.1002/ece3.2859>
25. Hupp J.W., Ward D.H., Soto D.X. et al. Spring temperature, migration chronology, and nutrient allocation to eggs in three species of arctic-nesting geese: Implications for resilience to climate warming // *Glob. Chan. Biol.* 2018. V. 24. P. 5056–5071. <https://doi.org/10.1111/gcb.14418>
26. Belanger L., Bédard J. Responses of staging greater snow geese to human disturbance // *J. Wildlife Manage.* 1989. V. 53. P. 713–719. <https://doi.org/10.2307/3809202>
27. Meixell B.W., Flint P.L. Effects of industrial and investigator disturbance on Arctic-nesting geese // *J. Wildlife Manage.* 2017. V. 81. P. 1372–1385. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21312>
28. MacArthur R.H., Wilson E.O. The theory of island biogeography. Princeton: Princeton Univ. Press, 1967. 203 p.
29. Kanarek A.R., Lamberson R.H., Black J.M. An individual-based model for traditional foraging behavior: Investigating effects of environmental fluctuation // *Nat. Res. Model.* 2008. V. 21. P. 93–116. <https://doi.org/10.1111/j.1939-7445.2008.00002.x>
30. Розенфельд С.Б., Шереметьев И.С., Баранюк В.В. Трофические взаимодействия белого гуся и черной казарки в период размножения в аспекте популяционной динамики // *Экология.* 2021. № 6. С. 460–469. [Rosenfeld S.B., Sheremetiev I.S., Baranyuk V.V. Trophic interactions between snow goose and brant goose in the breeding time with regard to their population trends // *Russ. J. Ecol.* 2021. V. 52. P. 523–532.] <https://doi.org/10.1134/S1067413621060114>
31. Шереметьев И.С., Розенфельд С.Б., Баранюк В.В. Трофическая избирательность травоядных о. Врангеля и ее роль в круговороте вещества арктической экосистемы // *Сиб. экол. журн.* 2021. № 2. С. 174–186. [Sheremetiev I.S., Rosenfeld S.B., Baranyuk V.V. Herbivore diet selectivity and its influence over ecosystem recycling in Wrangel Island // *Contemp. Probl. Ecol.* 2021. V. 14. P. 138–148.] <https://doi.org/10.1134/S1995425521020104>
32. Owen M. An assessment of fecal analyses technique in waterfowl feeding studies // *J. Wildlife Manage.* 1975. V. 39. P. 271–279.
33. Розенфельд С.Б. Атлас микрофотографий кутикулярной структуры эпидермиса кормовых растений позвоночных фитофагов тундровой и степной зон Евразии. М.: КМК, 2011. 32 с.
34. Becking R. The Zürich-Montpellier school of phytosociology // *Bot. Rev.* 1957. V. 23. P. 411–488.
35. Barkman J.J., Doing H., Segal S. Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse // *Acta Bot. Neerl.* 1964. V. 13. P. 394–419.
36. Jacobs J. Quantitative measurement of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index // *Oecologia.* 1974. V. 14. P. 413–417.
37. TIBCO Software Inc.: Statistica 13. 2017. <http://statistica.io>
38. Flint P.L., Mallek E.J., King R.J. et al. Changes in abundance and spatial distribution of geese molting near Teshekpuk Lake, Alaska: interspecific competition or ecological change? // *Polar Biol.* 2008. V. 31. P. 549–556. <https://doi.org/10.1007/s00300-007-0386-8>
39. Шереметьев И.С., Розенфельд С.Б., Груздев А.П. Перекрывание трофических спектров жвачных, гусей и леммингов на о-ве Врангеля в летний период // *Экология.* 2017. № 6. С. 440–446. [Sheremetiev I.S., Rosenfeld S.B., Gruzdev A.P. Dietary overlap among ruminants, geese, and lemmings of Wrangel Island in summer // *Russ. J. Ecol.* 2017. V. 48. P. 532–538.] <https://doi.org/10.1134/S1067413617060091>

40. Bai J., Zhang H., Zhou H. et al. Winter coexistence in herbivorous waterbirds: Niche differentiation in a floodplain, Poyang Lake, China // *Ecol. Evol.* 2021. V. 11. P. 16835–16848. <https://doi.org/10.1002/ece3.8314>
41. Розенфельд С.Б. Питание казарок и гусей в Российской Арктике. М.: КМК, 2009. 236 с.
42. Сыроечковский Е.В. Пути адаптации гусеобразных трибы Anserini к обитанию в Арктике. М.: КМК, 2013. 297 с.
43. Drent R.H., Fox A.D., Stahl J. Travelling to breed // *J. Ornithol.* 2006. V. 147. P. 122–134. <https://doi.org/10.1007/s10336-006-0066-4>
44. Морозов В.В., Сыроечковский Е.Е. Материалы к познанию орнитофауны о-ва Колгуева // *Орнитология.* 2004. № 31. С. 9–50.
45. Kondratyev A., Zaynagutdinova E., Kruckenberg H. Barnacle goose *Branta leucopsis* abundance on Kolguev Island – current status and history of population growth // *Wildfowl.* 2013. V. 63. P. 56–71.
46. Розенфельд С.Б., Шереметьев И.С. Сравнительный анализ питания северного оленя (*Rangifer tarandus*), белолобого гуся (*Anser albifrons*) и черной казарки (*Branta bernicla*) на островах Белый и Шокальского (ЯНАО) // *Зоол. журн.* 2020. Т. 99. № 9. С. 1036–1046. [Rozenfeld S.B., Sheremetyev I.S. A Comparative analysis of the reindeer (*Rangifer tarandus*), the greater white-fronted goose (*Anser albifrons*), and the brant goose (*Branta bernicla*) diets on Belyi and Shokalskii Islands (Yamalo-Nenets Autonomous Okrug) // *Biol. Bull. RAS.* 2021. V. 48. P. 1094–1103.] <https://doi.org/10.1134/S1062359021070268>
47. Шварц Е.А. Сохранение биоразнообразия сообщества и экосистемы. М.: КМК, 2004. 112 с.
48. Лавриненко И.А., Лавриненко О.В., Добрынин Д.В. Многолетняя динамика и гибель растительности маршей Колоколковой губы Баренцева моря // *Раст. России.* 2012. № 21. С. 66–77.
49. Koffijberg K., Winden E., van Clausen P. The Netherlands as a winter refuge for light-bellied brent geese from 1991–2011 // *Wildfowl.* 2013. V. 3. P. 40–57.

ОСЕДЛЫЕ И НЕРЕЗИДЕНТЫ: СУТОЧНАЯ АКТИВНОСТЬ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В КОНТРАСТНЫХ БИОТОПАХ

© 2023 г. А. А. Калинин^а, *, Д. Ю. Александров^а

^аИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Россия 119071 Москва, ул. Вавилова, 34

*e-mail: bengan@yandex.ru

Поступила в редакцию 21.02.2023 г.

После доработки 29.03.2023 г.

Принята к публикации 11.04.2023 г.

Методом мечения с повторным отловом проведено сравнение суточной активности четырех массовых видов мелких млекопитающих лесной зоны в трех сильно различающихся по своим защитным свойствам биотопах. Линии живоловок были установлены в темнохвойном лесу, на травянистом склоне и вдоль каменистого пляжа по урезу воды на р. Илыч. Оценивали активность оседлых и нерезидентных особей с частотой проверок через 1.5 ч. В лесу для всех видов отмечена полифазная активность без выраженных максимумов, на открытом склоне максимум активности оседлых зверьков приходился на ночь, а на берегу отмечены только нерезидентные зверьки. Нерезидентная активность во всех биотопах смещена на ночное время, при этом в открытых биотопах период активности короче и больше связан с темным временем суток.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, суточная активность, нерезидентность, дисперсия, индивидуальное мечение

DOI: 10.31857/S0367059723050050, **EDN:** HKZQIT

Для многих видов мелких млекопитающих, как насекомоядных, так и грызунов, характерен полифазный цикл активности. Продолжительность светового дня является лишь одним из многих факторов, влияющих на распределение их активности в течение суток [1, 2]. Полифазная активность, особенно у мелких видов, связана с высокой скоростью метаболизма и представляет собой простой кратковременный цикл с регулярной периодичностью в несколько часов, определяемый сменой фаз голода–насыщения [3, 4]. Относительно равномерное распределение активности в течение суток, иногда с повышением в ночные часы, показано как для землероек–бурозубок [3, 5–8], так и для полевок [9, 10].

Выявлены половые и возрастные различия в двигательной активности животных, которые могут зависеть от численности популяции и фазы популяционного цикла [6] в разные сезоны при изменении таких условий окружающей среды, как температура и влажность [11–13]. Суточные циклы могут модифицироваться под воздействием межвидовых конкурентных отношений [7, 14, 15] или повышенного давления хищников [10, 16–18], а также при искусственной освещенности в ночное время [19–21]. Показано, что суточная активность может варьировать в различных местообитаниях [11, 14, 17, 18].

Большинство работ по бюджету времени выполнено в вольерных условиях на искусственно созданных группах животных. Для мелких млекопитающих изучение активности в природе с помощью различных датчиков затруднено в связи с их размерами и часто скрытым образом жизни. При исследованиях, проводимых в естественной среде, используют различные способы фиксации двигательной активности [22] или кормодобывающей деятельности [17], но наиболее распространенным способом являются отловы в различные промежутки времени [6, 8, 10] или с фиксированным моментом поимки [13, 18]. Использование методов мечения с повторным отловом позволяет проводить анализ суточной активности с учетом видовой принадлежности и половозрастных особенностей животных.

В природных популяциях наряду с оседлыми зверьками существует подвижная часть популяции. Животных, находящихся на территории своего домашнего участка, обычно рассматривают как оседлых, или “резидентов”, противопоставляя их особям, которые находятся по тем или иным причинам за пределами домашнего участка или не имеют его и которых предложено объединить под общим понятием “нерезиденты” [23]. Эта часть населения может быть равна или даже превышать количество оседлых особей [24]. По-

нятие “нерезидентность” объединяет такие явления, как собственно расселение (перемещение от места рождения), экскурсии (временные выходы за пределы индивидуального участка), переселение (переход с одного участка на другой) и перемещение без установления резидентности — номадность [25]. Обычно расселение определяют как движение особи от места рождения к месту воспроизводства (натальное расселение) или движение между последовательными местами воспроизводства (расселение после размножения или смена участка) [26, 27]. Таким образом, говоря о “нерезидентах”, мы имеем в виду любую особь, находящуюся за пределами своего домашнего участка, а под термином “расселение” подразумеваем именно переселенцев (*dispersers*), находящихся в процессе поиска или смены участка.

Двигательная активность мелких млекопитающих значительно повышается в ночное время [22], при этом именно в сумерках и ночью происходят дальние перемещения [28], только в ночное время расселяющиеся зверьки попадают в открытые биотопы и пересекают водные преграды [29]. Можно ожидать, что у оседлых и нерезидентных особей суточная активность будет различаться, и предполагается, что у нерезидентов активность смещена на темное время суток. В биотопах, значительно отличающихся по защитным и кормовым свойствам, динамика суточной активности как оседлых, так и нерезидентных зверьков может значительно модифицироваться. В данной работе мы оценивали динамику суточной активности оседлых и нерезидентов в трех контрастных по своим защитным свойствам биотопах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в верхнем течении р. Илыч в Печоро-Илычском государственном природном биосферном заповеднике на участке между впадением притоков Большая Ляга и Укью (62.6° с.ш., 58.9° в.д.) в августе 2018, 2020 и 2021 гг. Отловы проводили трапиковыми беспружинными живоловками [5, 30], которые позволяют отлавливать весь комплекс видов мелких млекопитающих, включая насекомоядных [31]. В качестве приманки использовали овсяные хлопья “Геркулес”, смоченные нерафинированным подсолнечным маслом. В каждую ловушку помещали несколько таких зерен. Живоловки расставляли в линию с расстоянием между ловушками 7.5 м.

Ловушки были расставлены тремя параллельными линиями по 50 шт. (рис. 1). Длина каждой линии 375 м. Линия “лес” расположена на первой надпойменной террасе в пихтово-еловом зелено-надпойменном лесу со значительной примесью кедра. Линия проложена вдоль опушки на расстоянии 3–8 м от края леса. Линия “склон” находилась на каменистом берегу, в весенний па-

водок во время ледохода полностью заливаемого водой. Склон покрыт травянистой растительностью с проективным покрытием 10–50% и отдельными куртинами ольховника кустарникового, ширина склона 4–10 м. Линия “пляж” выставлена вдоль уреза воды на открытом каменистом берегу. Этот участок берега лишен растительности, он периодически открывается только при низком уровне реки и неоднократно в течение лета при паводках затапливается. Ширина в разные годы и разных местах составляла 0.5–3 м. Таким образом, расстояние между крайними линиями “лес” и “берег” не превышало 20 м.

Эксперимент проводили между 7 и 19 августа в течение 3 лет по одной схеме: предварительное мечение в течение 8 дней по 2 проверки через 1.5 ч в светлое время (всего 16 проверок), затем суточные наблюдения в течение 2 сут с проверками через 1.5 ч, всего 32 проверки (16 проверок в сутки). Единицей учета было количество зарегистрированных зверьков на проверку для каждой линии. При исследовании суточной активности оценивали общее количество регистраций на всех проверках, проводимых в одно время. Во всех случаях в работе приводится астрономическое время, т.е. полночи соответствует 00 ч 00 мин. В период суточных наблюдений закат наступал в 20:08, а восход в 4:08, выделяли темное (6 проверок с 20:30 до 5:30) и светлое (10 проверок с 5:30 до 20:30) время. Сравнивали количество отловленных зверьков в соответствующие проверки за время суточных учетов.

Всего за время работ отмечено 260 особей (1493 поимок) 9 видов (табл. 1). Наиболее массовыми были красная (80 особей) и рыжая (46 особей) полевки, обыкновенная (66 особей) и средняя (44 особи) бурозубки — на эти виды приходится 98.3% регистраций и для них приводятся статистические данные.

Выделяли две группы зверьков — оседлые и нерезиденты. К “оседлым” относили зверьков, для которых получены неоднократные регистрации. Для отнесения к этой категории минимальное число регистраций составляло 2–3, если они территориально расположены рядом и разнесены во времени. В предварительном учете между такими регистрациями должны были пройти минимум сутки, а для суточных наблюдений — не менее трех проверок. К “нерезидентам” относили зверьков с единичными регистрациями или 2 поимки в последовательные проверки. В эту же категорию попадают зверьки с несколькими регистрациями, но со значительными перемещениями, превышающими размер индивидуального участка. В 5 случаях зверьков по формальным критериям сложно было отнести к той или иной категории, и их статус не был определен: обычно это зверьки с 2 поимками в соседние дни и неда-

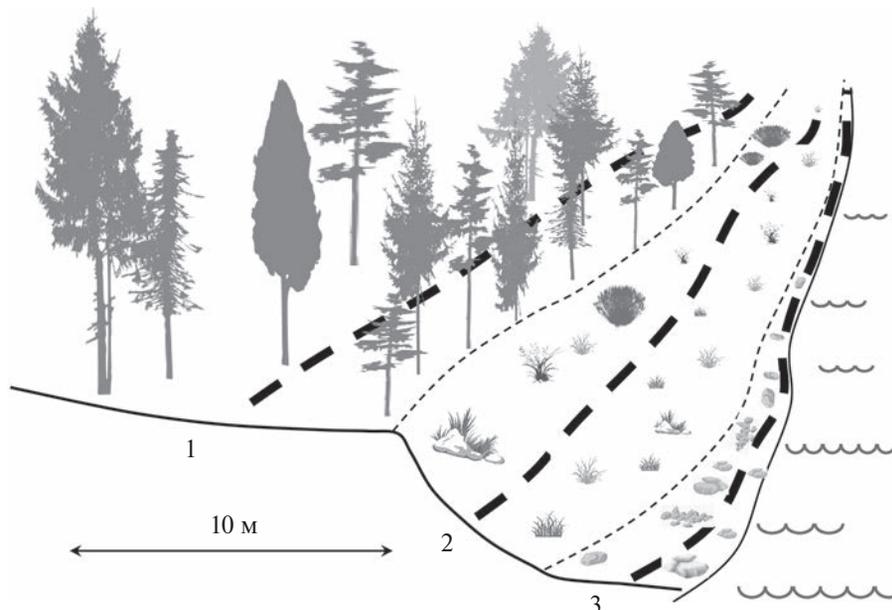


Рис. 1. Схема расположения учетных линий: 1 — лес; 2 — травянистый склон; 3 — каменистый пляж.

леко друг от друга. Статус определяли по всему объему данных. Если зверек в период предварительного мечения получил статус оседлого, но в период суточных наблюдений дал только одну поимку, его статус остается “оседлый”. В данной работе рассматриваются только видовые особенности суточной активности без учета пола и возраста зверьков.

Для сравнения активности в светлое и темное время суток использовали тест Манн-Уитни (Mann-Whitney U Test). Совпадение пиков активности различных видов в сообществе оценивали ранговой корреляцией Спирмана (R_s). Значение

среднего приводится с показателями стандартного отклонения ($\text{Mean} \pm \text{SD}$).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Суточная активность оседлых. Одной из основных трудностей при проведении мечения с повторным отловом является выявление оседлых особей, участки которых расположены в стороне от учетной линии или площадки. Такие зверьки при учетах дают единичные регистрации и без специальных расчетов [32, 33] невозможно отделить оседлых особей от нерезидентов, которые также дают единичные поимки. Увеличение про-

Таблица 1. Общее количество особей (над чертой) и регистраций (под чертой) мелких млекопитающих на учетных линиях за весь период работ

Вид	Оседлые	Нерезиденты	Статус не определен	Всего
Полевка рыжая (<i>Clethrionomys glareolus</i> Schreber, 1780)	28/285	17/20	1/2	46/307
Полевка красная (<i>Clethrionomys rutilus</i> Pallas, 1779)	43/738	34/35	3/6	80/579
Бурозубка обыкновенная (<i>Sorex araneus</i> L., 1758)	22/205	43/44	1/2	66/251
Бурозубка средняя (<i>Sorex caecutiens</i> Laxmann, 1788)	12/96	32/34	0/0	44/130
Полевка красно-серая (<i>Craseomys rufocanus</i> Sundevall, 1846)	0/0	2/2	0/0	2/2
Бурозубка равнозубая (<i>Sorex isodon</i> Turuv, 1924)	0/0	2/2	0/0	2/2
Бурозубка малая (<i>Sorex minutus</i> L., 1766)	1/3	16/16	0/0	17/19
Кутора обыкновенная (<i>Neomys fodiens</i> Pennant, 1771)	0/0	2/2	0/0	2/2
Лемминг лесной (<i>Myopus schisticolor</i> Lilljeborg., 1844)	0/0	21	0/0	1/1
Всего:	106/1327	149/156	5/10	260/1493

Таблица 2. Использование леса и травянистого склона оседлыми особями мелких млекопитающих за период суточных наблюдений (общее количество особей – над чертой, регистраций – под чертой)

Вид	Лес	Склон	Лес + склон	Всего
Полевка красная	21/239	0/0	21/301	42/540
Полевка рыжая	7/51	2/38	15/129	24/218
Бурозубка обыкновенная	8/44	3/22	8/87	19/153
Бурозубка средняя	9/64	0/0	2/8	11/72

должительности учетов позволяет выявлять оседлых зверьков, имеющих краевые участки.

Проведение предварительных учетов позволило более полно выявить оседлых особей во время суточных экспериментов. Всего за три года во время предварительных учетов было отмечено 80 оседлых особей всех видов, из них 6 в дальнейших суточных учетах не были зарегистрированы. Суточные учеты проводили на следующий день после окончания предварительного мечения. При этом в них было зарегистрировано 99 оседлых зверьков, из них 25 не регистрировали во время предварительного мечения. Такое увеличение регистрируемого числа оседлых на линиях мечения может быть связано как с увеличением числа проверок во время суточных наблюдений, что позволяет более полно выявлять оседлых зверьков с краевыми участками, так и со сменой состава населения. В августе происходило активное расселение и занятие новых участков расселяющимися зверьками, а также выход молодых зверьков, которые некоторое время держатся на материнском участке и регистрируются как оседлые. Например, в 2021 г. из 8 оседлых рыжих полевок, отмеченных только во время суточных наблюдений, 5 были молодыми зверьками весом менее 10 г.

В разные годы количество оседлых особей мелких млекопитающих, отмеченных на учетных линиях, существенно менялось. В 2018 г. отмечены 4 оседлых красных полевок, 5 рыжих полевок, 5 обыкновенных бурозубок, а средних бурозубок не обнаружено; в 2020 г. – 14, 4, 13 и 9 оседлых особей соответственно, а в 2021 г. – 25, 20, 4 и 3 особи. Все виды показали полифазную активность в течение суток. Оседлые зверьки всех четырех видов отмечены в лесу и на склоне. Количество зарегистрированных зверьков в соседние проверки могло значительно меняться, но не было выраженных пиков и спадов активности (рис. 2). На динамику активности могли влиять изменения погоды, особенно экстремальные показатели [34]. Резкие изменения температуры или осадки могли приводить к смещению показателей суточной активности, однако за весь период наблюдений такой реакции не было отмечено. Например, в 2018 г. на вторые сутки наблюдений температура к утру опускалась до 0°C, в 2020 г. в первые сутки на проверках 5:30–10:00 был дождь, а в 2021 г. на проверке 14:30

гроза. Такие изменения погоды значительно не сказались на динамике активности оседлого населения.

В лесу за все время наблюдений только у красной полевки в 2018 г. (самая низкая численность этого вида) зарегистрировано достоверное увеличение активности в ночное время. В темное время суток в среднем на проверку отмечено 2.5 ± 0.5 особи, а в светлое – 1.1 ± 0.6 ; различия по тесту Манн-Уитни достоверны ($U = 12.0, p < 0.001$). По объединенным данным за весь период наблюдений в лесу (рис. 3а) разница между активностью в светлое и темное время суток обнаружена только у обыкновенной бурозубки ($U = 11.5, p = 0.04$), причем в дневное время количество поимок на проверку за все 6 суток было больше (7.5 ± 2.0), чем в ночное (4.8 ± 2.3).

На открытом травянистом склоне отмечены оседлые особи всех четырех видов. Оседлых животных могли регистрировать только в лесу, только на склоне или отлавливать в обоих биотопах (табл. 2). В лесу для всех 4 видов обнаружено 91 оседлых, на склоне – 51, из них общих 46. Все 4 вида достоверно интенсивнее ($p < 0.001$) использовали опушку леса по сравнению с травянистым склоном (рис. 4). Таким образом, оседлое население всех четырех массовых видов мелких млекопитающих использовало не только территорию леса, примыкавшего к опушке, но и частично открытый травянистый склон с разреженной растительностью, при этом интенсивность использования склона была значительно ниже. При одинаковых ловчих усилиях на лес приходится 77% регистраций оседлых особей всех видов, а на склон 23%.

Отношение к травянистому склону у видов различалось. Оседлые особи с регистрациями только на склоне отмечены у рыжей полевки и обыкновенной бурозубки (см. табл. 2). Оседлых зверьков красной полевки и средней бурозубки отлавливали исключительно в лесу либо они совершали выходы на склон. Различалась и доля активности разных видов в лесу и на склоне. Если при учетах в лесу на долю красной полевки приходилось 58% регистраций всех оседлых зверьков, то на склоне ее доля составила только 44%, а также уменьшилась доля активности на склоне средней бурозубки – с 9% в лесу до 2%. Соответственно на склоне увеличилась доля активности,

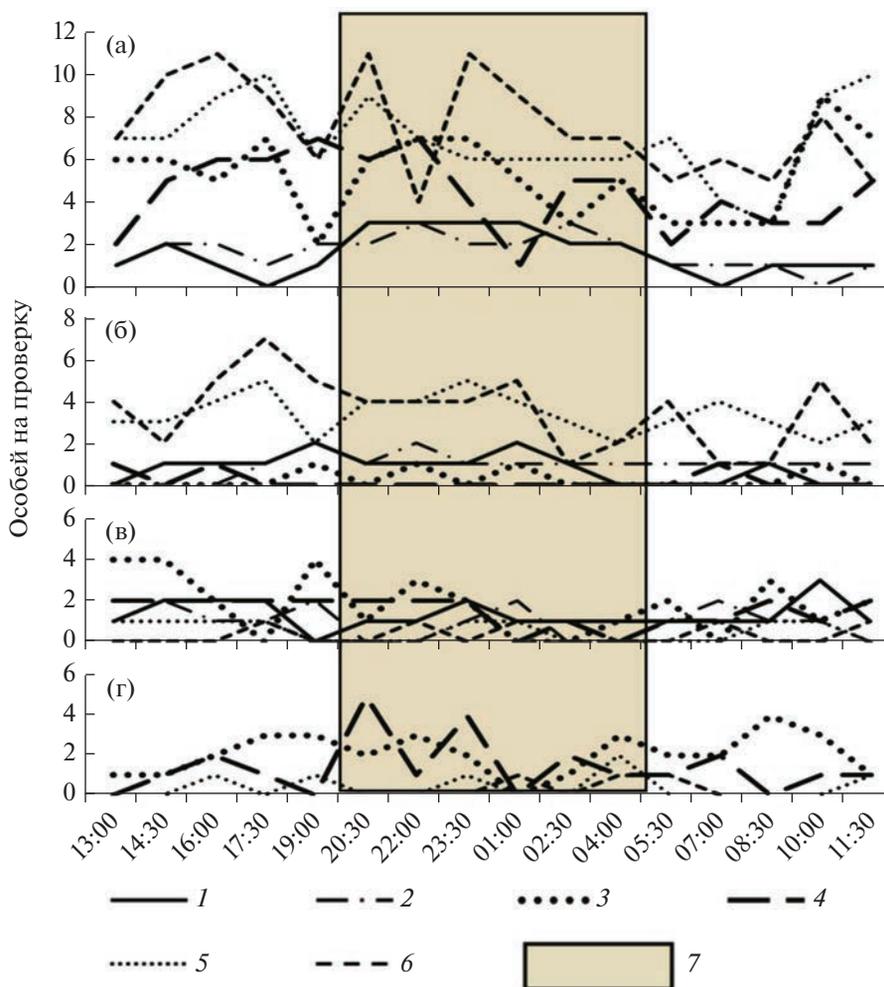


Рис. 2. Активность оседлых зверьков (особей на проверку) в лесу в разные сутки учетов: а – красная полевка, б – рыжая полевка, в – обыкновенная бурозубка, г – средняя бурозубка; 1 – 2018 г., 1-е сутки; 2 – 2018 г., 2-е сутки; 3 – 2020 г., 1-е сутки; 4 – 2020 г., 2-е сутки; 5 – 2021 г., 1-е сутки; 6 – 2021 г., 2-е сутки; 7 – темное время суток.

приходящейся на рыжую полевку, – с 19 до 32% и обыкновенную бурозубку – с 14 до 22%.

В учетах на склоне общий максимум активности приходится на ночное время (рис. 3б). Всего за 6 суток на проверку поймано в темное время 21.2 ± 3.0 , а в светлое – 9.8 ± 3.6 оседлых особей всех видов ($U = 0.0, p < 0.001$). У всех видов зарегистрирована более высокая активность в ночное время, при этом у красной полевки, рыжей полевки и средней бурозубки различия достоверны ($U = 0.0, p = 0.001$; $U = 7, p = 0.01$; $U = 10, p = 0.004$ соответственно), а у обыкновенной бурозубки близки к принятому уровню достоверности ($U = 14.5, p = 0.08$).

На каменистом пляже вдоль уреза воды оседлых зверьков не регистрировали. Отмечена только одна особь обыкновенной бурозубки – 8 поимок на склоне и 1 регистрация на берегу. Этот зверек встречался только во время суточных наблюдений: впервые появился днем на склоне,

вторая поимка на берегу и далее отмечен только на склоне. Видимо, при появлении на берегу данный зверек еще не был оседлым, находился в процессе поиска участка, но по формальным критериям, принятым в данной работе, мы отнесли его к оседлым. Таким образом, оседлые особи четырех массовых видов мелких млекопитающих отмечены в лесу и на травянистом склоне, при этом лесной биотоп использовался в среднем в 3.3 раза интенсивнее. Различался в этих двух соседних биотопах и характер суточной активности зверьков: в закрытом биотопе (лесу) для всех видов отмечена полифазная активность без выраженных максимумов, в то время как на открытом склоне максимум активности оседлых зверьков приходился на темное время суток.

Суточная активность нерезидентов. За весь период суточных наблюдений на всех трех линиях отмечено 14 особей рыжей полевки, 22 особи красной полевки, 38 особей обыкновенной бурозубки.

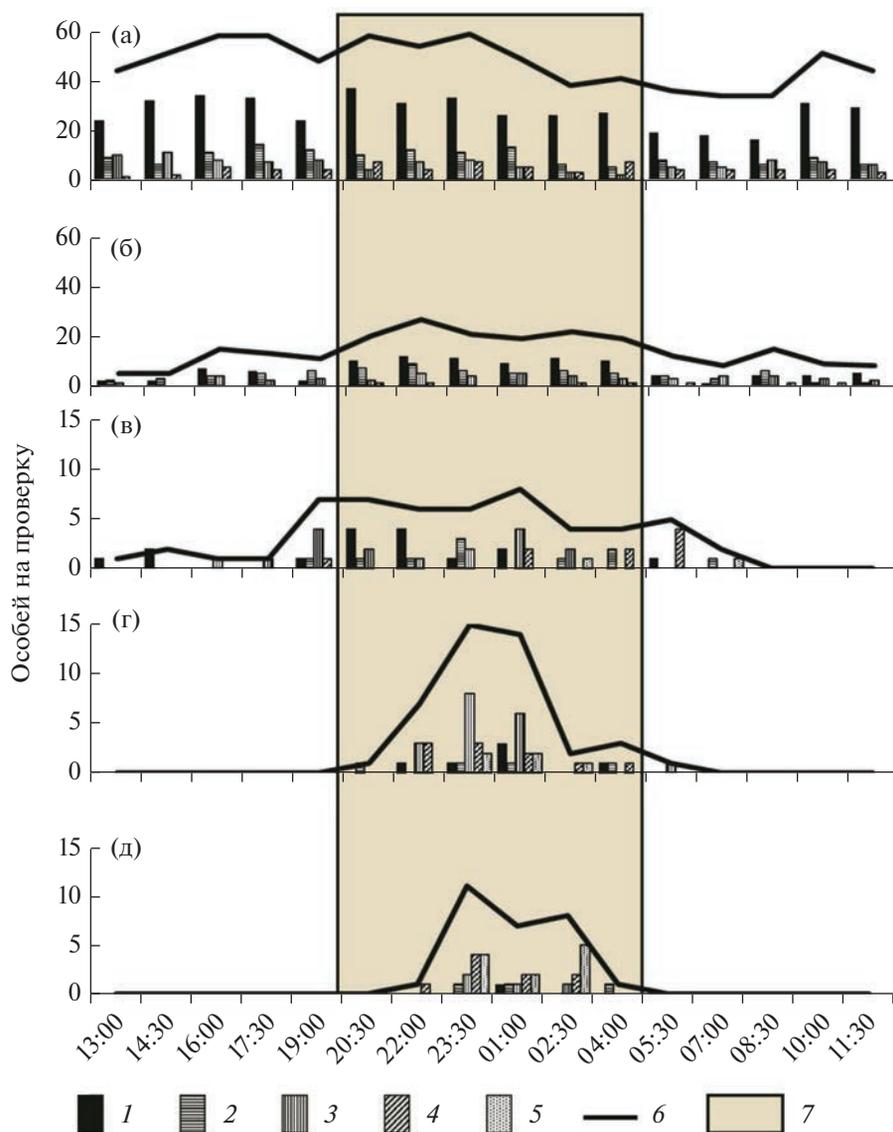


Рис. 3. Суточная активность (особей на проверку) оседлых и нерезидентных особей мелких млекопитающих в различных биотопах за все суточные наблюдения: а – оседлые в лесу, б – оседлые на склоне, в – нерезиденты в лесу, г – нерезиденты на склоне, д – нерезиденты на берегу; 1 – красная полевка, 2 – рыжая полевка, 3 – обыкновенная бурозубка, 4 – средняя бурозубка, 5 – прочие виды, 6 – общее количество, 7 – темное время суток.

зубки и 26 особей средней бурозубки, отнесенных нами к категории “нерезиденты”. Кроме того, на линиях зарегистрировано еще 19 нерезидентных зверьков других видов, среди которых 12 были маленькими бурозубками. Необходимо отметить, что за все время работы встречен только один оседлый зверек этого вида. Больше всего нерезидентов было в лесу – 53, на склоне зарегистрировано 44, а на берегу по урезу воды 26 нерезидентных особей всех видов.

Активность нерезидентов приходилась преимущественно на ночное время (рис. 3в–д) у всех видов и во всех биотопах. Самый короткий период нерезидентной активности наблюдался на ка-

менистом пляже вдоль уреза воды (рис. 3д). На пляже отмечены только нерезидентные особи и исключительно в темное время, общая активность (особей всех видов на проверку за 6 сут) ночью составила 4.7 ± 4.6 , а в светлое время суток на берегу их не отлавливали ($U = 5, p = 0.007$). На травянистом склоне с разреженной растительностью активность нерезидентов продолжалась более длительное время (рис. 3г) – в течение всей ночи, а отдельные зверьки отловлены в сумерках. Ночью в этом биотопе активность нерезидентов составила 5.8 ± 4.7 особи, а в светлое время – 0.1 ± 0.3 ($U = 0.5, p = 0.001$). Для закрытого биотопа – темнохвойный лес вдоль опушки, характер-

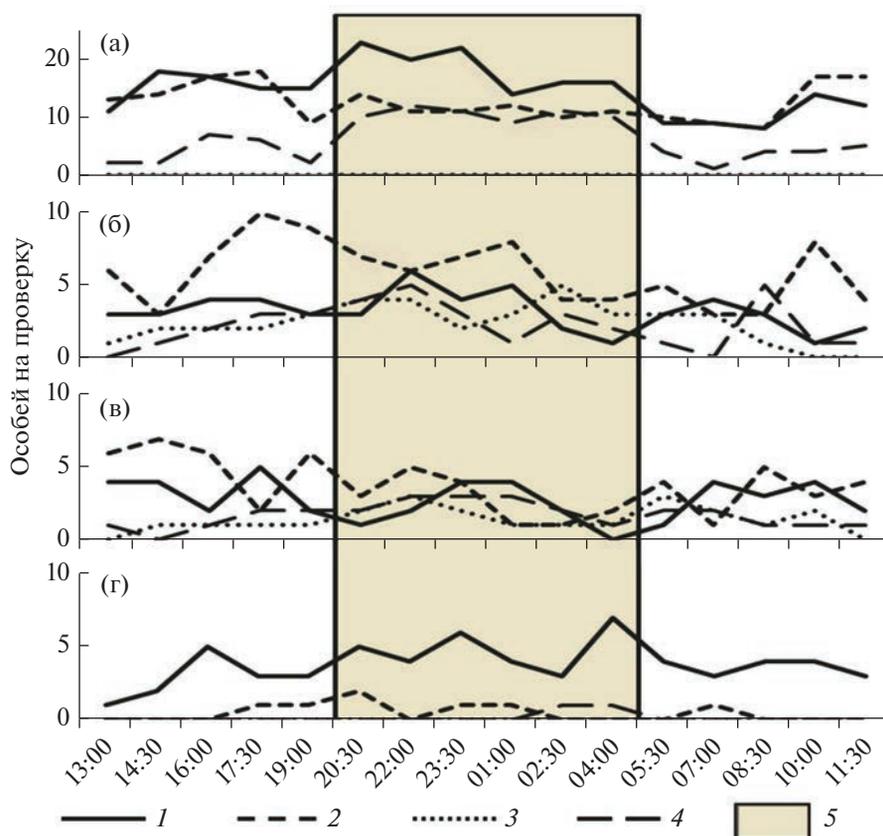


Рис. 4. Распределение активности (особей на проверку) оседлых особей в лесу и на открытом склоне за все суточные наблюдения: а – красная полевка, б – рыжая полевка, в – обыкновенная бурозубка, г – средняя бурозубка; 1 – лес, зверьки отмечены только в этом биотопе; 2 – лес, зверьки, отмечаемые и в лесу, и на склоне; 3 – на склоне, зверьки отмечены только в этом биотопе; 4 – на склоне, зверьки, отмечаемые и в лесу, и на склоне; 5 – темное время суток.

на преимущественно ночная активность нерезидентов (рис. 3в) – 6.0 ± 1.7 особи на проверку за 6 сут. Значительное количество нерезидентов в этом биотопе отлавливали также в вечерние и утренние проверки, наблюдались они и в течение всего дня – в среднем в светлое время отмечено 1.9 ± 2.3 особи ($U = 6.5, p = 0.01$). Нерезидентная активность во всех биотопах смещена на ночное время, при этом в открытых биотопах период активности короче и больше связан с темным временем суток.

Взаимодействие видов. Одной из причин расхождения суточных ритмов в сообществе мелких млекопитающих могут быть межвидовые конкурентные отношения [7, 14, 15]. В этом случае активность подчиненных видов сдвигается на периоды с минимальной активностью доминирующих и можно ожидать отрицательные корреляционные связи времени активности в таких парах. При используемом нами режиме проверок (через 1.5 ч) среди оседлых зверьков ни на опушке, ни на склоне значимых корреляций не получено. Не отмечено значимых корреляций и у нерезидентов на опушке, в то же время обнаружены положи-

тельные корреляции активности нерезидентов на склоне в 2020 г. в парах рыжая полевка – обыкновенная бурозубка ($R_s = 0.52, t = 3.4, p = 0.002$), рыжая полевка – средняя бурозубка ($R_s = 0.43, t = 2.6, p = 0.014$) и в том же году на пляже в паре обыкновенная бурозубка – средняя бурозубка ($R_s = 0.56, t = 3.7, p = 0.001$). Наличие такой положительной корреляции связано с исключительно ночной нерезидентной активностью различных видов в открытых биотопах.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Учетные линии в нашем эксперименте располагали на таком расстоянии, чтобы размеры домашних участков оседлых зверьков были больше расстояния между крайними линиями. Дистанция между линиями “лес” и “берег” в зависимости от рельефа составляла 8–18 м. Участки оседлых особей у зверьков, имеющих более 8 регистраций, оцененные по крайним точкам, составили у красной полевки 43.1 ± 18.3 м, у рыжей полевки – 47.8 ± 22.7 м, у обыкновенной бурозубки – 50.0 ± 24.5 м, а у средней бурозубки –

52.5 ± 6.1 м. Тем не менее временный пляж не входил в территорию, используемую оседлыми зверьками. Каменистые пляжи появляются на короткое время и периодически в течение лета несколько раз затапливаются во время подъема воды после дождей. Оседлые животные, несмотря на то, что их участки находятся в непосредственной близости от уреза воды, ни разу за все время наблюдений не выходили на открытые участки берега, и здесь встречены исключительно нерезидентные особи. Из всех видов, регистрируемых во время учетов на пляже, постоянно встречаться может только кутора обыкновенная. Хотя в период работ постоянного населения этого вида на берегу не было, но в другие годы кутору регулярно отлавливали по урезу воды.

В отличие от пляжа склон затапливается только один раз в год, во время весеннего половодья. На склоне имеется разреженная травянистая растительность и отдельные группы кустарников, отсутствует постоянная норовая система. На склоне не выявлено специфических видов, населяющих только этот биотоп. Оседлое население, встречающееся на склоне, в значительной степени связано с прилегающим лесным массивом — здесь регистрировали оседлых зверьков четырех основных видов. Наиболее связанными с лесом были красные полевки и средние бурозубки — лишь часть оседлых зверьков выходила из леса на травянистый склон. Рыжие полевки и обыкновенные бурозубки использовали склон значительно активнее — у этих видов были оседлые особи, отмеченные исключительно на склоне, а среди оседлых зверьков, имевших участок внутри леса, большую часть отмечали также на склоне.

Для оседлых зверьков, как и ожидалось, отмечена полифазная активность [3, 6, 9, 10], при этом в лесу обычно не было разницы между уровнем дневной и ночной активности. На открытом склоне у всех видов максимальная активность приходилась на темное время суток. Обычно смещение активности на ночное время в открытых биотопах связывают с их более низкими защитными свойствами и, как следствие, возрастающим риском хищничества [10, 17, 18]. Кроме того, мелкие млекопитающие лесной зоны, ведущие скрытый образ жизни, могут избегать открытых участков при ярком дневном свете и использовать их только в ночное время.

В отличие от оседлых животных пик активности нерезидентов во всех биотопах приходился на темное время суток. В открытых биотопах период активности сокращается, что может быть обусловлено лучшей освещенностью травянистого склона и, особенно, открытого пляжа. У многих видов увеличение освещенности приводило к снижению активности [19–21]. Могут сказываться и более низкие защитные свойства биотопа.

Полевки (*Microtus arvalis*) на скошенной и нескошенной траве по-разному кормились в дневное и ночное время, что связывали с риском хищничества [17].

Вдоль уреза воды отмечено большинство видов мелких млекопитающих, характерных для региона северной тайги [29]. Попадая на берег, расселяющиеся зверьки могут некоторое время передвигаться вдоль уреза воды, прежде чем начинают форсировать водную преграду, или возвращаются обратно в лесной массив [29, 35]. Необходимо отметить, что на берегу мы отлавливаем только расселяющихся особей — дальних переселенцев, в то время как в лесу и на склоне могут встречаться все случаи нерезидентности, включая временные ознакомительные выходы со своих домашних участков. Можно было ожидать, что у оседлых зверьков, участки которых находятся вблизи берега, будут единичные ознакомительные выходы на береговую полосу, но за все время работ мы этого не наблюдали.

Как и у оседлых особей, количество регистраций нерезидентных зверьков при одинаковых ловчих усилиях снижалось от опушки леса к открытому берегу. Ранее было показано [29], что в глубине леса нерезидентов отмечается больше, чем на берегу. Необходимо учитывать, что количество регистраций нерезидентных особей зависит не столько от их плотности, сколько от подвижности. При высокой подвижности территорию посещает значительно больше зверьков, чем если бы они оставались на одном месте, что соответствует понятию динамической плотности популяции [36]. Плотность зверьков, т.е. количество особей на единицу площади, по крайней мере внутри лесного массива, в течение суток не может существенно меняться. Рост количества регистраций нерезидентов в темное время связан с повышением их двигательной активности, и соответственно на учетные линии за единицу времени попадает больше зверьков. Можно предположить, что в дневное время нерезиденты остаются на одном месте, совершая лишь незначительные перемещения в поисках корма, т.е. ведут себя как оседлые зверьки, и вероятность попадания их в ловушки зависит только от присутствия в точке отлова. Такие особенности поведения позволяют получить количественные данные о “моментальной” плотности нерезидентов [37]. Увеличение двигательной активности нерезидентной части популяции мелких млекопитающих в ночное время [22], в том числе дальних перемещений [28], и связанное с ним пересечение водных преград [29] приводят к появлению в темное время суток иногда значительного количества зверьков различных видов в биотопах, в которых оседлое население может вообще отсутствовать.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Динамика суточной активности мелких млекопитающих может изменяться в широких пределах в зависимости от условий среды. При этом двигательная активность оседлых особей, находящихся на своем домашнем участке, и нерезидентов существенно различается. Для разных видов мелких млекопитающих лесной зоны отмечены изменения суточной активности в биотопах с разной степенью защищенности. Оседлые особи, при общей полифазной активности, открытые биотопы использовали преимущественно в темное время суток, избегая такие наиболее экстремальные участки, как открытые пляжи. В то же время для нерезидентных зверьков характерна преимущественно ночная активность, связанная со степенью открытости биотопов. В открытых биотопах нерезидентная активность фиксировалась исключительно в темное время суток, при этом зверьки в значительном количестве посещали территории, где не встречалось оседлое население.

Предполагается, что уровень двигательной активности нерезидентных зверьков связан с уровнем освещенности. В темновойном лесу, где сумерки наступают раньше, нерезидентная активность продолжается дольше. Отмечаемая во многих исследованиях преимущественно ночная активность мелких млекопитающих может быть связана не с ростом активности постоянно обитающих на данной территории оседлых зверьков, а с увеличением подвижности и соответственно количества регистраций перемещающейся нерезидентной части популяции.

Работа выполнена в рамках Государственного задания № АААА-А18-118042490060-1.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов и подтверждают, что в работе с животными соблюдались применяемые этические нормы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ashby K.R. Patterns of daily activity in mammals // *Mammal Rev.* 1972. V. 1. № 7–8. P. 171–185. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1972.tb00088.x>
2. Roll U., Dayan T., Kronfeld-Schor N. On the role of phylogeny in determining activity patterns of rodents // *Evolutionary Ecology.* 2006. V. 20. № 5. P. 479–490. <http://www.dx.doi.org/10.1007/s10682-006-0015-y>
3. Saarikko J., Hanski I. Timing of rest and sleep in foraging shrews // *Animal Behaviour.* 1990. V. 40. № 5. P. 861–869. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80987-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80987-X)
4. Halle S. Polyphasic activity patterns in small mammals // *Folia Primatologica.* 2006. V. 77. № 1–2. P. 15–26. <https://doi.org/10.1159/000089693>
5. Щипанов Н.А., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю. и др. К методике изучения использования пространства землеройками-бурозубками // *Зоол. журн.* 2000. Т. 79. Вып. 3. С. 362–371.
6. Ивантер Э.В., Макаров А.М. Суточная активность и подвижность обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) // *Экология.* 2002. № 4. С. 298–303. [Ivanter E.V., Makarov A.M. Daily activity and mobility of the common shrew (*Sorex araneus* L.) // *Russ. J. of Ecology.* 2002. V. 33. № 4. P. 280–285.] <https://doi.org/10.1023/A:1016224522263>
7. Сергеев В.Е., Лучникова Е.М. Этолого-биоритмологические факторы организации сообществ землероек // *Сиб. экол. журн.* 2002. Т. 9. № 6. С. 785–790.
8. Rychlik L. Overlap of temporal niches among four sympatric species of shrews // *Acta Theriol.* 2005. V. 50. № 2. P. 175–188.
9. Tavernier R.J., Largen A.L., Bult-Ito A. Circadian organization of a subarctic rodent, the northern red-backed vole (*Clethrionomys rutilus*) // *J. of Biological Rhythms.* 2004. V. 19. № 3. P. 238–247. <https://doi.org/10.1177/0748730404264200>
10. Gliwicz J., Dąbrowski M.J. Ecological factors affecting the diel activity of voles in a multi-species community // *Annales Zoologici Fennici.* 2008. V. 45. № 4. P. 242–247. <https://doi.org/10.5735/086.045.0401>
11. Wasserberg G.P., Kotler B., Abramsky Z. The role of site, habitat, seasonality and competition in determining the nightly activity patterns of psammophilic gerbils in a centrifugally organized community // *Oikos.* 2006. V. 112. № 3. P. 573–579. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14302.x>
12. Pita R., Mira A., Beja P. Circadian activity rhythms in relation to season, sex and interspecific interactions in two Mediterranean voles // *Animal Behaviour.* 2011. V. 81. № 5. P. 1023–1030. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.02.007>
13. Shuai L.Y., Ren C.L., Cao C. et al. Shifts in activity patterns of *Microtus gregalis*: a role of competition or temperature? // *J. of Mammalogy.* 2014. V. 95. № 5. P. 960–967. <https://doi.org/10.1644/13-MAMM-A-303>
14. Ziv Y., Abramsky Z., Kotler B.P. et al. Interference competition and temporal and habitat partitioning in two gerbil species // *Oikos.* 1993. V. 66. № 2. P. 237–246. <https://doi.org/10.2307/3544810>
15. Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Осипова О.В. Влияние внутри- и межвидовой конкуренции на суточную активность обыкновенной (*Microtus arvalis*) и восточно-европейской (*Microtus rossiaemeridionalis*) полевок в условиях эксперимента // *Экология.* 2009. № 1. С. 60–65. [Tikhonov I.A., Tikhonova G.N., Osipova O.V. Influence of intra- and interspecific competition on daily activity of common (*Microtus arvalis*) and east European (*Microtus rossiaemeridionalis*) voles in experiments // *Russ. J. of Ecology.* 2009. V. 40. № 1. P. 55–60.] <https://doi.org/10.1134/S1067413609010093>
16. Fenn M.G.P., Macdonald D.W. Use of middens by red foxes: risk reverses rhythms of rats // *J. of Mammalogy.* 1995. V. 76. № 1. P. 130–136. <https://doi.org/10.2307/1382321>
17. Jacob J., Brown J.S. Microhabitat use, giving-up densities and temporal activity as short- and long-term anti-

- predator behaviors in common voles // *Oikos*. 2000. V. 91. № 1. P. 131–138.
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.910112.x>
18. Connolly B.M., Orrock J.L. Habitat-specific capture timing of deer mice (*Peromyscus maniculatus*) suggests that predators structure temporal activity of prey // *Ethology*. 2018. V. 124. № 2. P. 105–112.
<https://doi.org/10.1111/eth.12708>
 19. Paise G., Vieira E.M. Daily activity of a neotropical rodent (*Oxymycterus nasutus*): seasonal changes and influence of environmental factors // *J. of Mammalogy*. 2006. V. 87. № 4. P. 733–739.
<https://doi.org/10.1644/05-MAMM-A-158R5.1>
 20. Rotics S., Dayan T., Kronfeld-Schor N. Effect of artificial night lighting on temporally partitioned spiny mice // *J. of Mammalogy*. 2011. V. 92. № 1. P. 159–168.
<https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-112.1>
 21. Hoffmann J., Palme R., Eccard J.A. Long-term dim light during nighttime changes activity patterns and space use in experimental small mammal populations // *Environmental Pollution*. 2018. V. 238. P. 844–851.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.03.107>
 22. Meijer J.H., Robbers Y. Wheel running in the wild. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2014. 281(1786):20140210.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0210>
 23. Щипанов Н.А., Купцов А.В. Нерезидентность у мелких млекопитающих и ее роль в функционировании популяции // *Успехи соврем. биол.* 2004. Вып. 124. № 1. С. 28–43.
 24. Щипанов Н.А., Купцов А.В., Калинин А.А. и др. Коноуса и живоловки ловят разных землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) // *Зоол. журн.* 2003. Т. 82. Вып. 10. С. 1258–1265.
 25. Щипанов Н.А., Купцов А.В., Демидова Т.Б. и др. Нерезидентность и расселение у обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus*, Insectivora) // *Зоол. журн.* 2008. Т. 87. Вып. 3. С. 331–343.
 26. Greenwood P.J. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals // *Animal behaviour*. 1980. V. 28. № 4. P. 1140–1162.
[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80103-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80103-5)
 27. Matthysen E. Density-dependent dispersal in birds and mammals // *Ecography*. 2005. V. 28. № 3. P. 403–416.
 28. Григоркина Е.Б., Оленев Г.В. Дальние перемещения малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis*, Muridae): скорость и дистанция, выявленные при групповом мечении // *Зоол. журн.* 2022. Т. 101. Вып. 11. С. 1300–1304.
<https://doi.org/10.31857/S0044513422110046>
 29. Калинин А.А. Преодоление водных преград мелкими млекопитающими лесной зоны (количественные характеристики) // *Зоол. журн.* 2022. Т. 101. Вып. 4. С. 461–470. [Kalinin A.A. The traversing of water barriers by small mammals of the forest zone: quantitative characteristics // *Biol. Bull.* 2022. V. 49. № 9. P. 1543–1551.]
<https://doi.org/10.31857/S0044513422020040>
 30. Щипанов Н.А. К экологии малой белозубки (*Crocidura suaveolens*) // *Зоол. журн.* 1986. Т. 66. Вып. 7. С. 1051–1060.
 31. Щипанов Н.А., Литвинов Ю.Н., Шефтель Б.И. Экспресс-метод оценки локального биологического разнообразия сообщества мелких млекопитающих // *Сиб. экол. журн.* 2008. Т. 15. № 5. С. 783–791.
 32. Калинин А.А. Оседлая и нерезидентная составляющая численности массовых видов мелких млекопитающих по данным учета на линиях живоловок // *Зоол. журн.* 2012. Т. 91. Вып. 6. С. 759–768.
 33. Щипанов Н.А. Мечение на линиях живоловок для мониторинга мелких млекопитающих. Способы расчета популяционной плотности и индексов нерезидентности // *Зоол. журн.* 2020. Т. 99. Вып. 9. С. 1062–1076.
<https://doi.org/10.31857/S0044513420090159>
 34. Олейниченко В.Ю., Калинин А.А., Купцов А.В. и др. Колебания активности мелких млекопитающих: погодные факторы или случайные процессы? // *Бюл. МОИП.* 2018. Т. 123. Вып. 6. С. 22–30.
 35. Hanski I., Peltonen A. Island colonization and peninsulas // *Oikos*. 1988. V. 51. P. 105–106.
<https://doi.org/10.2307/3565813>
 36. Ралль Ю.М. Динамическая плотность грызунов и некоторые методы ее изучения // *Бюл. МОИП.* 1945. Т. 50. Вып. 5–6. С. 62–64.
 37. Калинин А.А. Плотность оседлого и нерезидентного населения мелких лесных млекопитающих // *Зоол. журн.* 2023. Т. 102. Вып. 1. С. 106–114.

ПОТЕНЦИАЛ ПРИМЕНЕНИЯ ПАРАМЕТРА BLUE INTENSITY ДЛЯ ОЦЕНКИ КЛИМАТИЧЕСКОГО ОТКЛИКА РАДИАЛЬНОГО ПРИРОСТА ДЕРЕВЬЕВ НА ПОЛУОСТРОВЕ КРЫМ

© 2023 г. А. В. Комарова^{a, c}, В. В. Кукарских^{a, d}, М. О. Бубнов^a, Н. М. Дэви^{a, b, *}

^aИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202/3

^bКазанский федеральный университет, Россия 420008 Казань, ул. Кремлевская, 18

^cУральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина,
Россия 620002 Екатеринбург, ул. Мира, 19

^dСибирский федеральный университет, Россия 660041 Красноярск, просп. Свободный, 79

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

Поступила в редакцию 25.01.2023 г.

После доработки 26.05.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

Представлены результаты оценки климатического сигнала, содержащегося в ширине годовых колец, и показателя оптической плотности древесины (Blue Intensity) родственных видов сосен — черной (*Pinus nigra* Arnold) и пицундской (*Pinus brutia* Ten), произрастающих на южном побережье полуострова Крым. Показано влияние накопительного эффекта недостатка влаги на радиальный рост и процессы лигнификации поздней древесины изученных видов хвойных. Выявлена специфическая реакция *P. nigra* в высокогорных районах на условия продолжительной засухи. Продемонстрирована перспективность применения показателя Blue Intensity для дендроклиматических исследований на территории полуострова Крым.

Ключевые слова: климатический отклик, радиальный прирост, Blue Intensity, *Pinus nigra*, *Pinus brutia*, полуостров Крым

DOI: 10.31857/S0367059723050062, **EDN:** WWGFFU

Изучение климатического отклика ширины годовых колец деревьев является классическим методом в дендроклиматологии [1, 2]. Однако в некоторых случаях более стабильные и сильные связи с климатическими переменными позволяют получить данные об изменении таких параметров годовых колец, как изотопный состав [3–5], рентгеновская [6, 7] и оптическая плотность древесины Blue Intensity (BI) [8–10]. Метод BI основан на измерении интенсивности отраженного видимого синего света от поверхности древесины в связи со способностью лигнина поглощать свет в ультрафиолетовой части спектра в большей степени, чем другие структурные компоненты древесины [11–13], т.е. чем выше степень отраженного синего света, тем менее плотная (т.е. менее лигнифицированная) древесина. BI отражает также количество целлюлозы и гемицеллюлозы, которые являются сопутствующими компонентами лигнина в клеточных стенках трахеид [14, 15].

Хотя параметр BI отражает только относительную плотность древесины, существует ряд исследований, доказывающих эффективность приме-

нения BI наравне с рентгеновской денситометрией [9, 10, 16, 17]. Чаще всего параметр BI определяют для поздней древесины, у которой толщина клеточных стенок, содержание лигнина, целлюлозы и гемицеллюлозы максимальны в годовом кольце. Однако наличие заболони и ядра, различных поражений древесины, а следовательно, и отклонений в цвете этих структурных элементов, которые невозможно полностью устранить кипячением в этаноле или ацетоне, могут исказить измерения, основанные на отражательной способности древесины. Для исключения влияния подобных факторов используется параметр deltaBI (ΔBI), который рассчитывается путем вычитания значений оптической плотности ранней древесины (BI EW) из значений поздней (BI LW). Так как содержание остаточных веществ после экстракции одинаково во всем годовичном кольце, исключение значений ранней древесины позволяет оставить только доминирующий сигнал BI поздней древесины [16, 18].

В работе Гиндл с соавт. [19] была впервые показана связь между плотностью лигнина, измеренной с помощью УФ-фотомикрофотографии,

и температурой воздуха в конце вегетационного периода. Ряд экспериментов с другими длинами волн позволил установить, что различия между ранней и поздней древесиной увеличиваются в спектре от инфракрасного до ультрафиолетового, что связывают главным образом с тем, что свет с более короткой длиной волны лучше поглощается лигнином. Также была выявлена наиболее сильная корреляция значений максимальной плотности древесины именно с оптической плотностью в синем спектре [6, 8].

Измерение ВІ в основном используется для деревьев, произрастающих в высоких широтах и на верхней границе леса, где температура оказывает наибольшее влияние на рост по сравнению с другими параметрами климата [10, 20–23]. Несмотря на то, что данный метод зарекомендовал себя для анализа древесно-кольцевых хронологий, полученных для северных широт [10, 24–26], он также успешно используется при изучении роста деревьев в южных широтах [27, 28]. Большое количество работ выполнено в районах, где наблюдается недостаточное увлажнение, в частности на различных территориях Средиземноморья [29, 30]. Однако на схожей по своим климатическим параметрам территории полуострова Крым подобных работ не проводилось.

На южном берегу полуострова Крым произрастают два родственные вида рода *Pinus*: *P. brutia* и *P. nigra*, естественные древостой которых занимают большие площади в основном на южных склонах Главной гряды Крымских гор [31, 32]. Оба вида имеют пересекающиеся ареалы [33, 34], считаются засухоустойчивыми, способны произрастать на обедненных маломощных почвах. Основное различие заключается в высотном диапазоне их распространения: оптимальный высотный диапазон для произрастания *P. nigra* находится в пределах 800–1500 м над ур. м., для *P. brutia* – 0–600 м.

Для территории Крымского полуострова ранее были проведены лишь единичные исследования зависимости роста деревьев от погодных условий [35–37]. Целью данной работы было (1) построить хронологии по ширине годовых колец, ВІ ранней и поздней древесины и Δ ВІ для *P. brutia* и *P. nigra* на территории полуострова Крым, (2) проанализировать климатический отклик полученных хронологий, (3) оценить эффективность применения показателя Blue Intensity для деревьев, произрастающих в условиях полуострова.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве исследуемого района были выбраны горные склоны южного побережья полуострова Крым (рис. 1), который располагается в северной части Черного моря. Климат в районе исследования – средиземноморский. Самым теплым

месяцем является июль, а самым холодным – февраль. Зима длится со второй половины ноября по март. Снежный покров редко держится более 10 дней. Среднегодовое количество осадков составляет около 565 мм, которые выпадают преимущественно в виде дождя. Наиболее дефицитным по осадкам является период с июня по сентябрь, средняя температура воздуха в этот период достигает 22°C. В то же время значения индекса сухости SPEI на протяжении всего года близки к нулю, что можно интерпретировать как близкие к нормальным условиям увлажнения, однако в отдельные годы среднее значение достигает –2, что указывает на периодически экстремально засушливые летние периоды. Таким образом, основным фактором, лимитирующим рост деревьев на данной территории, является дефицит влаги, что подтверждают предшествующие исследования [36, 37].

Значительную часть склонов горного Крыма покрывают маломощные бурые горно-лесные почвы, однако на высотах ниже 300–500 м их сменяют коричневые горные щебнистые почвы [38]. Помимо этого, встречаются участки выхода известняков. Растительность имеет ксерофитный характер, на всем протяжении южного берега встречаются типичные средиземноморские виды [39].

Отбор кернов, обработка и анализ данных

В исследовании проанализированы данные с четырех участков произрастания *P. nigra* (AIPN, GPN) и *P. brutia* (APB, NSPB) на склонах Главной гряды Крымских гор. Отбор буровых образцов осуществляли на высоте 1.1–1.3 м с помощью бура Пресслера.

AIPN: Участок расположен на южном склоне гряды на хорошо развитых буроземах с уклоном около 30°. Средняя высота первого яруса 30 м, представлен сосной черной, сомкнутость крон 0.5, во втором ярусе бук, дуб, вяз, тис, клён. Травянистый ярус выражен слабо – купена, майник.

GPN: Исследуемый район юго-западной экспозиции Главной гряды. Почвы хорошо развитые, бурые, мощные, каменистые. Уклон составляет около 10°. Участок заложен в смешанном старовозрастном древостое: средняя высота первого яруса 20–22 м, сомкнутость крон 0.6; во втором ярусе вяз, клен.

APB: Образцы были взяты на крутых прибрежных, часто обрывистых склонах западной экспозиции. Породы представляют собой верхнеюрские известняки, которые покрыты горными коричневыми почвами. В целом характерна степная растительность – асфоделина, ковыль, келерия. Высота деревьев в среднем 12–15 м, сомкнутость крон 0.2.

NSPB: Участок расположен на склонах юго-восточной экспозиции, на которых сформирова-

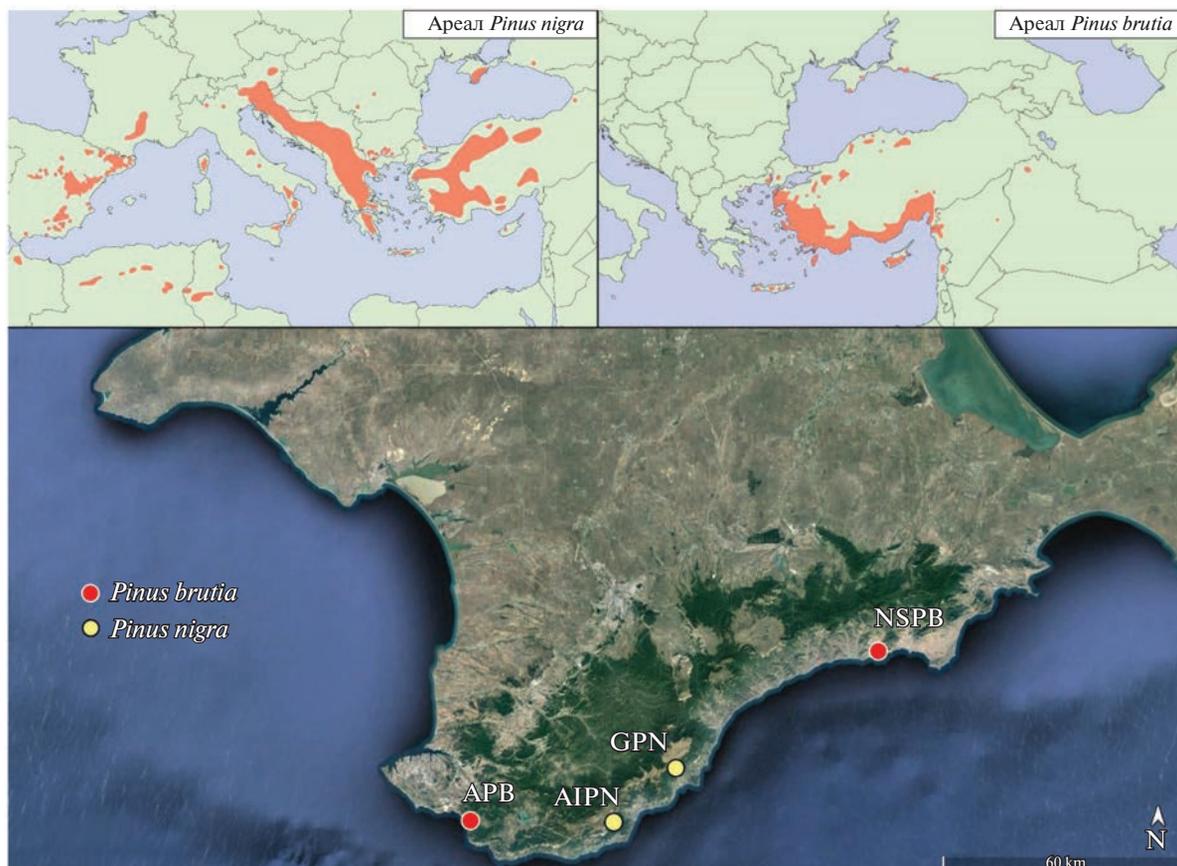


Рис. 1. Карта района исследования. Сверху приведены карты ареалов *P. nigra* и *P. brutia* [40].

лись разреженные древостои – расстояние между деревьями составляет 10–50 м, а средняя высота древостоя 8 м. Совместно с сосной пицундской произрастают типичные представители средиземноморской флоры: можжевельник колючий, фисташка туполистная, грабинник, скумпия, жасмин кустарниковый. Основные характеристики участков приведены в табл. 1.

На каждом участке отбирали керны с 20–25 доминантных деревьев. Образцы обрабатывали по стандартной дендрохронологической методике [41, 42]. Экстракция смолистых веществ из кернов была проведена с помощью аппарата Сокслета в 95%-ном этаноле в течение 48 ч. Далее все керны были отшлифованы для дальнейшего сканирования с помощью сканера EPSON Perfec-

tion V550. Перед сканированием аппарат был откалиброван с использованием IT8 Calibration Target IT8.7/2 of SilverFast Auto 8, что позволило обеспечить сопоставимость полученных результатов с другими исследованиями.

Ширина годичных колец (ШГК), оптическая плотность ранней (BI EW) и поздней древесины (BI LW) были измерены по полученным изображениям в программе CooRecorder 9.6 [43]. Вычисление оптической плотности проведено с помощью метода среднего от отсортированных пикселей (Mean of sorted pixels), по которому выбирается 30% самых темных пикселей и рассчитывается среднее значение яркости. Для удобства интерпретации полученных результатов значения BI были рассчитаны в инвертированном формате,

Таблица 1. Основные характеристики участков сбора образцов

Участок	AIPN	GPN	APB	NSPB
Вид	<i>P. nigra</i>		<i>P. brutia</i>	
Высота над ур. м., м	750	560	90	150
Координаты, с. ш.	44°28'09"	44°34'15"	44°27'52"	44°49'09"
Координаты, в. д.	34°05'10"	34°16'23"	33°38'33"	34°53'44"

доступном в качестве опции в Coorecorder 9.6. Параметр ΔVI был автоматически рассчитан путем вычисления разницы между значениями оптической плотности ранней и поздней древесины в программе Coorecorder 9.6.

Образцы были перекрестно датированы в программе TSAPWin [44] с верификацией в программе COFECNA [45]. Для устранения возрастного тренда и влияния неклиматических факторов хронологии были проиндексированы с использованием аппроксимирующей кривой, описываемой кубическим сплайном с отсечением 50% изменчивости, превышающей 67% длительности индивидуальных серий [46] в пакете dplR 1.7.4 [47] статистической среды R [48]. На основе индексированных рядов ШГК и VI были построены обобщенные хронологии с “выбеливанием” (т.е. было устранено влияние условий предыдущего года на рост годичного кольца) для каждого исследуемого участка (dplR 1.7.4, R 4.2.2, [47]). Для каждой хронологии также был рассчитан EPS (expressed population signal), показывающий, в какой степени реальная хронология отражает гипотетическую выборку из всей генеральной совокупности. Связь между климатическими переменными и параметрами прироста оценивали за период с 1950 г. по 2018 г. с использованием пакета treeclim [49]. Расчеты были проведены для периода с ноября предшествующего по ноябрь года формирования кольца.

Климатические данные

Для территории района исследования имеются достаточно продолжительные ряды метеонаблюдений, однако в отдельные периоды они отсутствуют или фрагментарны (особенно после 2000 г.). В связи с этим для дендроклиматического анализа мы использовали значения климатических переменных, определенных на основе прямых наблюдений методом пространственной экстраполяции для точек (грид) с разрешением 0.5×0.5 градуса. Для каждого участка были взяты данные ближайшего грида, полученные из открытого источника – подразделения по изучению климата Университета Новой Англии (<http://www.cru.uea.ac.uk/data>). Из-за большой климатической и высотной разниц точек сбора расчет климатического отклика для точки AIPN был проведен по исходным рядам метеонаблюдений метеостанции Ай-Петри (с 1950 г. по 2012 г.).

Для оценки влияния факторов, оказывающих лимитирующее действие на прирост исследуемых видов, были использованы помесечные значения индекса дефицита влаги (SPEI1) [50], а также агрегированные за 4 мес. значения SPEI (SPEI4), которые были построены с помощью WMO KNMI (World Meteorological Organization, Royal Netherlands Meteorological Institute) (<http://climexp.knmi.nl>) для периода с 1950 г. по 2018 г. Значения индексов ин-

терпретируются как градация от “–2” – экстремально сухо до “2” – экстремально влажно.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Радиальный прирост и оптическая плотность поздней древесины

Продолжительность большинства построенных древесно-кольцевых хронологий более 200 лет (табл. 2). Все хронологии по ширине годичных колец показывают высокую корреляцию между индивидуальными хронологиями (>0.5 для *P. nigra* и >0.7 для *P. brutia*), что указывает на наличие общего сигнала в индивидуальных хронологиях. Полученные хронологии имеют различную чувствительность – от слабой (0.23) до высокой (0.43), что свидетельствует о разной степени лимитирования прироста деревьев внешними условиями среды. При этом хронологии, построенные для *P. brutia*, характеризуются как более чувствительные, чем полученные для *P. nigra*.

Хотя для VI получены высокие значения EPS, средние значения межсерийной корреляции на всех участках имеют низкий уровень и хронологии характеризуются крайне низкими коэффициентами чувствительности (0.05–0.08). При этом чувствительность хронологий ΔVI (0.12–0.17) почти в 2 раза выше, чем VI ранней и поздней древесины на всех участках. Влияние условий предыдущего года сохраняется для всех хронологий – автокорреляция 1-го порядка >0.5 на всех участках; наибольшие значения характерны для хронологий по ШГК.

Влияние количества осадков на рост и оптическую плотность древесины

Дендроклиматический анализ показал, что на радиальный прирост сосны пицундской оказывает положительное влияние количество осадков июня–июля, однако для точки NSPB также установлена связь с осадками декабря прошлого года, марта и октября текущего года (рис. 2). Для сосны черной обнаружены положительные отклики ШГК на режим увлажнения июля–августа, хотя в верхней части склона (AIPN) отклик отсутствует. Участок AIPN также отличается по откликам VI на режим увлажнения. Для него выявлена отрицательная корреляция VI поздней древесины и ΔVI с осадками августа–сентября текущего года, а также показана положительная связь VI ранней и поздней древесины с условиями ноября предыдущего года. Однако для хронологии GPN установлена положительная корреляция всех трех параметров VI с количеством осадков в июле, а также ΔVI с осадками ноября прошлого года и февраля текущего года.

Таблица 2. Описательная статистика полученных хронологий

Участок	Параметр	Количество деревьев	Средний возраст деревьев, лет	Длина обобщенной хронологии, лет	Средняя ширина годичного кольца, мм/среднее значение плотности	Средние значения межсерийной корреляции	Автокорреляция 1-го порядка	Средняя чувствительность*	R _{bat} *	EPS*
AIPN	RW	19	225	271	1.16	0.53 ± 0.08	0.79 ± 0.12	0.23	0.31	0.90
	BI LW				1.39	0.46 ± 0.10	0.61 ± 0.16	0.07	0.18	0.81
	ΔBI				0.78	0.41 ± 0.09	0.51 ± 0.20	0.14	0.17	0.79
	BI EW				0.61	0.37 ± 0.05	0.69 ± 0.13	0.06	0.12	0.71
GPN	RW	19	277	308	0.97	0.57 ± 0.08	0.84 ± 0.06	0.25	0.33	0.90
	BI LW				1.21	0.38 ± 0.07	0.63 ± 0.15	0.08	0.15	0.78
	ΔBI				0.48	0.37 ± 0.08	0.51 ± 0.16	0.15	0.15	0.78
	BI EW				0.72	0.32 ± 0.09	0.72 ± 0.09	0.06	0.11	0.69
APB	RW	18	240	263	0.94	0.74 ± 0.06	0.80 ± 0.08	0.32	0.59	0.96
	BI LW				1.38	0.29 ± 0.08	0.63 ± 0.17	0.05	0.14	0.74
	ΔBI				0.53	0.42 ± 0.08	0.56 ± 0.14	0.12	0.20	0.82
	BI EW				0.85	0.47 ± 0.08	0.58 ± 0.15	0.06	0.24	0.85
NSPB	RW	12	188	298	0.89	0.75 ± 0.10	0.62 ± 0.13	0.43	0.62	0.95
	BI LW				1.35	0.23 ± 0.12	0.52 ± 0.16	0.07	0.10	0.56
	ΔBI				0.48	0.40 ± 0.14	0.44 ± 0.16	0.17	0.19	0.73
	BI EW				0.87	0.36 ± 0.10	0.41 ± 0.21	0.08	0.17	0.71

Примечание. RW – ширина годичного кольца; EW – ранняя древесина; LW – поздняя древесина; * – для индексированных хронологий.

BI поздней древесины сосны пицундской (NSPB) положительно коррелирует с осадками марта и июля. Остальные отклики параметров BI для *P. brutia* отличаются в разных местах сбора. На площадке APB ΔBI положительно коррелирует с осадками февраля и мая–июля, тогда как на NSPB – с осадками марта–июня. BI ранней древесины имеет более разнообразные отклики. Так, наблюдается слабая отрицательная корреляция с уровнем увлажнения декабря предыдущего года, мая–июня на участке NSPB и мая на участке APB. При этом выявлены разнонаправленные отклики ΔBI и BI ранней древесины на осадки сентября (APB).

Влияние температуры на рост и оптическую плотность древесины

Влияние температуры воздуха на ШГК более разнообразно. Так, для *P. nigra* была установлена корреляция ШГК с температурами марта (GPN), хотя на вершине склона (AIPN) значимых корреляций не установлено. Прирост *P. brutia* слабо отрицательно коррелирует с температурами января (APB, NSPB), апреля, июля и сентября (APB). BI

поздней древесины и ΔBI сосны черной показывают положительную связь с температурой февраля, а также с температурой в летний период, однако для AIPN характерны отклики на температуру июня–сентября, а для GPN – марта–апреля, июня, августа и ноября. При этом значения ΔBI выше, чем BI поздней древесины.

Для BI ранней и поздней древесины *P. brutia* характерен менее выраженный отклик на изменения температуры, однако стоит отметить сильную положительную корреляцию BI ранней древесины со средней температурой марта–мая (APB), а также BI поздней древесины – с температурой прошлого ноября, февраля (NSPB) и июня (APB).

Связь роста и оптической плотности древесины с индексом сухости SPEI

Корреляционный анализ между индексами ширины годичных колец и индексом сухости (табл. 3) показал связь между ростом деревьев и недостатком увлажнения на всех участках. Выявлена достоверная связь ШГК с дефицитом влаги (SPEI) в середине вегетационного периода. Наиболее сильная корреляция – с условиями июля

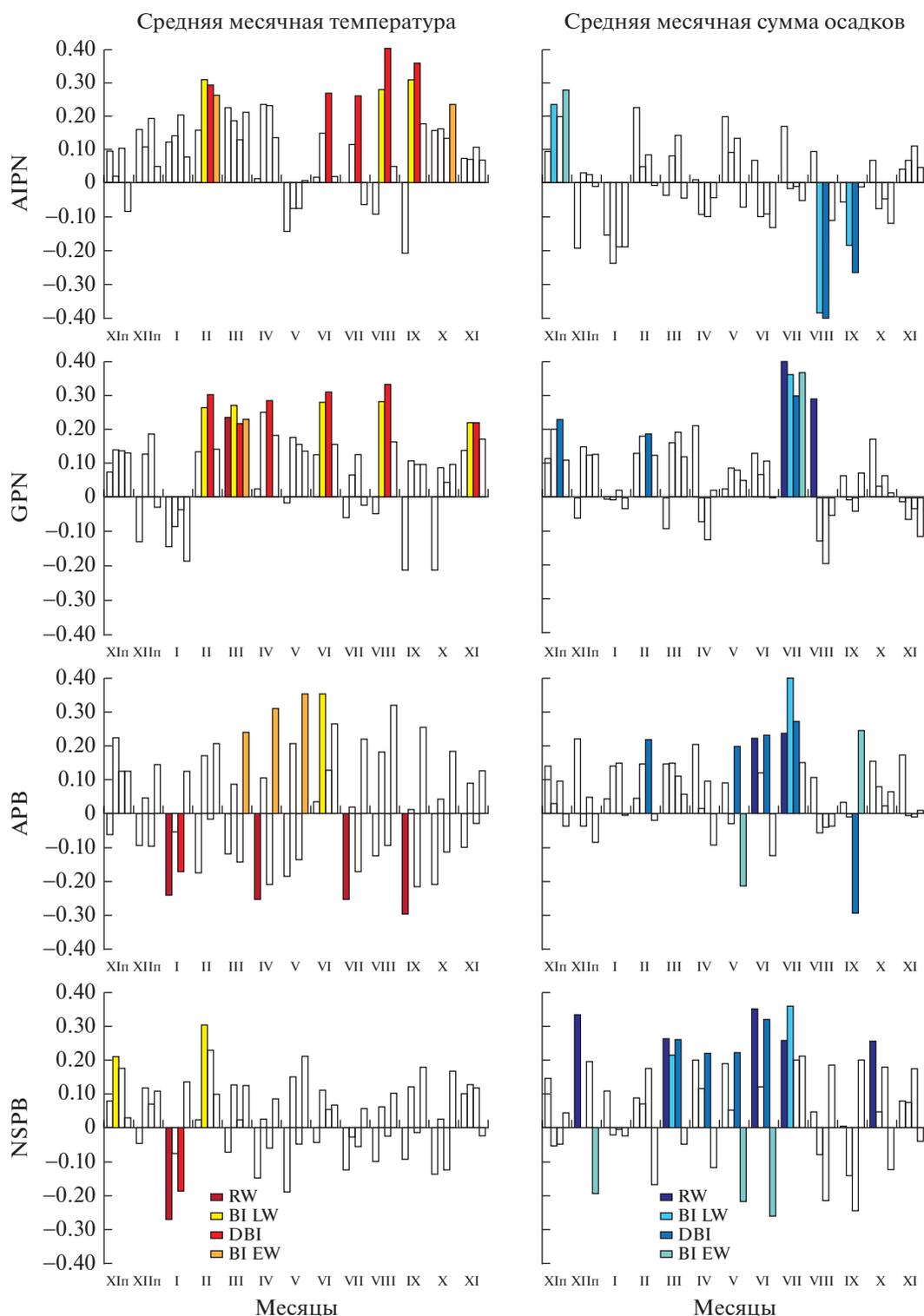


Рис. 2. Коэффициенты корреляции между индексами радиального прироста (RW), показателями BI: поздней древесины (BI LW), ранней древесины (BI EW), дельта BI (Δ BI), и климатическими переменными: температурой воздуха и количеством осадков с ноября предшествующего года (XIп) по ноябрь текущего года роста для общего периода с 1950 г. по 2018 г. Заливкой отмечены только достоверно отличающиеся от 0 (при $p < 0.05$) коэффициенты. Буквой “п” отмечены месяцы предыдущего года.

Таблица 3. Коэффициенты корреляции прироста и ВІ сосны с SPEI

Учас- ток	RW												
	XIп	XIIп	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
AIPN	0.05	-0.10	-0.20	0.23	-0.03	0.07	0.25	0.07	0.25	0.14	-0.04	-0.03	0.09
GPN	0.12	-0.03	0.01	0.14	-0.08	0.17	0.01	0.13	0.41	0.30	0.10	0.16	-0.02
APB	0.15	0.25	0.06	0.06	0.17	0.21	0.07	0.28	0.35	0.13	0.10	0.16	0.20
NSPB	0.18	0.35	0.17	0.10	0.28	0.17	0.18	0.38	0.32	0.10	0.07	0.29	0.10
BI LATEWOOD													
AIPN	0.14	0.12	-0.16	0.19	0.01	-0.12	0.12	-0.11	0.02	-0.37	-0.24	-0.06	0.07
GPN	0.23	0.17	0.01	0.20	0.14	-0.11	0.10	0.03	0.36	-0.16	0.00	-0.04	-0.09
APB	0.05	-0.01	0.16	0.21	0.15	-0.07	-0.03	0.01	0.39	-0.08	0.06	0.00	0.00
NSPB	-0.05	0.01	0.02	0.04	0.16	0.01	0.02	0.09	0.34	-0.05	-0.10	0.02	0.07
DELTA BLUE													
AIPN	0.05	0.09	-0.08	0.23	0.03	-0.18	0.17	-0.03	-0.05	-0.47	-0.28	-0.01	0.15
GPN	0.28	0.15	0.05	0.21	0.17	-0.14	0.13	0.08	0.29	-0.24	-0.02	0.00	-0.04
APB	0.14	0.08	0.17	0.26	0.14	0.11	0.20	0.22	0.33	0.01	-0.19	0.02	0.01
NSPB	-0.02	0.22	0.04	0.17	0.25	0.17	0.19	0.32	0.26	-0.15	-0.15	0.17	0.18
BI EARLYWOOD													
AIPN	0.24	0.08	-0.20	0.11	-0.01	-0.06	-0.03	-0.24	0.10	-0.17	-0.11	-0.03	-0.03
GPN	0.11	0.14	-0.02	0.14	0.13	-0.04	0.04	-0.01	0.36	-0.05	0.05	-0.03	-0.10
APB	-0.06	-0.08	0.00	0.01	0.03	-0.19	-0.20	-0.20	0.09	-0.11	0.21	-0.01	-0.01
NSPB	0.01	-0.22	-0.04	-0.20	-0.09	-0.17	-0.23	-0.28	0.09	0.11	0.13	-0.16	-0.06

Примечание. Здесь и в табл. 4 заливкой обозначены значимые коэффициенты корреляции.

текущего года. Кроме того, на радиальный рост *P. brutia* влияют условия июня, а на участке NSPB также и декабря предшествующего года. Хронология AIPN слабо коррелирует со значениями SPEI мая в отличие от GPN, где наблюдается сильная корреляция с индексом сухости июля–августа.

Хронологии ВІ поздней древесины обоих видов сосны положительно коррелируют с индексом SPEI июля, но отрицательно на участке AIPN с индексами августа–сентября. В целом ΔВІ повторяет отклики, полученные для ВІ поздней древесины, однако выявлена слабая связь с недостаточным увлажнением в феврале для AIPN, GPN, APB и в марте для NSPB. Наиболее неоднозначные результаты показал параметр ВІ ранней древесины – корреляции с индексом SPEI слабые и общие закономерности выявить сложно.

Связи параметров прироста с агрегированными значениями SPEI за четыре месяца позволили установить, насколько сильно продолжительный недостаток влаги в течение вегетационного сезона влияет на процессы роста и лигнификации годичного кольца (табл. 4).

Годичный прирост *P. nigra* в высокогорье (AIPN) наиболее зависим от дефицита влаги в начале вегетационного периода (февраль–май,

май–август). Высокие отрицательные коэффициенты корреляции параметров ВІ поздней древесины и ΔВІ установлены с условиями периода с июня по сентябрь. Хронология GPN, построенная по ширине годичного прироста, показывает сильную положительную связь с недостатком увлажнения на протяжении всего периода роста (июнь–октябрь), однако относительно низкие значения корреляции параметров ВІ с индексом SPEI – в промежутке с ноября предшествующего по февраль текущего года. Накопительного эффекта влияния водного дефицита на лигнификацию ранней древесины у сосны черной на участке GPN не обнаружено.

У сосны пицундской связь ШГК с условиями недостаточного увлажнения сравнительно сильнее – выявлены наиболее высокие значения корреляции с условиями в начале вегетации (апрель–июль), однако ярко выражено влияние уровня сухости зимы и осени прошлого года, особенно на участке NSPB. Достоверного отклика хронологии ВІ поздней древесины для *P. brutia* не установлено, однако параметр ΔВІ показал слабые коэффициенты корреляции с осенне-зимними (прошлого года) и высокие коэффициенты с весенне-летними (апрель–июль) условиями увлажнения. Достоверная связь ВІ ранней древесины с

Таблица 4. Коэффициенты корреляции прироста и ВІ сосны с SPEI4

RW													
Участок	VIIIп–XIп	IXп–XIп	Xп–I	XIп–II	XIIп–III	I–IV	II–V	III–VI	IV–VII	V–VIII	VI–IX	VII–X	VIII–XI
AIPN	–0.15	–0.02	0.14	0.05	0.09	–0.01	–0.28	–0.21	–0.28	–0.31	–0.17	–0.15	–0.06
GPN	–0.20	–0.16	–0.08	–0.11	–0.01	–0.13	–0.12	–0.15	–0.33	–0.39	–0.41	–0.43	–0.22
APB	–0.23	–0.30	–0.30	–0.28	–0.29	–0.30	–0.28	–0.35	–0.40	–0.38	–0.36	–0.30	–0.24
NSPB	–0.20	–0.40	–0.41	–0.39	–0.42	–0.36	–0.37	–0.47	–0.50	–0.43	–0.35	–0.31	–0.20
BI LATEWOOD													
AIPN	–0.04	–0.08	–0.03	–0.12	–0.05	0.11	–0.08	0.04	0.07	0.20	0.38	0.31	0.30
GPN	–0.03	–0.14	–0.23	–0.28	–0.22	–0.08	–0.13	–0.09	–0.15	–0.13	–0.05	–0.07	0.15
APB	–0.06	–0.09	–0.14	–0.14	–0.18	–0.19	–0.09	–0.03	–0.13	–0.11	–0.11	–0.15	0.02
NSPB	–0.10	–0.08	–0.03	0.01	–0.08	–0.10	–0.10	–0.14	–0.24	–0.15	–0.07	–0.08	0.05
DELTA BLUE													
AIPN	–0.02	–0.04	–0.01	–0.11	–0.08	0.08	–0.10	–0.01	0.05	0.21	0.44	0.40	0.31
GPN	–0.08	–0.15	–0.24	–0.31	–0.23	–0.09	–0.15	–0.10	–0.13	–0.09	0.01	0.00	0.16
APB	–0.25	–0.28	–0.28	–0.28	–0.27	–0.32	–0.33	–0.30	–0.38	–0.32	–0.12	–0.06	0.07
NSPB	–0.20	–0.23	–0.15	–0.18	–0.29	–0.31	–0.38	–0.44	–0.45	–0.23	–0.06	–0.03	0.03
BI EARLYWOOD													
AIPN	–0.07	–0.09	–0.05	–0.11	0.03	0.12	0.02	0.16	0.12	0.18	0.20	0.09	0.18
GPN	0.04	–0.11	–0.16	–0.18	–0.16	–0.08	–0.10	–0.05	–0.13	–0.13	–0.12	–0.16	0.08
APB	0.18	0.16	0.11	0.09	0.06	0.10	0.20	0.26	0.23	0.20	0.02	–0.09	–0.03
NSPB	0.12	0.19	0.12	0.22	0.27	0.26	0.35	0.35	0.26	0.09	–0.06	–0.12	–0.06

Примечание. Цветом обозначены значимые коэффициенты корреляции.

уровнем засухи характерна только для *P. brutia* в период с марта по июнь.

ОБСУЖДЕНИЕ

Насколько нам известно, это первое применение параметра Blue Intensity для расчета климатических откликов хвойных на территории полуострова Крым. В связи с этим интерпретация результатов должна приниматься во внимание с учетом уникальности климатических условий и разнообразия реакций роста деревьев на полуострове.

Наши исследования показали, что температура воздуха в большей степени влияет на оптическую плотность древесных колец *P. nigra*, чем на их ширину. Большую чувствительность параметров ВІ по сравнению с ШГК к изменениям температурного и водного режимов обычно связывают с меньшим воздействием внешних неклиматических факторов на формирование толщины клеточной стенки и просвета клеток [10, 30]. В то же время для *P. brutia* на участке APB была обнаружена связь образования более узких колец в годы с высокими летними температурами, что, скорее всего, является следствием большего влияния засух на прирост данного вида, а также это характерно для участков, расположенных на более низких

высотах над уровнем моря [30, 51]. Чувствительность сосны пицундской к январским температурам, что было показано в предыдущих исследованиях в этом регионе [37], можно объяснить негативным влиянием теплой и сухой зимы на развитие активных камбиальных структур древесины за счет иссушения ассимиляционной системы дерева в холодный период.

Анализ корреляций хронологий ШГК обоих видов сосны с количеством осадков выявил сильную связь с летними осадками, хотя выше по склону (AIPN) отклик отсутствует, что также подтверждает теорию о меньшем влиянии дефицита воды на прирост с увеличением высоты произрастания. В то же время для хронологий, построенных для параметров ВІ поздней древесины, получены высокие отклики на весенне-летние осадки и в период активного роста не только в нижней части склона, но и в высокогорье, где выявлена отрицательная корреляция ВІ поздней древесины с режимом увлажнения августа–сентября. Этот эффект будет более подробно рассмотрен при анализе корреляции с индексом сухости SPEI. Также нужно отметить, что значения коэффициентов корреляции ΔВІ на всех участках выше значений ВІ поздней древесины.

Хотя для хронологий обоих видов и характерны тесные связи со среднемесячными значениями температуры и осадков, более полное представление о зависимости роста и оптической плотности древесины от климата дает сочетание климатических факторов: установлена сильная корреляция ШГК *P. nigra* (GPN) со значениями SPEI июля, а для ШГК *P. brutia* — с условиями июня–июля. Как упоминалось ранее, подобная зависимость объясняется разницей в высоте произрастания указанных видов и соответственно режимом увлажнения на разных участках [30, 52, 53].

ВІ поздней древесины на всех участках имеет положительную связь с индексом сухости июля в период, когда предположительно начинается формирование поздней древесины. Данное наблюдение подтверждают исследования, проведенные ранее в других районах Средиземноморья [30]. Необходимо отметить различия в хронологиях, построенных на основе параметров ВІ поздней древесины и ΔВІ. Хотя оба параметра отражают оптическую плотность поздней древесины, исключение влияния различных шумов (ΔВІ) увеличивает чувствительность хронологий почти в 2 раза для обоих видов (см. табл. 2), а также повышает межсерийную корреляцию, как в случае с *P. brutia*. Такие изменения закономерно отражаются и на коэффициентах корреляции. Результаты табл. 3 наглядно показывают согласованность откликов ΔВІ с откликами ШГК. Помимо этого, появляется слабая достоверная связь с уровнем сухости февраля (марта на участке NSPB), которая не была отмечена для параметра ВІ поздней древесины.

Известно, что погодные колебания могут влиять на изменение просвета клеток ксилемы и толщину клеточных стенок [54, 55]. Считается, что наиболее эффективный способ проведения воды в условиях недостаточного увлажнения заключается в снижении радиального прироста, уменьшении толщины клеточной стенки и увеличении диаметра просвета клеток ксилемы. Так, в условиях дефицита воды дерево может сократить объем образуемых структурных элементов, но сохранить проводимость ткани [56]. Сопутствующим эффектом продолжительного засушливого периода можно также считать снижение поступления углеводов, которые необходимы для формирования тканей древесины [57]. Все эти изменения хотя и позволяют минимизировать влияние высокой температуры и дефицита влаги, но несут за собой риски для роста древесных растений в долгосрочной перспективе [58].

Отклик хронологии *P. nigra*, произрастающей в верхней части склона горы Ай-Петри (750 м над ур. м.), качественно отличается от описанных ранее. При положительной корреляции ШГК с индексом сухости мая ВІ поздней древесины и ΔВІ характерна отрицательная корреляция с показателями

августа–сентября. Такой механизм формирования поздней древесины может реализовываться во избежание кавитации и снижения риска имплозии в условиях длительного водного стресса, когда происходит уменьшение диаметра просвета как средства сохранения гидравлической проводимости и предотвращения сжатия ксилемы из-за отрицательного давления. В целом это понижает чувствительность к продолжительному периоду засухи [59]. Подобный механизм был описан ранее на примере *P. canarensis* [58]. Однако нет оснований считать, что древостой на участке АРН находится в менее климатически благоприятных условиях, чем на участке GPN. Причина такой реакции поздней древесины на количество осадков и индекс сухости требует дальнейшего изучения.

Оптическая плотность ранней древесины в меньшей степени чувствительна к климатическим параметрам по сравнению с плотностью поздней древесины. Нами обнаружена слабая отрицательная связь ВІ ранней древесины *P. brutia* и индекса сухости SPEI в весенне-летний период, в том числе значения коэффициентов корреляции повышаются при использовании агрегированных значений SPEI за 4 мес., что указывает на накопительный эффект продолжительного дефицита влаги на формирование ранней древесины в период с апреля по июль. Такая реакция характерна для более ксерических условий [60, 61], что согласуется с относительно высокими откликами ВІ поздней древесины, хотя к объяснению подобного отклика оптической плотности ранней древесины также стоит относиться осторожно из-за малой изученности данного вопроса.

В то же время стоит обратить внимание на достоинства параметра ΔВІ. При расчете коэффициентов корреляции ВІ поздней древесины с агрегированными значениями SPEI у *P. brutia* исчез отклик на весенне-летний дефицит влаги. Исключение значений ВІ ранней древесины позволяет получить более сильные связи с климатом, которые согласуются с результатами отклика на одномесячный индекс сухости. Это доказывает преимущество использования данного параметра в дендроклиматических исследованиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование климатических факторов, контролирующих рост деревьев родственных видов сосен в прибрежных популяциях Крыма, показало, что корреляционные связи между климатом и ростом *P. brutia* и *P. nigra* достоверны. Установлено влияние накопительного эффекта недостатка влаги на радиальный рост и процессы лигнификации древесины хвойных. Выявлена специфическая реакция *P. nigra* в высокогорных районах на условия продолжительной засухи.

Сравнение откликов различных параметров оптической плотности древесины (в том числе ΔВІ) на климатические переменные показало, что оптическая плотность поздней древесины имеет более выраженную реакцию на изменения климатических условий июня—июля на побережье и июля—сентября на склонах Главной гряды, чем ширина годовичного кольца. Таким образом, открываются широкие перспективы применения метода ВІ в дендроклиматических исследованиях на территории полуострова Крым, а также для регионов со схожими климатическими условиями.

Работа выполнена за счет средств программы стратегического академического лидерства Казанского (Приволжского) федерального университета (ПРИОРИТЕТ-2030). Авторы благодарны А.Ю. Суркову, И.А. Суркову, С.А. Семериковой и П.А. Рябухину за помощь в сборе полевого материала.

Авторы заявляют об отсутствии конфликтов интересов.

Настоящая статья не содержит исследований с участием людей или животных в качестве объектов изучения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Speer J.H.* Fundamentals of tree-ring research. Arizona: University of Arizona Press, 2012. 521 p.
2. *Schweingruber F.H.* Tree Rings // Tree Rings. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers, 1988. 276 p.
<https://doi.org/10.1007/978-94-009-1273-1>
3. *Saurer M.* The influence of climate on the oxygen isotopes in tree rings // Isotopes in Environmental and Health Studies. 2010. V. 39. № 2. P. 105–112.
<https://doi.org/10.1080/1025601031000108633>
4. *Sidorova O.V., Saurer M., Myglan V.S.* et al. A multi-proxy approach for revealing recent climatic changes in the Russian Altai // Climate Dynamics. 2012. V. 38. № 1–2. P. 175–188.
<https://doi.org/10.1007/S00382-010-0989-6>
5. *Loader N.J., McCarroll D., Gagen M.* et al. Extracting climatic information from stable isotopes in tree rings // Terrestrial Ecology. 2007. V. 1. P. 25–48.
[https://doi.org/10.1016/S1936-7961\(07\)01003-2](https://doi.org/10.1016/S1936-7961(07)01003-2)
6. *Björklund J., Von Arx G., Nievergelt D.* et al. Scientific merits and analytical challenges of tree-ring densitometry // Reviews of Geophysics. 2019. V. 15. Art. 16.
<https://doi.org/10.1029/2019RG000642>
7. *Kirdyanov A.V., Vaganov E.A., Hughes M.K.* Separating the climatic signal from tree-ring width and maximum latewood density records // Trees-Structure and Function. 2007. V. 21. № 1. P. 37–44.
<https://doi.org/10.1007/S00468-006-0094-Y>
8. *McCarroll D., Pettigrew E., Luckman A.* et al. Blue reflectance provides a surrogate for latewood density of high-latitude pine tree rings // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. 2002. V. 34. № 4. P. 450–453.
<https://doi.org/10.1080/15230430.2002.12003516>
9. *Campbell R., McCarroll D., Loader N.J.* et al. Blue intensity in *Pinus sylvestris* tree-rings: Developing a new palaeoclimate proxy // Holocene. 2007. V. 17. № 6. P. 821–828.
<https://doi.org/10.1177/0959683607080523>
10. *Rydval M., Larsson L.A., McGlynn L.* et al. Blue intensity for dendroclimatology: Should we have the blues? Experiments from Scotland // Dendrochronologia. 2014. V. 32. № 3. P. 191–204.
<https://doi.org/10.1016/j.dendro.2014.04.003>
11. *Fukazawa K.* Ultraviolet microscopy. Springer, Berlin, Heidelberg, 1992. P. 110–121.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-74065-7_8
12. *Blake S.A.P., Palmer J.G., Björklund J.* et al. Palaeoclimate potential of New Zealand *Manoao colensoi* (silver pine) tree rings using Blue-Intensity (BI) // Dendrochronologia. 2020. V. 60. Art. 125664.
<https://doi.org/10.1016/j.dendro.2020.125664>
13. *Tsvetanov N., Dolgova E., Panayotov M.* First measurements of Blue intensity from *Pinus peuce* and *Pinus heldreichii* tree rings and potential for climate reconstructions // Dendrochronologia. 2020. V. 60. Art. 125681.
<https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2020.125681>
14. *Vincent J.F.V.* From cellulose to cell // Journal of Experimental Biology. 1999. V. 202. № 23. P. 3263–3268.
<https://doi.org/10.1242/jeb.202.23.3263a>
15. *Yan C., Yin M., Zhang N.* et al. Stone cell distribution and lignin structure in various pear varieties // Scientia Horticulturae. 2014. V. 174. № 1. P. 142–150.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.05.018>
16. *Björklund J.A., Gunnarson B.E., Seftigen K.* et al. Blue intensity and density from northern Fennoscandian tree rings, exploring the potential to improve summer temperature reconstructions with earlywood information // Climate of the Past. 2014. V. 10. № 2. P. 877–885.
<https://doi.org/10.5194/cp-10-877-2014>
17. *Wilson R., Rao R., Rydval M.* et al. Blue Intensity for dendroclimatology: The BC blues: A case study from British Columbia, Canada // Holocene. 2014. V. 24. № 11. P. 1428–1438.
<https://doi.org/10.1177/0959683614544051>
18. *Campbell R., McCarroll D., Robertson I.* et al. Blue intensity in *Pinus sylvestris* tree rings: A manual for a new palaeoclimate proxy // Tree-Ring Research. 2011. V. 67. № 2. P. 127–134.
<https://doi.org/10.3959/2010-13.1>
19. *Gindl W., Grabner M., Wimmer R.* The influence of temperature on latewood lignin content in treeline Norway spruce compared with maximum density and ring width // Trees-Structure and Function. 2000. V. 14. № 7. P. 409–414.
<https://doi.org/10.1007/s004680000057>
20. *Björklund J., Gunnarson B.E., Seftigen K.* et al. Using adjusted Blue intensity data to attain high-quality summer temperature information: A case study from Central Scandinavia // Holocene. 2015. V. 25. № 3. P. 547–556.
<https://doi.org/10.1177/0959683614562434>
21. *Dolgova E.* June–september temperature reconstruction in the Northern Caucasus based on Blue intensity data // Dendrochronologia. 2016. V. 39. P. 17–23.
<https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2020.125681>

22. *Rydval M., Loader N.J., Gunnarson B.E.* et al. Reconstructing 800 years of summer temperatures in Scotland from tree rings // *Climate Dynamics*. 2017. V. 49. № 9–10. P. 2951–2974.
<https://doi.org/10.1007/s00382-016-3478-8>
23. *Wilson R., D'Arrigo R., Andreu-Hayles L.* et al. Experiments based on Blue intensity for reconstructing North Pacific temperatures along the Gulf of Alaska // *Climate of the Past*. 2017. V. 13. № 8. P. 1007–1022.
<https://doi.org/10.5194/cp-13-1007-2017>
24. *Wilson R., Anchukaitis K., Andreu-Hayles L.* et al. Improved dendroclimatic calibration using Blue intensity in the southern Yukon // *Holocene*. 2019. V. 29. № 11. P. 1817–1830.
<https://doi.org/10.1177/0959683619862037>
25. *Sefiügen K., Fuentes M., Ljungqvist F.C.* et al. Using Blue intensity from drought-sensitive *Pinus sylvestris* in Fennoscandia to improve reconstruction of past hydroclimate variability // *Climate Dynamics*. 2020. V. 55. № 3–4. P. 579–594.
<https://doi.org/10.1007/s00382-020-05287-2>
26. *Vyukhina A.A., Gurskaya M.A.* Dendroclimatic potential of Blue intensity-based chronologies of northern Fennoscandia Scots pine // *Journal of Siberian Federal University – Biology*. 2022. V. 15. № 2. P. 244–263.
<https://doi.org/10.17516/1997-1389-0385>
27. *Buckley B.M., Hansen K.G., Griffin K.L.* et al. Blue Intensity from a tropical conifer's annual rings for climate reconstruction: An ecophysiological perspective // *Dendrochronologia*. 2018. V. 50. P. 10–22.
<https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.04.003>
28. *Wilson R., Allen K., Baker P.* et al. Evaluating the dendroclimatological potential of Blue intensity on multiple conifer species from Tasmania and New Zealand // *Biogeosciences*. 2021. V. 18. № 24. P. 6393–6421.
<https://doi.org/10.5194/bg-18-6393-2021>
29. *Reid E., Wilson R.* Delta Blue intensity vs. maximum density: A case study using *Pinus uncinata* in the Pyrenees // *Dendrochronologia*. 2020. V. 61. P. 125706.
<https://doi.org/10.1016/j.dendro.2020.125706>
30. *Akhmetzyanov L., Sánchez-Salguero R., García-González I.* et al. Blue is the fashion in Mediterranean pines: New drought signals from tree-ring density in southern Europe // *Science of the Total Environment*. 2023. V. 856. P. 159291.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.159291>
31. *Gernandt D.S., Geada López G., Ortiz García S.* et al. Phylogeny and classification of *Pinus* // *Taxon*. 2005. V. 54. № 1. P. 29–42.
<https://doi.org/10.2307/25065300>
32. *Plugatar U.V.* Forests of the Crimea. Yalta (in Russian): GBU RK “NBS-NTS”, 2015. 385 p.
33. *Fady B., Semerci H., Vendramin G.G.* EUFORGEN Technical guidelines for genetic conservation and use for Aleppo pine (*Pinus halepensis*) and Brutia pine (*Pinus brutia*) // Rome: International Plant Genetic Resources Institute, 2003. 6 p.
34. *Isajev V., Fady B., Semerci H.* et al. EUFORGEN Technical guidelines for genetic conservation and use for European black pine (*Pinus nigra*) // Rome: International Plant Genetic Resources Institute, 2003. 6 p.
35. *Koval I.* Climatic signal in earlywood, latewood and total ring width of Crimean pine (*Pinus nigra* subsp. *pallasiana*) from Crimean Mountains, Ukraine // *Baltic Forestry*. 2013. V. 19. № 2. P. 245–251.
36. *Solomina O., Davi N., D'Arrigo R.* et al. Tree-ring reconstruction of Crimean drought and lake chronology correction // *Geophysical Research Letters*. 2005. V. 32. № 19. P. 1–4.
<https://doi.org/10.1029/2005GL023335>
37. *Kukarskih V.V., Devi N.M., Surkov A.Y.* et al. Climatic responses of *Pinus brutia* along the Black Sea coast of Crimea and the Caucasus // *Dendrochronologia*. 2020. V. 64. Art. 125763.
<https://doi.org/10.1016/j.dendro.2020.125763>
38. *Сидоренко А.В.* Геология СССР, Т. VIII. Крым. Геологическое описание. М.: Недра, 1969. 576 с.
39. *Подгородецкий П.Д.* Крым. Природа. Симферополь: Таврия, 1988. 192 с.
40. *Caudullo G., Welk E., San-Miguel-Ayanz J.* Chorological maps for the main European woody species // *Data in Brief*. 2017. V. 12. P. 662–666.
<https://doi.org/10.1016/j.dib.2017.05.007>
41. *Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазена В.С.* Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: СО РАН, 1996. 246 с.
42. *Stokes M., Smiley T.* An introduction to tree-ring dating. Chicago, IL: University of Chicago Press, 1996. 73 p.
43. *Maxwell R.S., Larsson L.A.* Measuring tree-ring widths using the CooRecorder software application // *Dendrochronologia*. 2021. V. 67. P. 125841.
<https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2021.125841>
44. *Rinn F.* Tsap V 3.6 Reference manual: computer program for tree-ring analysis and presentation. Heidelberg, Germany: Bierhelderweg 20, D-69126, 1996. 263 p.
45. *Grissino-Mayer H.D.* Evaluating crossdating accuracy: A manual and tutorial for the computer program COFECOA // *Tree-Ring Research*. 2001. V. 57. № 2. P. 205–221.
46. *Cook E.R., Peters K.* The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies // *Tree-Ring Bulletin*. 1981. V. 41. P. 45–53.
47. *Bunn A.G.* A dendrochronology program library in R (dplR) // *Dendrochronologia*. 2008. V. 26. № 2. P. 115–124.
<https://doi.org/10.1016/j.dendro.2008.01.002>
48. R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. 2022.
49. *Zang C., Biondi F.* Treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships // *Ecography*. 2015. V. 38. № 4. P. 431–436.
<https://doi.org/10.1111/ecog.01335>
50. *Vicente-Serrano S.M., Beguería S., López-Moreno J.I.* A multiscalar drought index sensitive to global warming: The standardized precipitation evapotranspiration index // *Journal of Climate*. 2010. V. 23. № 7. P. 1696–1718.
<https://doi.org/10.1175/2009JCLI2909.1>
51. *Sánchez-Salguero R., Camarero J.J., Hevia A.* et al. What drives growth of Scots pine in continental Mediterranean climates: Drought, low temperatures or both? // *Agricultural and Forest Meteorology*.

2015. V. 206. P. 151–162.
<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2015.03.004>
52. Kukarskih V. V., Devi N.M., Bubnov M.O. et al. Radial growth of Scots pine in urban and rural populations of Ekaterinburg megalopolis // *Dendrochronologia*. 2022. V. 74. Art. 125974.
<https://doi.org/10.1016/J.DENDRO.2022.125974>
53. Janssen E., Kint V., Bontemps J.D. et al. Recent growth trends of black pine (*Pinus nigra* J.F. Arnold) in the eastern mediterranean // *Forest Ecology and Management*. 2018. V. 412. P. 21–28.
<https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2018.01.047>
54. Silkin P.P., Kirdyanov A.V. The relationship between variability of cell wall mass of earlywood and latewood tracheids in larch tree-rings, the rate of tree-ring growth and climatic changes // *Holzforschung*. 2003. V. 57. № 1. P. 1–7.
<https://doi.org/10.1515/HF.2003.001>
55. Fonti P., Bryukhanova M.V., Myglan V.S. et al. Temperature-induced responses of xylem structure of *Larix sibirica* (Pinaceae) from the Russian Altay // *Americ. J. of Botany*. 2013. V. 100. № 7. P. 1332–1343.
<https://doi.org/10.3732/AJB.1200484>
56. Eilmann B., Zweifel R., Buchmann N. et al. Drought alters timing, quantity, and quality of wood formation in Scots pine // *Journal of Experimental Botany*. 2011. V. 62. № 8. P. 2763–2771.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erq443>
57. Eilmann B., Buchmann N., Siegwolf R. et al. Fast response of Scots pine to improved water availability reflected in tree-ring width and $\delta^{13}\text{C}$ // *Plant, Cell and Environment*. 2010. V. 33. № 8. P. 1351–1360.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02153.x>
58. López R., Cano F.J., Rodríguez-Calcerrada J. et al. Tree-ring density and carbon isotope composition are early-warning signals of drought-induced mortality in the drought tolerant Canary Island pine // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2021. V. 310. Art. 108634.
<https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108634>
59. Li X., Xi B., Wu X. et al. Unlocking drought-induced tree mortality: physiological mechanisms to modeling // *Frontiers in Plant Science*. 2022. V. 13. Art. 822.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2022.835921>
60. Pompa-García M., Hevia A., Camarero J.J. Minimum and maximum wood density as proxies of water availability in two Mexican pine species coexisting in a seasonally dry area // *Trees-Structure and Function*. 2021. V. 35. № 2. P. 597–607.
<https://doi.org/10.1007/s00468-020-02062-y>
61. Camarero J.J., Hevia A. Links between climate, drought and minimum wood density in conifers // *IAWA Journal*. 2020. V. 41. № 2. P. 236–255.
<https://doi.org/10.1163/22941932-bja10005>

УДК 574.583

ФИТОПЛАНКТОН ОСТРОВНОГО И МАТЕРИКОВОГО ОЗЕР СЕВЕРА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ ПО ЛЕТНИМ ПОКАЗАТЕЛЯМ РАЗВИТИЯ

© 2023 г. Ю. В. Новикова^а, А. П. Новосёлов^{а, *}, Г. А. Дворянкин^а, Н. Ю. Матвеев^а^аФедеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лавёрова УрО РАН,
Россия 163020 Архангельск, просп. Никольский, 20

*e-mail: alexander.novoselov@rambler.ru

Поступила в редакцию 07.12.2022 г.

После доработки 01.05.2023 г.

Принята к публикации 11.05.2023 г.

Планктонные сообщества очень важны для функционирования водных экосистем [1, 2]. Фитопланктон – доминирующий первичный продуцент в водной среде, с которого начинается большинство пищевых сетей и который производит кислород, необходимый для гидробионтов [3]. Показатели развития фитопланктона используются для оценки экологического состояния водоемов [4]. Быстро реагируя на изменения водной среды, фитопланктон может служить индикатором состояния всей экосистемы. Цель настоящей работы – сравнительный анализ состояния фитопланктона двух озер, испытывающих антропогенную нагрузку и располагающихся на островной территории Соловецкого архипелага и материковой части Архангельской области в бассейне р. Северная Двина. Озеро Банное (Гагарье) расположено на территории пос. Соловецкий. Ранее на его берегу располагались предприятие по переработке кож и банное хозяйство монастыря. Сейчас здесь находятся здания Соловецкого филиала Архангельского опытного водорослевого комбината. Озеро Холмовское находится в Приморском районе Архангельской области в 18 км от г. Архангельска. На западном берегу озера расположены деревня Холм и дачные участки. Со стороны оз. Холмовское деревня Холм опоясана искусственно вырытой канавой, куда впадают все хозяйственные стоки. На северном берегу находятся бывшие хозбытовые помещения. На акватории озера расположено действующее садковое форелевое хозяйство, являющееся источником дополнительного поступления в озерные воды органики.

Ключевые слова: *Volvox* sp., *Anabaena lemmermannii*, биомасса, цветение воды, качество озерных вод

DOI: 10.31857/S0367059723050074, **EDN:** SRECFZ

Для изучения качественного и количественного состава фитопланктона в июне 2022 г. были отобраны пробы фитопланктона с акватории оз. Банное (2 пробы) и оз. Холмовское (13 проб). Сбор и камеральную обработку материала осуществляли в соответствии со стандартными методами [5]. Фиксацию фитопланктона производили кислотным раствором Утермеля. Микроскопирование выполняли с помощью светового микроскопа “БиОптик С-300”. Видовую принадлежность устанавливали с помощью определителей [6–12]. Численность (кл/м³) фитопланктона в единице объема воды оценивали с использованием камеры Фукса-Розенталя (глубина 0.2 мм) и рассчитывали стандартным методом [5]. Расчет биомассы (г/м³) проводили с помощью таблиц размеров и весов (масс) фитопланктона [13]. Класс качества вод определяли согласно “Комплексной экологической классификации качества поверхностных вод суши” [14], а также с помощью вы-

числения индекса сапробности (по методу Пантле-Букка в модификации Сладечека) [15].

В пробах из оз. Банное обнаружено 14 видовых и надвидовых таксонов фитопланктона, принадлежащих шести отделам микроводорослей (табл. 1, 2). Основу видового состава альгофлоры составили диатомовые и зеленые водоросли (по 5 видов). Абсолютным доминантом по численности и биомассе является колониальная зеленая микроводоросль *Volvox* sp. (в среднем 99.0% от суммарной численности и 98.6% от суммарной биомассы). В одной колонии насчитывалось в среднем 35 тыс. клеток. В большом количестве, но недостаточном, чтобы занять субдоминантную позицию, встречались колониальные микроводоросли: цианопрокариота *Anabaena* sp. и золотистая *Dinobryon sertularia*.

В оз. Холмовское обнаружено 40 видовых и надвидовых таксонов фитопланктона из семи отделов. Основу видового разнообразия альгофло-

Таблица 1. Таксономический состав и количественные показатели фитопланктона озер Банное и Холмовское в июне 2022 г.

Таксон	Озеро Банное		Озеро Холмовское	
	% от суммарной численности	% от суммарной биомассы	% от суммарной численности	% от суммарной биомассы
Bacillariophyta	0.003	0.015	1.501	2.257
<i>Achnanthes</i> sp.	0.0004	0.002	0.011	0.026
<i>Amphora ovalis</i>	—	—	0.030	0.030
<i>Amphora</i> sp.	—	—	0.006	0.004
<i>Asterionella formosa</i>	0.001	0.001	0.006	0.003
<i>Aulacoseira granulata</i>	0.001	0.003	1.000	0.150
<i>Closterium moniliferum</i>	0.0001	0.001	—	—
<i>Cyclotella</i> sp.	—	—	0.040	0.030
<i>Cymbella ventricosa</i>	—	—	0.005	0.008
<i>Fragilaria capucina</i>	—	—	0.240	0.090
<i>Gomphonema acuminatum</i>	—	—	0.006	0.009
<i>Gyrosigma acuminatum</i>	—	—	0.010	0.710
<i>Navicula</i> sp.	0.0002	0.001	0.090	0.023
<i>Nitzschia</i> sp.	0.0003	0.008	0.036	0.004
<i>Stauroneis anceps</i>	—	—	0.002	0.017
<i>Surirella biseriata</i>	—	—	0.010	1.010
<i>Synedra ulna</i>	—	—	0.005	0.005
<i>Tropidoneis lepidoptera</i>	—	—	0.005	0.137
Chlorophyta	99.026	98.550	0.374	0.592
<i>Closterium</i> sp.	—	—	0.050	0.150
<i>Coelastrum microporum</i>	—	—	0.010	0.030
<i>Cosmarium</i> sp.	—	—	0.005	0.007
<i>Crucigenia quadrata</i>	—	—	0.040	0.010
<i>Crucigenia tetrapedia</i>	0.0003	0.00001	0.030	0.001
<i>Mougeotia</i> sp.	—	—	0.005	0.105
<i>Pediastrum boryanum</i>	—	—	0.021	0.014
<i>Pediastrum duplex</i>	—	—	0.047	0.214
<i>Pediastrum tetras</i>	—	—	0.110	0.040
<i>Phacus alatus</i>	0.0001	0.0002	—	—
<i>Scenedesmus acuminatus</i>	—	—	0.006	0.001
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	—	—	0.050	0.013
<i>Schroederia setigera</i>	0.0000	0.0001	—	—
<i>Staurastrum</i> sp.	—	—	0.001	0.006
<i>Tetraedron incus</i>	0.0001	0.0001	—	—
<i>Volvox</i> sp.	99.025	98.549	—	—
Chrysophyta	0.082	0.078	9.877	5.845
<i>Dinobryon bavaricum</i>	—	—	0.090	0.060
<i>Dinobryon divergens</i>	—	—	9.680	5.770
<i>Dinobryon sertularia</i>	0.082	0.078	—	—
<i>Mallomonas</i> sp.	—	—	0.002	0.005
<i>Synura</i> sp.	—	—	0.105	0.010
Cryptophyta	0.003	0.002	0.150	0.050
<i>Cryptomonas</i> sp.	0.003	0.002	0.150	0.050
Cyanophyta	0.886	1.356	87.970	86.480
<i>Anabaena lemmermannii</i>	—	—	85.030	84.600
<i>Anabaena</i> sp.	0.886	1.356	—	—
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	—	—	2.940	1.880
Dinophyta	0	0	0.122	4.774
<i>Ceratium hirundinella</i>	—	—	0.020	2.490
<i>Gymnodinium fuscum</i>	—	—	0.090	2.210
<i>Gymnodinium</i> sp.	—	—	0.006	0.063
<i>Peridinium</i> sp.	—	—	0.006	0.011
Xanthophyta	0	0	0.006	0.004
<i>Centritractus belonophorus</i>	—	—	0.006	0.004

Таблица 2. Количественные показатели, индексы сапробности и индексы разнообразия фитопланктона озер Банное и Холмовское в июне 2022 г.

Показатели	Озеро Банное	Озеро Холмовское
Численность, $\times 10^{10}$ кл/м ³	12.30 \pm 4.50	0.30 \pm 0.05
Биомасса, г/м ³	80.39 \pm 0.60	2.93 \pm 0.50
Количество видов, шт.	10 \pm 0.05	12 \pm 0.84
Индекс сапробности	1.60 \pm 0.01	1.91 \pm 0.01
Индекс Шеннона (H _n) по численности	0.15 \pm 0.03	0.75 \pm 0.13
Индекс Шеннона (H _b) по биомассе	0.20 \pm 0.12	0.84 \pm 0.14

ры составили диатомовые (16 видов) и зеленые (12 видов) водоросли. Абсолютным доминантом по численности и биомассе был представитель цианопрокариот *Anabaena lemmermannii* (в среднем 85.0% от суммарной численности и 84.6% от суммарной биомассы). Этот представитель водорослей широко распространен в северных областях умеренной зоны, являясь пресноводно-соленоватоводным видом и одним из обычных возбудителей летнего цветения воды. Как субдоминант на некоторых станциях отмечен *Dinobryon divergens* (в среднем 9.7% от суммарной численности и 5.8% от суммарной биомассы).

Фитопланктон оз. Банное был бедным по видовому составу (в среднем 10 видов). Численность в среднем составила 12.3×10^{10} кл/м³ (см. табл. 2). Среднее значение биомассы – 80.4 г/м³, что свидетельствует об интенсивном цветении воды [16]. Наибольшую долю в суммарной численности и биомассе имели представители зеленых водорослей, и лишь 1% и менее привнесла колониальная цианопрокариота *Anabaena* sp. (см. табл. 1). Низкие значения индекса Шеннона (см. табл. 2), рассчитанные по численности (в среднем 0.15) и биомассе (в среднем 0.20), обусловлены абсолютным доминированием одного вида по численности и биомассе, что свидетельствует о низком таксономическом разнообразии.

Фитопланктон оз. Холмовское также имел бедный видовой состав (число видов от 7 до 16). Низкие значения индекса Шеннона, рассчитанные по численности (в среднем 0.75) и биомассе (в среднем 0.84), обусловлены доминированием одного вида, что также свидетельствует о низком разнообразии. Численность фитопланктона изменялась от 0.1×10^{10} до 0.5×10^{10} кл/м³, в среднем составляя 0.3×10^{10} кл/м³ (см. табл. 2). Значения биомассы фитопланктона, находившиеся в диапазоне от 1.3 до 5.6 г/м³, свидетельствуют о цветении воды в умеренных пределах [16].

Наибольшую долю и по суммарной численности, и по биомассе имели представители цианопрокариот, доля которых достигала свыше 90.0%. Иногда значительный вклад в суммарную чис-

ленность привносили золотистые микроводоросли (в среднем 13.4 и 14.5% от общей численности соответственно) за счет представителей рода *Dinobryon* или динофитовые (в среднем 13.0% от общей биомассы) за счет крупной микроводоросли *Ceratium hirundinella*.

Оценка качества вод оз. Банное показала, что индикаторные виды составляли 57.0% от общего числа видов, из них большинство являются показателями β - и олиго- β -мезосапробных условий. Индекс сапробности в среднем составил 1.6, что соответствует II классу качества вод и характеризует воды как “слабозагрязненные”.

Оценка качества вод оз. Холмовское показала, что в летний период индикаторные виды составляли 55% от общего числа видов, из которых большинство являются показателями β -мезосапробных условий. Также в значительном количестве обнаружены виды-индикаторы олиго-, олиго- β -мезосапробных вод. Индекс сапробности изменялся в малом диапазоне – от 1.84 до 1.99 и в среднем составил 1.91, что соответствует II классу качества вод и характеризует воды как “слабозагрязненные”.

Таким образом, исследуемые фитопланктонные сообщества характеризуются низким таксономическим богатством планктона, структура и количественные показатели свидетельствуют о низкой устойчивости сообществ. В озерах отмечено цветение воды, причиной которого может служить поступление в водоемы минеральных, особенно фосфоросодержащих, синтетических моющих веществ и органических загрязнителей. Высокие значения количественных показателей в оз. Банное могут свидетельствовать об эвтрофикации. Цветение цианопрокариот, наблюдаемое в середине лета в оз. Холмовское, также может служить признаком эвтрофирования экосистемы [17], происходящим в результате как вероятного естественного старения водоема, так и антропогенного воздействия. Антропогенные воздействия в большинстве случаев приводят к исчезновению из сообществ и экосистем наиболее специализированных видов. За этим следуют сокращение трофических связей, упрощение трофических сетей, изме-

нение структуры сообществ и экосистем. Под влиянием загрязнения и эвтрофирования водоемов разнообразие и стабильность систем уменьшаются. При анализе индикаторных видов и расчете индекса сапробности водам озер Банное и Холмовское присвоен II класс качества, что характеризует их как “слабозагрязненные”.

Исследование выполнено в рамках государственного задания “Изучение изменений в экосистеме р. Северная Двина и в водоемах особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Европейского Северо-Востока России в условиях климатических сукцессий и воздействия антропогенных факторов” № 122011800593-4 (оз. Холмовское) и при финансовой поддержке гранта РНФ “Оценка современного состояния пресноводных экосистем Соловецкого архипелага (фундаментальный и прикладной аспекты)” № 22-14-20045 (оз. Банное).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Крылов А.В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.
2. Алимов А.Ф. Изменения структуры сообществ животных при эвтрофировании и загрязнении водных экосистем // Докл. РАН. 2010. Т. 433. № 2. С. 1–4.
3. Yongzhen Pei, Yunfei Lv., Changguo Li. Evolutionary consequences of harvesting for a two-zooplankton one-phytoplankton system // Appl. Math. Model. 2012. V. 36. Iss. 4. P. 1752. <https://doi.org/10.1016/j.apm.2011.09.015>
4. Коновалова О.А. Фитопланктон как показатель качества воды разнотипных водоемов территории г. Омска // Вестник АлтГАУ. 2010. № 5. С. 64–67.
5. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Ред. Абакумов В.А. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. 318 с.
6. Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. Сине-зеленые водоросли. М.: Советская наука, 1953. 653 с.
7. Дедусенко-Шеголева Н.Т., Голлербах М.М. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 5. Желто-зеленые водоросли. Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 272 с.
8. Диатомовый анализ. Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей. Порядки Centrales и Mediales. Л.: Государственное изд-во геологич. лит-ры, 1949. 446 с.
9. Диатомовый анализ. Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей. Порядок Pennales. Л.: Государственное изд-во геологич. лит-ры, 1950. 630 с.
10. Еленкин А.А. Сине-зеленые водоросли СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 984 с.
11. Комаренко Л.Е., Васильева И.И. Пресноводные зеленые водоросли водоемов Якутии. М.: Наука, 1978. 284 с.
12. Матвиенко А.М. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 3. Золотистые водоросли. М.: Советская наука, 1954. 188 с.
13. Михеева Т.М. Альгофлора Беларуси. Таксономический каталог. Минск: БГУ, 1999. 396 с.
14. РД 52.24.643-2002 Метод комплексной оценки степени загрязненности поверхностных вод по гидрохимическим показателям. СПб.: Гидрометеоздат, 2003. 55 с.
15. РД 52.24.309-2016. Организация и проведение режимных наблюдений за состоянием и загрязнением поверхностных вод суши. Ростов-на-Дону: Росгидромет, ФГБУ “ГХИ”, 2016. 104 с.
16. Протасов В.Ф., Матвеев А.С. Экология: Термины и понятия. Стандарты, сертификация. Нормативы и показатели: Учеб. и справочное пос. М.: Финансы и статистика, 2001. 208 с.
17. Никулина В.Н. Планктонные сине-зеленые водоросли восточной части Финского залива // Исследование водных экосистем / Тр.ЗИН АН СССР. 1989. Т. 205. С. 26–37.

УДК 574.91:599.32/.38

ПОЙМА КАК КОРИДОР ДЛЯ ДИСПЕРСИИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОМ ЛАНДШАФТЕ

© 2023 г. О. В. Толкачёв^a, *, С. В. Мухачева^a

^aИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

*e-mail: olt@mail.ru

Поступила в редакцию 22.03.2023 г.

После доработки 14.04.2023 г.

Принята к публикации 25.04.2023 г.

Ключевые слова: дисперсия, ландшафтный коридор, мелкие млекопитающие, групповое мечение, родамин В

DOI: 10.31857/S0367059723050128, **EDN:** VQEBYA

Фрагментация ландшафтов признана одной из существенных угроз для сохранения биологического разнообразия [1, 2]. Основным предлагаемым методом решения данной проблемы является создание и поддержание “коридоров” между частично изолированными участками местообитаний. Такие структуры должны способствовать передвижениям особей между локальными популяциями, обеспечивая их функциональную связность. Основная проблема при организации коридоров связана с недостаточностью данных о дальних передвижениях многих видов животных в связи со свойствами ландшафтов, что мешает выработке стандартов. Наличие структурной ландшафтной связности между местообитаниями не гарантирует функциональную связность локальных популяций животных и требует специальной проверки [3].

Цель настоящего исследования – оценить связующую роль прирусловой растительности малой реки для популяций нескольких видов мышевидных грызунов и землероек. Предполагалось, что лесные виды мелких млекопитающих (ММ) будут передвигаться между участками леса преимущественно вблизи русла, а не по открытым участкам. Дополнительно решалась методическая задача – проверка целесообразности применения ответвлений заборчиков (“закрылок”) при отлове ММ цилиндрами. Ранее эта модификация методики показала свою эффективность по отношению к амфибиям и рептилиям, но не проверялась на ММ [4].

Исследование выполнено в Первоуральском городском округе Свердловской области, Россия (56°51′10.75″ с.ш., 59°48′41.06″ в.д.). В качестве полигона для проведения работ выбрана территория, включавшая массивы елово-пихтовых лесов с примесью сосны и березы, отделенные друг от

друга полосой сельхозугодий шириной не менее 500 м, засеянных кормовыми травами (далее условно “поле”) (рис. 1). На всем протяжении полигон пересекает р. Листвянка, которая относится к малым рекам. В период исследований ширина ее русла составляла от 1 до 3 м. Прирусловая зона шириной 100–120 м, которую мы рассматривали в качестве возможного ландшафтного коридора, включала как луговые, так и лесные участки (далее условно “пойма”).

Для проверки гипотезы в обоих лесных массивах проведено групповое мечение животных с помощью приманки с родамином В (производство КНР). Приманку изготавливали на основе овсяных хлопьев по методике, опубликованной ранее [5]. Концентрация маркера составляла 800 мг/кг сухих хлопьев. Приманку перед использованием опрыскивали нерафинированным подсолнечным маслом и распределяли на двух участках площадью по 3 га из расчета 4 кг приманки на 1 га (за один тур). Расстояние между площадками мечения и ближайшими линиями отлова составляло 380 м. Для обеспечения постоянного потока меченых животных процедуру повторяли раз в две недели, что соответствует минимальному сроку сохранения приманки [6].

В период с 12 июля по 10 сентября 2021 г. животных отлавливали с помощью линий цилиндров с заборчиками [7]. На полигоне было установлено шесть стометровых линий – по 3 линии с каждой стороны реки перпендикулярно руслу (см. рис. 1). Расстояние между линиями на каждом из берегов составляло около 150 м. Заборчики были изготовлены из армированного полиэтилена толщиной 200 мкм и высотой 30 см. Полиэтилен крепили к колышкам, вбитым в землю через каждые 1.5–2 м. В отличие от оригинальной методики [7] из-за крайне сухой и твердой почвы края

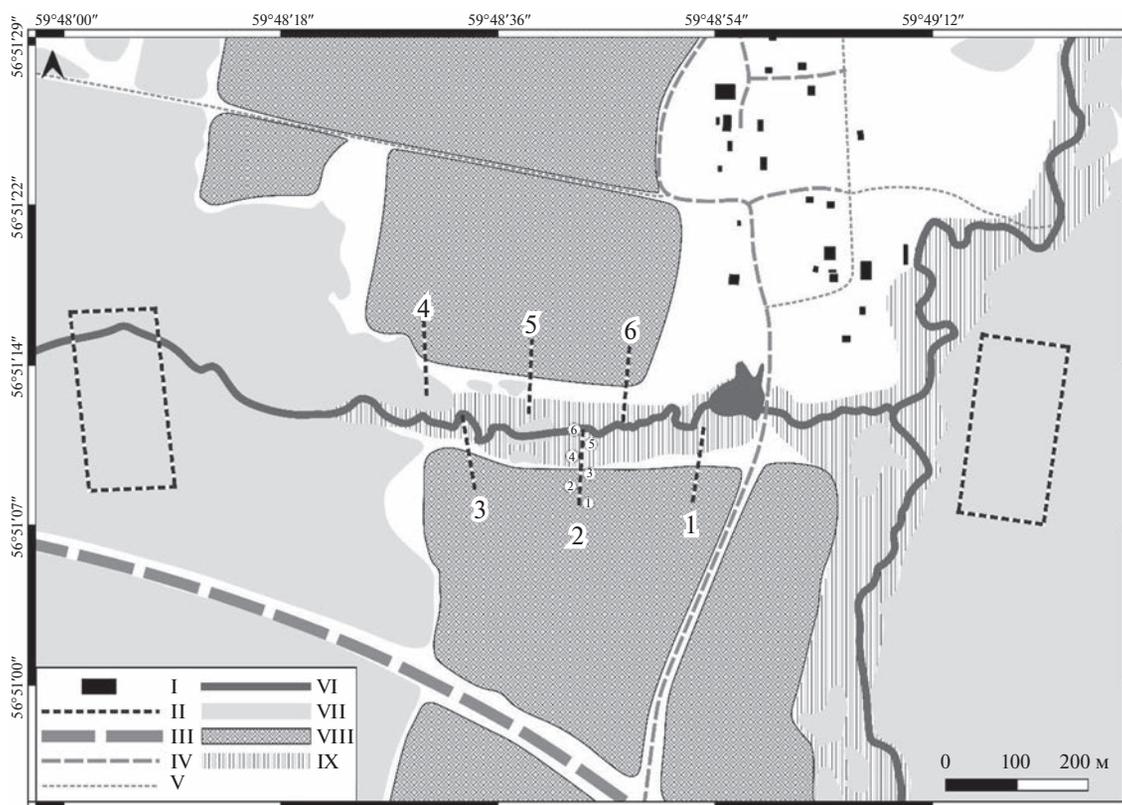


Рис. 1. Пространственный план эксперимента: I – здания; II – площадки мечения и линии заборчиков; III – асфальтированные дороги; IV – гравийные дороги; V – грунтовые дороги; VI – реки; VII – лес; VIII – обрабатываемые поля; IX – прирусловая растительность; крупные цифры – номера учетных линий, мелкие – номера цилиндров.

заборчиков не вкапывали, а фиксировали в земле с помощью гвоздей с пластиковыми шайбами. Цилиндры из пластика (по 6 на линию) диаметром 30 см и глубиной 50 см устанавливали через 15 м друг от друга. Одна половина каждой линии находилась в поле (цилиндры 1–3), а вторая – в пойме (цилиндры 4–6). Каждый цилиндр в линиях 1, 2 и 6 был дополнен четырьмя короткими (1 м) заборчиками, отходящими от оси основного заборчика на 45° [4].

Авторы руководства [8] рекомендуют использовать в качестве фиксирующей жидкости в цилиндрах спирты со слоем масла, предотвращающего испарение. Мы не могли использовать такой способ, так как масло препятствует обнаружению родаминовой метки. Поэтому цилиндры на 15–20 см заполняли фиксатором “Альдофикс” на основе глиоксаля (производитель ООО “Новохим”, Россия) и прикрывали крышками от дождя для предотвращения разбавления раствора. “Альдофикс” испаряется медленно и защиты маслом не требует. Кроме того, он не имеет резкого запаха, который мог бы отпугнуть животных, при этом обеспечивает хорошую сохранность зверьков. Проверку цилиндров прово-

дили раз в пять дней (всего 11 туров). Пойманных зверьков помещали в индивидуальные пластиковые пакеты. В лабораторных условиях зверьков сушили и проводили поиск родаминовой метки [5]. Затем особей вскрывали для уточнения их пола и возраста. Видовая диагностика проведена с использованием краниального материала.

Сравнение долей меченых особей в двух местообитаниях выполнили с помощью критерия χ^2 . Его же использовали для тестирования значимости различий по числу особей, отловленных в разных цилиндрах, а также на линиях с “закрылками” и без них. Определение факторов, влияющих на общее обилие ММ в конкретной точке (уникальный № цилиндра, 36 шт.), провели методом ЛМЕ (Модель линейных смешанных эффектов). Набор факторов включал местообитание (поле/пойма), уникальный № цилиндра и вид животного. В качестве группирующей переменной учитывали номер тура проверки (1–11). Тесты отношения правдоподобия использованы для определения общей значимости модели, значимости эффекта группирующей переменной и оценки необходимости включения в модель взаимодействий факторов. Для сравнения моделей

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

Местообитание	Вид	Всего отловлено, ос.	Количество меченых, ос.
Поле	<i>Agricola agrestis</i> (Linnaeus, 1761)	3	1
	<i>Microtus arvalis</i> (Pallas, 1778)	30	3
	<i>Myodes glareolus</i> (Schreber, 1780)	3	0
	<i>Myodes rutilus</i> (Pallas, 1779)	1	0
	<i>Sicista betulina</i> (Pallas, 1779)	7	2
	<i>Sorex araneus</i> (Linnaeus, 1758)	8	1
	<i>Sorex caecutiens</i> (Laxmann, 1788)	1	0
	<i>Sorex minutus</i> (Linnaeus, 1766)	1	0
	Всего	54	7
Пойма	<i>Apodemus agrarius</i> (Pallas, 1771)	3	1
	<i>Micromys minutus</i> (Pallas, 1771)	4	0
	<i>Agricola agrestis</i>	5	2
	<i>Microtus arvalis</i>	99	7
	<i>Alexandromys oeconomus</i> (Pallas, 1776)	20	0
	<i>Myodes glareolus</i>	51	8
	<i>Craseomys rufocanus</i> (Sundevall, 1846)	2	0
	<i>Myodes rutilus</i>	7	2
	<i>Sicista betulina</i>	37	7
	<i>Sorex araneus</i>	14	1
	<i>Sorex caecutiens</i>	11	2
	<i>Sorex isodon</i> (Turov, 1924)	1	1
	<i>Sorex minutus</i>	19	2
	<i>Sylvaemus uralensis</i> (Pallas, 1811)	11	2
		Всего	284

применяли скорректированный информационный критерий Акаике (AICc). Все статистические анализы проводили с использованием R 4.2.2 [10]. Набор всех возможных моделей получен с помощью пакета MuMIn [11].

Всего отловлено 338 животных 14 видов, из которых 42 имели метку (табл. 1). Доля меченых в поле и пойме не отличалась ($df = 1$; $\chi^2 = 0.02$; $P = 0.89$), однако общее количество зверьков и число меченых, отловленных в двух местообитаниях, различалось в 5 раз: в пойме отловили 284 зверьков (35 меченых), а в поле — 54 (7 меченых). В цилиндрах, установленных в поле, уловистость увеличивается по мере приближения к пойме (рис. 2).

Полная модель, объясняющая количество пойманных в разных точках животных, помимо основных факторов, включала их взаимодействия: местообитание \times вид, закрылки \times вид, вид \times № цилиндра. Полный спектр состоял из 35 моделей. Лучшая модель включает только факторы “местообита-

ние”, “вид” и их взаимодействие (табл. 2). Эта модель значимо отличалась от редуцированной ($P < 0.001$) и от модели без группирующей переменной ($P < 0.001$). Относительный вес остальных моделей был значительно меньше ($\Delta AICc > 2$) [9]. Хотя фактор “закрылки” не вошел в лучшую модель, общее количество отловленных зверьков было выше в цилиндрах с “закрылками” (197 ос. против 142) и различие было значимым ($df = 1$; $\chi^2 = 4.83$; $P = 0.03$).

Известно, что в цилиндры ловятся преимущественно нерезидентные животные [12, 13]. Поэтому большинство и меченых, и немеченых особей, отловленных нами, вероятно, не были резидентами. Поскольку меченые животные на расстоянии 380 м и более от площадки мечения были отловлены в основном в пойме, это местообитание, по видимому, является более благоприятным для дальних передвижений охваченного спектра видов ММ благодаря особым микроклиматическим

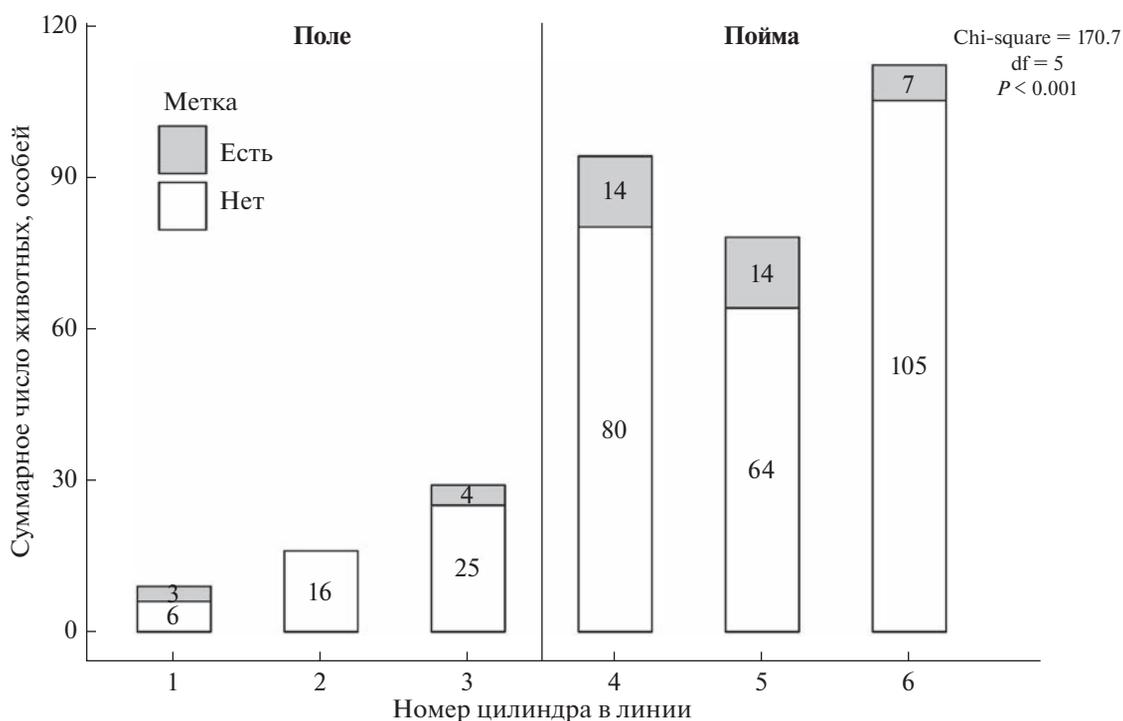


Рис. 2. Суммарное число отловленных и помеченных животных в зависимости от положения цилиндра в линии.

условиям и разнообразию растительности. В период исследования погода была жаркой и засушливой, что могло дополнительно повысить привлекательность поймы для ММ. Лесные виды (*Myodes* spp., *S. uralensis*, *Sorex* spp.) встречались в поле на разном удалении от поймы с заметным уменьшением в последнем цилиндре (цил. 3 – 5 ос., 2 – 6 ос., 1 – 3 ос.). Среди них был только один меченый зверек (*S. araneus* в цил. 3).

Наша гипотеза о том, что лесные виды мышевидных грызунов и землероек будут перемещаться преимущественно в пределах границ пойменной растительности, подтвердилась – пойма малой реки функционировала как ландшафтный коридор для ММ, совершающих дальние передвижения в процессе дисперсии в сельскохозяйственном ландшафте, обеспечивая тем самым функциональную связность локальных популя-

ций. В ходе эксперимента впервые получены данные о дальних передвижениях равнозубой бурозубки – меченая половозрелая самка-сеголеток была отловлена на линии 1 (дальность передвижения минимум 380 м) спустя 15 дней после начала мечения. Показано, что установка “закрылок” повышает эффективность отлова ММ цилиндрами с заборчиками.

Работа выполнена в рамках госзадания ИЭРиЖ УрО РАН (№ 122021000082-0, 122021000076-9).

Авторы выражают признательность Ю.Л. Суморокову и Е.И. Куваевой за помощь в полевых работах, анонимным рецензентам – за конструктивные замечания к тексту рукописи.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов и подтверждают, что в работе с животными соблюдались общепринятые этические нормы.

Таблица 2. Лучшие модели, объясняющие число отловленных животных

Модель	β_0	Место-обитание	Вид	Место-обитание × вид	Закрылки	№ цилиндра	Закрылки × вид	Вид × № цилиндра	AICc	Δ AICc	W_i
1	0.00	+	+	+	–	–	–	–	2353	0	0.8
2	–0.01	+	+	+	+	–	–	–	2356	3	0.2

Примечание. β_0 – свободный член регрессионного уравнения, AICc – информационный критерий Акаике, скорректированный для малых выборок; Δ AICc – величина отличия от лучшей модели; W_i – относительный вес модели; прочерк – фактор использован в анализе, но не вошел в данную модель.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Bennett A.F.* Linkages in the landscape: The role of corridors and connectivity in wildlife conservation. IUCN – the World Conservation Union. 2003. 254 p.
2. *Cote J., Bestion E., Jacob S.* et al. Evolution of dispersal strategies and dispersal syndromes in fragmented landscapes // *Ecography*. 2017. V. 40. P. 56–73.
3. *Gustafsson L., Hansson L.* Corridors as a conservation tool // *Ecol. Bull.* 1997. V. 46. P. 182–190.
4. *McKnight D.T., Tyler L.D., Day B.L.* An effective method for increasing the catch-rate of pitfall traps // *The Southwest. Nat.* 2013. V. 58. № 4. P. 446–449.
5. *Толкачев О.В., Беспмятных Е.Н.* Новый метод детекции родаминовой метки и возможности его применения в зоологических исследованиях // *Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология*. 2019. Т. 12. № 4. С. 352–365.
6. *Tolkachev O.* A new baiting scheme and simple method of rhodamine B detection could improve biomarking of small mammals // *Eur. J. Wildl. Res.* 2019. V. 65. № 10. P. 1–10.
7. *Охотина М.В., Костенко В.А.* Полиэтиленовая пленка – перспективный материал для изготовления ловчих заборчиков // *Труды Биолого-почвенного института. Новая серия*. 1974. Т. 17(120). С. 190–196.
8. *Sikes R.S., Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists.* Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education // *J. of Mammology*. 2016. V. 97. P. 663–688.
9. *Burnham K.P., Anderson D.R.* Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2-nd ed. New York: Springer-Verlag, Inc, USA, 2002. 488 p.
10. R Core Team. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2022. URL <https://www.R-project.org/>.
11. *Barton K.* 2020. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.17. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
12. *Наумов Н.П.* Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок // *Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и мед. зоол.* 1955. Вып. 9. С. 179–202.
13. *Щипанов Н.А., Купцов А.В., Калинин А.А.* и др. Коноуса и живоловки ловят разных землероек-бурозубок (*Insectivora, Soricidae*) // *Зоол. журн.* 2003. Т. 82. Вып. 10. С. 1258–1265.

УДК 581.524.12

О ПЛОЩАДИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ, ОБЕСПЕЧИВАЮЩЕЙ СОХРАНЕНИЕ ИХ ВИДОВОГО БОГАТСТВА В УСЛОВИЯХ ВОЗДЕЙСТВИЯ ДОМИНИРУЮЩИХ ВИДОВ

© 2023 г. В. В. Акатов^{a, b, *}, Т. В. Акатова^b, Д. Ф. Афанасьев^{c, d},
Т. Г. Ескина^b, Н. М. Сушкова^c, С. Г. Чефранов^a

^a Майкопский государственный технологический университет, Россия 385000 Майкоп, ул. Первомайская, 191

^b Кавказский государственный природный биосферный заповедник, Россия 385000 Майкоп, ул. Советская, 187

^c Азово-Черноморский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (“АзНИИРХ”), Россия 344002 Ростов-на-Дону, ул. Береговая, 216

^d Донской государственный технический университет, Россия 344000 Ростов-на-Дону, пл. Гагарина, 1

*e-mail: akatovmgti@mail.ru

Поступила в редакцию 14.12.2022 г.

После доработки 21.03.2023 г.

Принята к публикации 11.04.2023 г.

Ключевые слова: наземные растительные сообщества, макрофитобентос, доминирование, видовое богатство

DOI: 10.31857/S0367059723050037, **EDN:** JVISEJ

Глобальные изменения среды, например смена способов землепользования, потепление климата или эвтрофирование местообитаний, могут оказаться благоприятными для некоторых аборигенных видов растений и будут способствовать росту их численности и степени доминирования в сообществах [1, 2]. Распространение чужеродных видов растений может иметь те же последствия — все большее их число будет доминировать в растительном покрове [3]. Высказывается опасение, что эти процессы могут представлять угрозу для существования других видов растений, а соответственно и для фиторазнообразия регионов в целом [1, 2, 4].

Но способны ли доминанты влиять на видовое богатство крупных участков растительного покрова? Результаты некоторых исследований [5–7] не подтверждают это опасение. Они свидетельствуют о том, что доминанты, достигающие высокого проективного покрытия, обычно снижают видовое богатство сообществ на небольших участках, но сила этого эффекта ослабевает по мере увеличения пространственного масштаба исследования. Предполагается, что это может быть связано с характером их воздействия на сопутствующие виды растений — неизбирательным либо избирательным, но при условии, что менее устойчивыми к этому фактору являются обычные, а не редкие виды [6–8]. При этом универсальность данной закономерности была оспорена [9].

Мы оценили характер воздействия чужеродных и аборигенных доминантов на сопутствующие виды растений на примере нескольких десятков участков природных и синантропных травяных сообществ юга России и макрофитобентоса Черного и Азовского морей [8, 10]. Был сделан вывод, что доминанты, способные избирательно воздействовать на другие виды, не имеют широкого распространения в растительном покрове этого региона [8, 10].

Если воздействие доминантов на сопутствующие виды растений является неизбирательным (т. е. виды исключаются из небольших участков сообществ случайным образом), то каждый из этих видов имеет определенную вероятность быть обнаруженным на участках с любой степенью доминирования. В этом случае сообщества с низкой и высокой степенью доминирования (LD и HD) должны характеризоваться сходным размером видового пула и соответственно включать сходное число видов, если их площадь достаточно велика. Как следует из работы M. Gaertner et al. [5], для растительных сообществ средиземноморского типа воздействие чужеродных доминантов становится малозаметным на участках площадью более 100 м². Другие работы, касающиеся этой проблемы, нам не известны.

В настоящем сообщении мы рассмотрели данный вопрос на примере пяти участков наземных травяных сообществ (полян, залежей и пустырей) и одного участка макрофитобентоса с доминиру-

Таблица 1. Характеристика участков растительных сообществ

Доминанты (константные виды)	Месторасположение (высота над ур. м., координаты)	$S_{HD}/S_{LD}/Q$	
		4 м ²	100 м ²
<i>Pteridium aquilinum</i> (<i>Astrantia maxima</i> , <i>Betonica macrantha</i> , <i>Brachypodium pinnatum</i> , <i>Galega orientalis</i> , <i>Ranunculus caucasicus</i>)	Поляна на хр. Азиш-Тау, бас. р. Белая, Краснодарский край (1340 м, 44°09'14" с.ш., 40°04'33" в.д.)	21.6/33.5/0.64	74/80/0.93
<i>Silphium perfoliatum</i> (<i>Poa angustifolia</i> , <i>Brachypodium pinnatum</i> , <i>Elymus repens</i> , <i>Cruciata laevipes</i> , <i>Pentanema aspera</i>)	Старая залежь на террасе р. Белая в окрестностях пос. Каменноостровский, Республика Адыгея (370 м, 44°21'19" с.ш., 40°11'58" в.д.)	11.6/16.3/0.71	49/53/0.93
<i>Calamagrostis epigejos</i> (<i>Poa angustifolia</i> , <i>Agrimonia eupatoria</i> , <i>Holcus lanatus</i> , <i>Agrostis gigantea</i> , <i>Convolvulus arvensis</i>)	Старая залежь на террасе р. Белая в окрестностях пос. Каменноостровский, Республика Адыгея (279 м, 44°31'05" с.ш., 40°08'29" в.д.)	12.8/24.6/0.54	50/63/0.79
<i>Solidago canadensis</i> (<i>Elymus repens</i> , <i>Poa angustifolia</i> , <i>Rubus caesius</i> , <i>Potentilla reptans</i> , <i>Cruciata laevipes</i>)	Пустырь в окрестностях г. Майкопа, бас. р. Белая, Республика Адыгея (201 м, 44°38'11" с.ш., 40°04'22" в.д.)	12.7/18.3/0.69	54/60/0.90
<i>Glycyrrhiza glabra</i> (<i>Thinopyrum elongatum</i> , <i>Elymus repens</i> , <i>Poa angustifolia</i> , <i>Ambrosia artemisiifolia</i> , <i>Galium humifusum</i>)	Пустырь в окрестностях хут. Прорвенский, Краснодарский край, Приазово-Кубанская низменность (0 м, 45°32'38" с.ш., 37°42'22" в.д.)	7.3/11.2/0.69	22/27/0.81
<i>Zostera noltei</i> и <i>Z. marina</i> (<i>Chara baltica</i> , <i>Chaetomorpha linum</i> , <i>Pneophyllum fragile</i> , <i>Vertebrata reptabunda</i>)	Мелководье Таманского залива Азовского моря около пос. Сенной, Краснодарский край (глубина 0.7–0.8 м, 45°16'48" с.ш., 36°58'33" в.д.)	3.4/5.3/0.64	12/13/0.92

Примечание: S_{LD} — число видов на участках растительных сообществ с относительно низким (20–50%) проективным покрытием доминирующего вида, S_{HD} — с относительно высоким покрытием (75–99%); $Q = S_{HD}/S_{LD}$.

ванием аборигенных и чужеродных видов, способных образовывать густые и высокие заросли: *Calamagrostis epigejos*, *Glycyrrhiza glabra*, *Pteridium aquilinum*, *Zostera noltei* и *Z. marina* (аборигенные виды), *Solidago canadensis* и *Silphium perfoliatum* (родина Северная Америка). Краткая информация о сообществах и местах их расположения приведена в табл. 1. Номенклатура сосудистых растений дана по [11], макроводорослей — по [12].

Сбор фактического материала был выполнен в летний полевой сезон 2022 г. В пределах каждого участка наземной растительности, выбранного нами в качестве объекта исследования, мы по возможности максимально равномерно заложили и описали по 50 пробных площадок размером 2 × 2 м. Из них 25 площадок (их общая площадь 100 м²) были заложены на участках с относительно низким проективным покрытием доминирующего вида (20–50%) и 25 — с высоким (75–99%). Заложить существенно большее число пробных площадок оказалось затруднительно из-за отсутствия на местности достаточных по размеру пространственно однородных участков растительного покрова с доминированием определенного вида.

Для каждой группы описаний отдельно с LD и HD путем последовательного их объединения мы построили по десять рядов накопления видов (число видов в одном описании — на 4 м², в двух — на 8 м², ... в 25 — на 100 м²). Порядок объединения

описаний для каждого из 10 вариантов определяли на основе генератора случайных чисел. Для каждого выборочного усилия (суммарной площади пробных площадок — A) рассчитали среднее число видов (формирование рядов накопления видового богатства выполнено по [13, 14]). В итоге определили отношение значений этой характеристики для групп описаний сообществ с HD (S_{HD}) к ее значениям для таких же по объему групп описаний сообществ с LD (S_{LD}). Аналогичная работа была выполнена на участке макрофитобентоса с разным суммарным проективным покрытием *Z. noltei* и *Z. marina*: были отобраны и обработаны пробы с 30 площадок размером 0.5 × 0.5 м на участках с относительно высоким общим покрытием этих видов и с 30 площадок такого же размера — с относительно низким; построены по 10 рядов накопления видов; оценены значения соотношения S_{HD}/S_{LD} (Q). Максимальное выборочное усилие было определено опытным путем.

Так как соотношение S_{HD}/S_{LD} (Q) имеет предел роста (Q_{max}), его зависимость от выборочного усилия (A) была аппроксимирована логистической функцией:

$$Q(A) = \frac{N}{1 + 10^{a+bA}} + C. \quad (1)$$

Параметры данного уравнения (N , C , a , b) определяли методом общего понижающего гра-

Таблица 2. Значения параметров модели (1), описывающей соотношение между $Q (S_{HD}/S_{LD})$ и площадью участков сообществ (A) с доминированием определенных видов

Доминанты	Параметры уравнения (1)						
	a	b	C	N	R^2	Q_{\max}	A_E
<i>Pteridium aquilinum</i>	-1.23	-0.03	-5.20	6.12	0.98	0.91	48.5
<i>Silphium perfoliatum</i>	-1.27	-0.01	-4.96	5.91	0.97	0.95	127.2
<i>Clamagrostis epigejos</i>	-1.30	-0.02	-5.15	5.94	0.99	0.80	100.1
<i>Solidago canadensis</i>	-0.34	-0.01	0.00	1.00	0.95	1.00	237.4
<i>Glycyrrhiza glabra</i>	1.30	-0.03	0.59	0.22	0.96	0.81	105.2
<i>Zostera noltei</i> и <i>Z. marina</i>	-1.82	-0.29	-23.13	24.04	0.93	0.92	5.6

Примечание: $Q (S_{HD}/S_{LD})$ – соотношение между числом видов на участках сообществ с равной площадью, но при этом с низким (S_{LD}) и высоким (S_{HD}) покрытием доминирующего вида; a , b , C и N – константы; $Q_{\max} = C + N$ – прогнозируемое максимально высокое значение Q ; A_E – ожидаемая площадь (m^2), для которой рассматриваемое соотношение (Q) будет отличаться от его предельного значения (Q_{\max}) не более чем на 1%.

диента (ОПГ) в среде Excel 2013. Их значения, которые приводятся в табл. 2, позволяют определить характеристики, существенные для решения поставленной задачи, в частности

$$Q_{\max} = \lim_{A \rightarrow \infty} Q(A) = N + C. \quad (2)$$

Кроме того, характер зависимости $Q(A)$, установленный на основе фактических данных, позволяет оценить (прогнозировать) ожидаемую площадь (A_E), для которой рассматриваемое отношение (Q) будет отличаться от его предельного значения (Q_{\max}) не более чем на 1%.

Характер изменения фактического соотношения S_{HD}/S_{LD} (Q) на градиенте суммарной площади участков (A) показан на рис. 1 и в табл. 1. Видно, что для отдельных пробных площадок, заложенных в наземных сообществах (участков сообществ площадью 4 m^2), значения Q варьируют в пределах 0.54–0.71; для групп площадок с общей площадью 100 m^2 – 0.79–0.93. В частности, для участков сообществ с доминированием *Calamagrostis epigejos* и *Glycyrrhiza glabra* – 0.54 и 0.61 (4 m^2), а также 0.79 и 0.81 (100 m^2); с доминированием *Solidago canadensis*, *Silphium perfoliatum* и *Pteridium aquilinum* – 0.64–0.71 и 0.90–0.93. Таким образом, наши данные подтверждают предположение, что различие в видовом богатстве участков сообществ с LD и HD сокращается по мере увеличения их размеров [5–7]. Причем в 3 из 5 случаев участки наземных сообществ площадью 100 m^2 с LD и HD характеризуются близким видовым богатством, по крайней мере число видов в них различается не более чем на 10% (см. табл. 1 и рис. 1). На участке макрофитобентоса с доминированием *Z. noltei* и *Z. marina* фактические значения S_{HD}/S_{LD} составили в среднем 0.64 для 0.25 m^2 и 0.92 для 7.5 m^2 .

Из рис. 1 и табл. 2 видно, что регрессионные модели логистического типа объясняют долю дисперсии соотношения S_{HD}/S_{LD} (Q) на 93–99%

(в среднем на 96%), соответственно могут быть использованы для прогноза на основе экстраполяции наиболее вероятных предельных значений этой характеристики (Q_{\max}), а также площади участков растительных сообществ (A_E), на которой они могут быть достигнуты. Из табл. 1 и 2 видно, что для большинства участков наземных сообществ (кроме участка с доминированием *Solidago canadensis*) расчетные значения Q_{\max} близки к фактическим значениям Q для площади 100 m^2 . Это касается и сообществ с доминированием *Calamagrostis epigejos* и *Glycyrrhiza glabra*, хотя расчетные значения Q_{\max} для их участков, как и фактические для площади 100 m^2 , ниже, чем для участков сообществ с доминированием других видов. Применительно к участку сообщества с доминированием *Glycyrrhiza glabra* такой результат не является неожиданным, поскольку ранее нами были обнаружены признаки избирательного вытеснения этим доминантом других видов [8, 10]. В сообществах макрофитобентоса с доминированием *Z. noltei* и *Z. marina* расчетные значения Q_{\max} оказались равными 0.92, т.е., как и на большинстве наземных участков сообществ, близкими к максимальным фактическим значениям Q . При этом A_E составляет 5.5 m^2 (см. табл. 1 и 2).

Таким образом, наши результаты показывают, что при значительном росте проективного покрытия доминирующих видов участки наземных травяных сообществ суммарной площадью 100 m^2 и макрофитобентоса площадью 5–6 m^2 позволяют во многих случаях сохранить более 90% их видового богатства. При этом характер зависимости $Q(A)$, установленный на основе фактических данных, позволяет прогнозировать, что более крупные по размеру участки сообществ не являются более эффективными в этом отношении. Применительно к наземным сообществам наши выводы в целом согласуются с результатами, полученными

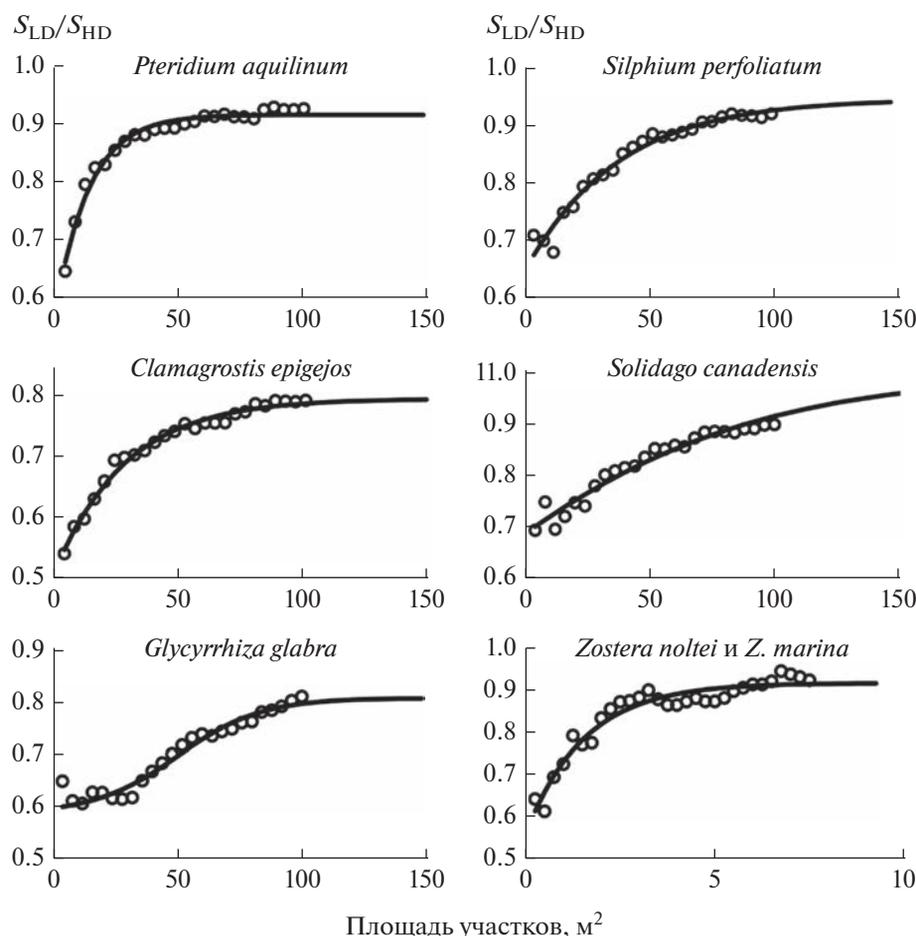


Рис. 1. Соотношение между Q (S_{HD}/S_{LD}) и площадью участков сообществ с доминированием определенных видов.

ми ранее для растительных сообществ средиземноморского типа [6]. Чтобы оценить их правомерность для сообществ других типов местообитаний, необходимы дальнейшие исследования.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 20-04-00364).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Hillebrand H., Bennett D.M., Cadotte M.W. Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes // *Ecology*. 2008. V. 89. № 6. P. 1510–1520. <https://doi.org/10.1890/07-1053.1>
- Czarniecka-Wiera M., Kącki Z., Chytry M., Palpurina S. Diversity loss in grasslands due to the increasing dominance of alien and native competitive herbs // *Biodiversity and Conservation*. 2019. V. 28. P. 2781–2796. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01794-9>
- Rejmánek M., Richardson D.M., Pyšek P. Plant invasions and invasibility of plant communities // *Vegetation Ecology*, Second Edition. Eddy van der Maarel and Janet Franklin. Chichester, United Kingdom: Wiley & Sons, Ltd., 2013. P. 387–424.
- Vila M., Ibanez I. Plant invasions in the landscape // *Landscape Ecol.* 2011. V. 26. P. 461–472. <https://doi.org/10.1007/s10988-011-9585-3>
- Gaertner M., Breeyen A.D., Hui C., Richardson D.M. Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: A meta-analysis // *Progress in Physical Geography*. 2009. V. 33. P. 319–338. <https://doi.org/10.1177/0309133309341607>
- Powell K.I., Chase J.M., Knight T.M. A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales // *Amer. J. Bot.* 2011. V. 98. № 3. P. 539–548. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000402>
- Powell K.I., Chase J.M., Knight T.M. Invasive plants have scale-dependent effects on diversity by altering species-area relationships // *Science*. 2013. V. 339. P. 316–318. <https://doi.org/10.1126/science.1226817>
- Akatov V.V., Akatova T.V., Afanasyev D.F. et al. Result of impact of dominants on species richness of plant communities: ordered or random species loss? // *Russ. J. of Ecology*. 2021. V. 52. № 4. P. 257–266. <https://doi.org/10.1134/S1067413621040032>

9. *Stohlgren T.J., Rejmánek M.* No universal scale-dependent impacts of invasive species on native plant species richness // *Biol. Lett.* 2014. V. 10: 20130939. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0939>
10. *Акатов В.В., Акатова Т.В., Афанасьев Д.Ф.* и др. Воздействие доминантов на видовое богатство растительных сообществ в контексте энергетической гипотезы // *Журн. общ. биол.* 2022. Т. 83. № 5. С. 336–345. <https://doi.org/10.31857/S0044459622040030>
11. *Plants of the World Online.* <https://powo.science.kew.org>.
12. *Guiry M.D., Guiry G.M.* *AlgaeBase.* World-wide electronic publication. Galway: National University of Ireland, 2020. <https://www.algaebase.org>.
13. *Magurran A.E.* *Measuring biological diversity.* Oxford: Blackwell Publishing, 2004. 256 p.
14. *Гелашвили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н.* Степенной характер накопления видового богатства как проявление фрактальной структуры биоценоза // *Журн. общ. биол.* 2007. Т. 68. № 3. С. 170–179.

УДК [574:539.16.047]+591.1+599.343.4

⁹⁰Sr В СКЕЛЕТЕ ГРЫЗУНОВ ИЗ ЗОНЫ ВОСТОЧНО-УРАЛЬСКОГО РАДИОАКТИВНОГО СЛЕДА: МЕЖ- И ВНУТРИВИДОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ НАКОПЛЕНИЯ

© 2023 г. В. И. Стариченко*

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

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

Поступила в редакцию 15.03.2023 г.

После доработки 11.04.2023 г.

Принята к публикации 17.04.2023 г.

Ключевые слова: ⁹⁰Sr, скелет, грызуны, Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС), экстраполяция

DOI: 10.31857/S0367059723050104, **EDN:** RXRBVL

Остеотропными являются органические (например, ализарин, тетрациклин) и неорганические (Ca, P, Mg) вещества, стабильные элементы (F, Pb, Cr, Zn, Be, V) и радиоактивные изотопы (⁴⁵Ca, ⁹⁰Sr, ⁹¹Y, ²¹⁰Pb, ²²⁴, ²²⁶, ²²⁸Ra, ²³⁸, ²³⁹Pu, ²⁴¹Am), многие из которых токсичны. Их опасность обусловлена тем, что, во-первых, эти вещества избирательно накапливаются в скелете и остаются в костной ткани на продолжительный срок, во-вторых, ряд остеотропных радионуклидов имеют длительный период полураспада, вследствие чего являются постоянным источником внутреннего облучения или интоксикации организма. К настоящему времени накоплен большой фактический материал по обмену остеотропных токсических веществ и эффектам их воздействия на организм позвоночных (см. обзоры [1–5] и др.), однако ряд проблем все еще не решен.

Размах индивидуальных показателей накопления остеотропных веществ внутри одного вида даже у лабораторных животных довольно широк. Например, в лабораторном эксперименте индивидуальные показатели обмена ⁹⁰Sr и стабильного фтора у мышей различаются в 2–8 раз при коэффициенте вариации 13.5–25.9 и 23.5–36.5% соответственно [6]. Еще больше диапазон значений в природных популяциях. В работе [7] обобщены все известные данные по коэффициентам перехода радионуклидов из среды в наземные и водные животные и растения, приведены численные значения коэффициентов (во многих случаях с разбросом на порядки величин), однако в большинстве случаев причины различий и разбросов авторы не объясняют, признавая наличие проблемы.

В последних обзорах литературы по состоянию наземных экосистем ВУРСа, Чернобыля и

Фукусимы [8–11] подчеркивается, что экстраполяция данных о биологических эффектах, полученных в лабораторных (контролируемых) условиях, для прогнозирования эффектов в полевых условиях является весьма сложной задачей. Это связано с тем, что при обитании животных на радиоактивно загрязненных территориях в условиях хронического поступления ⁹⁰Sr к влиянию эндогенных характеристик добавляются экзогенные факторы (уровень загрязнения территории обитания, год и сезон отлова, пищевые предпочтения). Значительный вклад в изменчивость депонирования ⁹⁰Sr в организме животных вносят неоднородность загрязнения почв и, как следствие, различия в кормовой базе. Показано, например, что на участках размером 0.2–0.5 км² разброс в плотностях загрязнения почв ⁹⁰Sr составляет 1.2–2.7 раза, а по мере удаления от центральной оси ВУРСа уровни загрязнения снижаются на три порядка величин [12]. Это делает актуальными именно полевые исследования природных популяций.

Не менее сложными являются проблемы межвидовых различий в уровне накопления радионуклидов. В частности, недостаточно известны механизмы формирования радиобиологически значимых межвидовых различий и их возможная роль в экологической специализации видов. Обычно видовой показатель — это среднее значение депонирования ⁹⁰Sr у отдельных индивидов представительной выборки, причем диапазон внутривидовых различий накопления радионуклида регулярно превышает межвидовые различия ([13, 14] и др.).

Актуальность цели настоящего исследования — оценить меж- и внутривидовые особенности аккумуляции остеотропных радионуклидов на примере

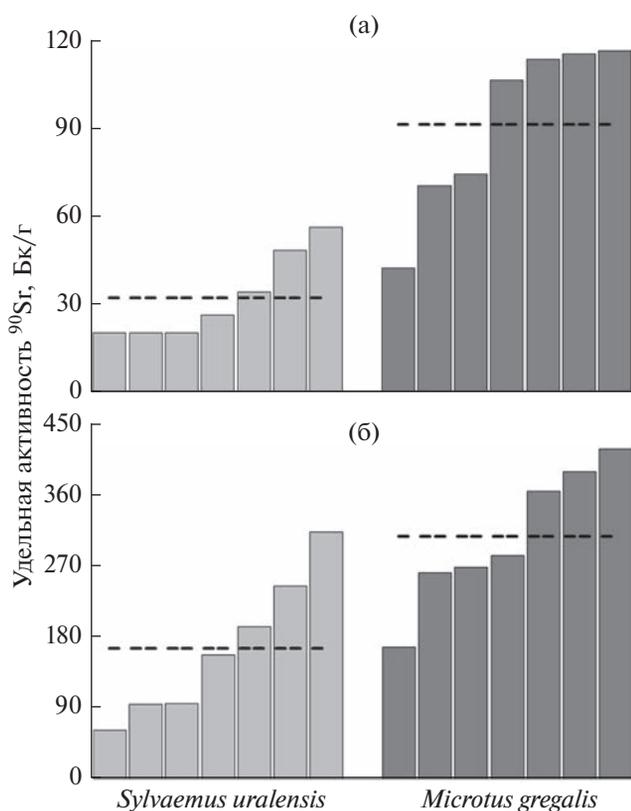


Рис. 1. Аккумуляция ^{90}Sr в скелете ювенильных животных (а) и неразмножающихся сеголеток (б) двух видов грызунов, отловленных в зоне ВУРСа с плотностью загрязнения почв $^{90}\text{Sr} \approx 0.74$ (а) и ≈ 3.7 МБк/м² (б). Штриховой линией обозначен средневидовой уровень.

депонирования ^{90}Sr в скелете грызунов, обитающих в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа), и проанализировать возможные причины этих различий. Нами ^{90}Sr рассмотрен не только как конкретный радионуклид, но и как индикатор депонирования других веществ, накапливающихся в скелете.

В работе использован костный материал малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pall, 1811) и узкочерепной полевки (*Microtus gregalis* Pall, 1779). Животные были отловлены в 2012 г. на двух участках ВУРСа с плотностью загрязнения ^{90}Sr в среднем 0.74 и 3.7 МБк/м². Из больших выборок животных проанализированы только те особи, которые принадлежали к одной функционально-возрастной группе (ювенильные животные или неразмножающиеся сеголетки), вследствие чего однородные выборки малочисленны (по 7 особей).

Для определения удельной активности ^{90}Sr (Бк г⁻¹ сырой кости) очищенные и озоленные бедренные кости растворяли в концентрированной азотной кислоте. Раствор наносили на алюминиевую подложку и высушивали. Радиометрию проб осуществляли на приборе бета-счета

VAG-120 (VEB RFT Messelektronik, производство Германии) с использованием калийных эталонов [15]. Результаты измерений представляют собой суммарную удельную активность ^{90}Sr и его дочернего ^{90}Y (в равновесии).

Статистическая обработка данных выполнена с помощью программы Microsoft Excel 2007. Значимость различий между выборками оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента. Статистический вывод осуществляли на 5%-ном уровне значимости ($p < 0.05$). Анализировали также литературные данные по интересующей тематике.

На рис. 1 представлены данные по аккумуляции ^{90}Sr в скелете двух видов грызунов. Средние значения накопления ^{90}Sr у малых лесных мышей, отловленных в зоне ВУРСа с плотностью загрязнения почв $^{90}\text{Sr} \approx 0.74$ и ≈ 3.7 МБк/м², как у ювенильных животных, так и у неразмножающихся сеголеток в 1.5–2 раза меньше, чем у узкочерепных полевок (32 и 91 Бк/г и 162 и 301 Бк/г соответственно), что отмечали ранее и другие авторы ([16, 17] и др.); индивидуальные показатели у ювенильных животных – 20–56 и 42–116 Бк/г (коэффициент вариации 32–47%), у неразмножающихся сеголеток – 60–306 и 164–410 Бк/г (коэффициент вариации 29–55%), т. е. индивидуальные значения аккумуляции ^{90}Sr различаются в 2.5–5.1 раза. Межвидовые различия средних составляют 2.8 для ювенилов и 1.9 – для неразмножающихся сеголеток и значимы в обоих случаях ($p < 0.001$).

Полученные нами результаты с учетом литературных данных позволяют сделать предположение о различиях механизмов, определяющих особенности депонирования ^{90}Sr у отдельных особей, принадлежащих к одному виду, и между разными видами.

Межвидовые различия базируются на экологических особенностях вида (в частности, на уровне энергетического обмена, продолжительности жизни, параметрах метаболизма базового минерала скелета – стабильного кальция, особенностях экологической специализации, различии рационов). Последний фактор является весьма существенным и объясняет выявленные нами межвидовые различия, поскольку остальные перечисленные параметры у мышей и полевок близки. Мыши питаются семенами и насекомыми, полевки – надземными и подземными частями растений, заглатывая при этом частички почвы, содержащие радионуклид ([16, 17] и др.), вследствие чего в их организм попадают большие количества радионуклида, чем у мышей.

Индивидуальные особенности накопления остеотропных веществ внутри одного вида обуславливают преимущественно морфофизиологические параметры скелета, через которые опосредуется

влияние пола и возраста животных [2, 3, 18]. Например, влияние на аккумуляцию ^{90}Sr одного из эндогенных факторов скелета – минеральной плотности костной ткани – выявлено как при обитании животных на радиоактивно загрязненных территориях [16, 18], так и в лабораторных экспериментах [19]. Показано [3], что уровень депонирования таких остеотропных веществ, как ^{91}Y (однократное введение) и стабильный фтор (хроническое поступление), в скелете экспериментальных животных (крысы Вистар и лабораторные мыши) также определяется морфофизиологическими характеристиками их скелета [3]. Следует отметить, что при анализе более крупной выборки животных, чем в нашем исследовании, т.е. отловленных на значительно большей территории, в действие будет вступать большее количество факторов: мозаичность загрязнения территории, демографическая структура популяции, присутствие в выборке животных-мигрантов и т.д. [13, 16].

Косвенно наши предположения о различии механизмов меж- и внутривидовой варибельности накопления радионуклидов подтверждаются успешной межвидовой экстраполяцией периода полувыведения ряда радионуклидов на основе принципа подобия обмена веществ ([20, 21] и др.) и невозможностью использования такого подхода для индивидуального прогнозирования. Очевидно, эта невыполнимость связана с тем, что ни один из экстраполяционных параметров (уровень обмена веществ, масса тела, теплопродукция, потребление кислорода, продолжительность жизни) непосредственно не связан с факторами, определяющими уровень задержки радионуклидов в скелете отдельного индивида. В этом же ряду факторов – кальций-энергетический показатель (Ca/E), позволивший получить показатели депонирования ^{90}Sr у человека, совпадающие с реально наблюдаемыми характеристиками, на основе данных по животным [22].

Таким образом, на примере двух видов грызунов, обитающих на территории ВУРСа, показаны различия средневидовых и внутривидовых уровней накопления ^{90}Sr , что подтверждают литературные данные. На основе наших и опубликованных результатов сформулированы основные причины меж- и внутривидовых различий накопления остеотропных радионуклидов. Представленный в работе анализ может быть полезен при поиске путей совершенствования экстраполяционных подходов и, в частности, при интерпретации недостаточной прецизионности межвидовой экстраполяции вследствие высокого уровня индивидуальной изменчивости, поскольку эти процессы в значительной степени независимы.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИЭРиЖ УрО РАН (№ 122021000077-6).

Автор выражает благодарность М.В. Модорову за предоставление костного материала и данных камеральной обработки, Н.М. Любашевскому – за обсуждение полученных результатов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. ICRP Publication 20: Alkaline earth metabolism in adult man. Oxford: Pergamon Press, 1973. 92 p. <https://icrp.org/publication.asp?id=ICRP%20Publication%2020>
2. *Баженов В.А., Булдаков Л.А., Василенко И.Я.* и др. Вредные химические вещества. Радиоактивные вещества: Справ. изд. Л.: Химия, 1990. 464 с.
3. *Стариченко В.И., Любашевский Н.М., Попов Б.В.* Индивидуальная изменчивость метаболизма остеотропных токсических веществ. Екатеринбург: Наука, 1993. 168 с.
4. *Шведов В.Л., Аклеев А.В.* Радиобиология стронция-90. Челябинск: Уральский научно-практический центр радиационной медицины, 2001. 298 с.
5. *Калистратова В.С., Беляев И.К., Жорова Е.С.* и др. Радиобиология инкорпорированных радионуклидов / Под ред. Калистратовой В.С. Изд. 2-е, переработанное. М: Федеральный медицинский биофизический центр им. А.И. Бурназяна, 2016. 556 с. https://medradiol.fmbafmbc.ru/journal_medradiol/abstracts/2016/Book_Kalistratova.pdf
6. *Стариченко В.И.* Метаболизм остеотропных токсических веществ: наследственная детерминация // Экологическая генетика. 2010. Т. VIII. № 3. С. 27–37. <https://journals.eco-vector.com/ecolgenet/article/viewFile/5485/4268>
7. *Beresford N.A., Wood M.D., Baillie J.V.* et al. Making the most of what we have: application of extrapolation approaches in radioecological wildlife transfer models // J. Environ. Radioactivity. 2016. V. 151. P. 373–386. <https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2015.03.022>
8. *Fesenko S.* Review of radiation effects in non-human species in areas affected by the Kyshtym accident // J. Radiol Prot. 2019. V. 39. № 1. R1–R17. <https://doi.org/10.1088/1361-6498/aafa92>
9. ICRP Publication 146: Radiological Protection of People and the Environment in the Event of a Large Nuclear Accident: Update of ICRP Publications 109 AND 111, 2020. <https://journals.sagepub.com/doi/10.1177/0146645320952659>
10. *Гераськин С.А., Фесенко С.В., Волкова П.Ю., Исачков Н.Н.* Что мы узнали о биологических эффектах облучения в ходе 35-летнего анализа последствий аварии на Чернобыльской АЭС? // Радиационная биология. 2021. Т. 61. № 3. С. 234–260. <http://rad-bio.ru/ru/archive/73/79/3139/>
11. *Omelianets N., Vazyka D., Igumnov S.* et al. Health Effects of Chernobyl and Fukushima: 30 and 5 years down the line // Commissioned by Greenpeace. Brussels, 2016. 99 p. <https://www.ncf-net.org/library/HealthEffectsOfChernobylAndFukushimaGreenpeace.pdf>
12. *Mikhailovskaya L.N., Modorov M.V., Pozolotina V.N., Antonova E.V.* Heterogeneity of soil contamination by ^{90}Sr and absorption its by herbaceous plants in the East Ural Radioactive Trace area // Science of the Total En-

- viron. 2019. V. 651. Part 2. P. 2345–2353.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.10.119>
13. *Chesser R.K., Sugg D.W., Lomakin M.D.* et al. Concentrations and dose rate estimates of ^{134,137}Cesium and ⁹⁰Strontium in small mammals at Chernobyl, Ukraine // *Environ. Toxicol. Chem.* 2000. V. 19. № 2. P. 305–312.
 14. *Beaugelin-Seiller K., Della-Vedova C., Garnier-Laplace J.* Is non-human species radiosensitivity in the lab a good indicator of that in the field? Making the comparison more robust // *J. Environ. Radioactivity.* 2020. V. 211. 105870.
<https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2018.12.012>
 15. *Стариченко В.И., Любашевский Н.М.* Индивидуальные особенности аккумуляции ⁹⁰Sr в организме двух видов серых полевок, обитающих на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // *Радиационная биология. Радиоэкология.* 1998. Т. 38. Вып. 3. С. 375–383.
 16. *Ильенко А.И., Крапивко Т.П.* Экология животных в радиационном биогеоценозе. М.: Наука, 1989. 224 с.
 17. *Тарасов О.В.* Радиоэкология наземных позвоночных головной части Восточно-Уральского радиоактивного следа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Озёрск, 2000. 16 с.
 18. ICRP Publication 89. Basic anatomical and physiological data for use in radiological protection: Reference Values. 2002. Ann. ICRP 32 (3-4). http://radon-and-life.narod.ru/pub/ICRP_89.pdf
 19. *Стариченко В.И.* Минеральная плотность костной ткани как фактор депонирования ⁹⁰Sr: данные эксперимента // *Радиационная биология. Радиоэкология.* 2019. Т. 59. № 1. С. 103–112. <https://sciencejournals.ru/cgi/getPDF.pl?jid=radiobio&year=2019&vol=59&iss=1&file=RadBio1901010Starichenko.pdf>
 20. *Лихтарев И.А.* О возможности экстраполяции экспериментальных данных с животных на человека по системе метаболических коэффициентов // *Радиобиологический эксперимент и человек.* М., 1970. С. 106–111.
 21. *Lathrop K.A., Tsui V.M.W., Chen C.T., Harper P.V.* Multiparameter extrapolation of biodistribution data between species // *Health Phys.* 1989. V. 57. Suppl. 1. P. 121–126.
 22. *Любашевский Н.М., Попов Б.В., Мокроносков А.А.* и др. Биологические основы межвидовых экстраполяций параметров скелетного метаболизма // *Пограничные проблемы экологии: Сб. науч. тр. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986. С. 84–102.*